

УДК 576.895.122 :599.32

### ДИНАМИКА ЗАРАЖЕННОСТИ *BITHYNIA TENTACULATA* (GASTROPODA: PROSOBRANCHIA) ТРЕМАТОДАМИ

© Г. Л. Атаев, Е. В. Козминский, А. А. Добровольский

На протяжении 5 лет изучалась динамика зараженности пресноводного моллюска *Bithynia tentaculata* 7 видами трематод. Обнаружена высокая стабильность видового состава паразитофауны при значительных изменениях уровня зараженности. Экстенсивность инвазии *Sphaeriodiotrema globulus*, *Notocotylus imbricatus*, *Holostephanus volgensis*, *Pleurogenoides medians* и *Metorchis intermedius* уменьшилась. Зараженность *Psilotrema tuberculata* возросла. Зараженность *Plagiorchis* sp. колебалась вокруг некоторого «фонового» уровня.

Показано закономерное изменение зараженности трематодами различных возрастных групп. Экстенсивность инвазии *S. globulus*, *P. tuberculata*, *Plagiorchis* sp., *H. volgensis* и *M. intermedius* увеличивается с возрастом моллюсков. Максимальная зараженность *N. imbricatus* характерна для моллюсков в возрасте 2–3 лет. Низкая зараженность *Pleurogenoides medians* не позволяет сделать каких-либо заключений о возрастной динамике зараженности этим видом паразитов.

По особенностям динамики зараженности хозяина на протяжении сезона выделено три группы паразитов. 1. Для *S. globulus*, *P. tuberculata* и *N. imbricatus* характерно увеличение зараженности с апреля по август с последующим снижением. В конце мая наблюдается кратковременное уменьшение экстенсивности инвазии. 2. Зараженность *Holostephanus volgensis* увеличивается на протяжении сезона, достигая максимума в осенний период. Начиная с возрастной группы 2+ наблюдается также некоторое снижение зараженности в начале лета. 3. Для *M. intermedius* характерна четкая сезонность появления. Первые случаи заражения удается обнаружить в конце мая, затем экстенсивность инвазии нарастает, достигая максимума в конце июля. В последующем происходит постепенное снижение зараженности. В конце октября моллюски, инвазированные *M. intermedius*, как правило, уже не встречаются. Эмиссия церкарий наблюдается преимущественно в июне–августе. Различий в зараженности самцов и самок *Bithynia tentaculata* не обнаружено.

На основании совместного анализа динамики зараженности и популяционной динамики моллюсков обсуждаются вероятные сроки трансмиссии паразитов, время созревания и продолжительность существования локальных микрогемипопуляций паразитов. Рассмотрены возможные причины изменения уровня зараженности моллюсков в различных возрастных группах и на протяжении сезона.

Изучению динамики зараженности различных животных-хозяев традиционно уделяется большое внимание. Анализ подобных данных позволяет получить информацию о сроках и продолжительности периода трансмиссии паразитов, длительности их пребывания в хозяине, вероятности заражения особей различных возрастов, что необходимо для разработки методов ограничения численности паразитических видов.

К настоящему времени накоплен значительный объем сведений по динамике зараженности трематодами различных животных, однако имеющиеся данные неравноценны. Не всегда учитывается структурированность популяции хозяина по полу, возрасту и другим признакам. Нередко данные относятся только к части популяции хозяина (если, например, отбираются только особи определенного размера). Как правило, не учитываются различия в состоянии локальных микрогемипопуляций пара-

зитов и т. д. Эти недостатки обусловлены, с одной стороны, особенностями применявшихся методов (многие наблюдения сделаны «попутно» с изучением других аспектов функционирования паразито-хозяинных систем) и, с другой — чисто методическими трудностями: достоверные данные по динамике зараженности можно получить только при комплексном изучении системы паразит—хозяин, что под силу только достаточно большому авторскому коллективу.

Удобным объектом для изучения динамики зараженности трематодами являются системы моллюски—партениты трематод. В частности, наиболее подробные данные, учитывающие особенности биологии и популяционной динамики хозяина, получены для паразитарных систем *Littorina saxatilis/L. obtusata*—микрофаллиды группы «ругмаеус» (Галактионов, Добровольский, 1984; Сергиевский, 1985; Галактионов, 1993; Гранович, 2000, и др.). Данные подобной (или сопоставимой) степени подробности по другим паразитарным системам с участием трематод практически отсутствуют.

Целью настоящей работы было изучение сезонной и возрастной динамики зараженности пресноводного моллюска *Bithynia tentaculata* (Linne, 1758) партенитами трематод. Одновременно были изучены наиболее важные особенности биологии и популяционной динамики моллюска-хозяина. Часть этих данных, существенных для анализа полученных результатов, приводится в Обсуждении.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в период с октября 1991 по октябрь 1996 г. Моллюски были собраны в небольшом пруду (100x50 м), расположенном в лесопарке «Сосновка» Санкт-Петербурга. Для сбора материала был выбран участок прибрежной зоны площадью около 30 м<sup>2</sup>. Грунт на участке песчаный, покрыт толстым (до 10 см) слоем растительных остатков.

Колебания уровня воды в водоеме в течение сезона не превышают 30 см. В конце октября—начале ноября пруд замерзает. Лед сходит в конце апреля. Обычно подъем температуры воды происходит с момента освобождения водоема от льда до последних чисел июля; в дальнейшем температура снова постепенно снижается (рис. 1). Зимой температура воды в придонном слое не превышает 1.5—2°. Наиболее теплым был 1992 г. (3197.6 градусо-суток), наиболее холодными — 1993 и 1996 гг. (2631.5 и 2738.6 градусо-суток соответственно). В 1994 и 1995 гг. накоплено 3014.6 и 3110.6 градусо-суток соответственно.

Отбор проб производили с апреля по октябрь, в конце каждого месяца. Материал собирали, используя модифицированную методику простого случайного сбора: с помощью гидробиологического сачка облавливали водную растительность и верхний слой фунта. Собранные пробы промывали через сито с диаметром ячейки 0.5 мм и разбирали так же, как и при обычном количественном учете.

Отобранных моллюсков содержали в лаборатории в течение недели индивидуально в стеклянных стаканчиках объемом 50 мл. Стаканчики ежедневно просматривали для выявления особей, выделяющих церкарий. Для каждого моллюска определяли возраст по годовым кольцам на раковине,<sup>1</sup> измеряли ее высоту и диаметр. В дальнейшем часть моллюсков вскрывали. При этом определяли пол и зараженность моллюсков партенитами трематод. В течение 1994 г. было проведено более подробное изучение динамики микрогемипопуляций (МГП) трематод: при вскрытии анализировали локализацию партенит, стадию развития микрогемипопуляций и состояние половой системы моллюсков. За весь период исследований (1991—1996 гг.) было собрано 16 256 экз. *B. tentaculata*, вскрыто — 5864 экз.

<sup>1</sup> При обозначении возраста принята следующая терминология: сеголетки — 0+, на следующий год — 1+, еще через год — 2+ и т.д. Для обозначения групп особей, родившихся на протяжении одного сезона размножения, был использован термин «когорта».

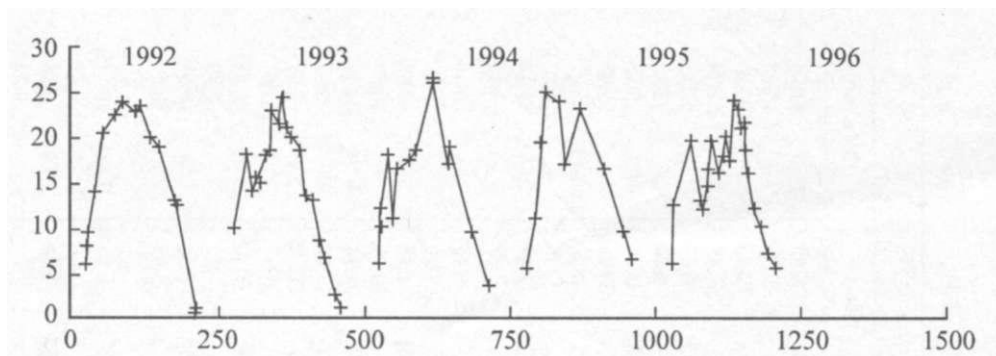


Рис. 1. Температура воды в период проведения исследований.

По оси абсцисс — время в днях с 1 апреля соответствующего года. Даты с 1.10 по 31.03 опущены.

Fig. 1. Water temperature and period of study.

Обнаружено 7 видов трематод, использующих *Bithynia tentaculata* в качестве первого промежуточного хозяина: *Sphaeridiotrema globulus* (Rudolphi, 1819), *Psilotrema tuberculata* (Fil., 1857) Muhling, 1898 (сем. Psilostomatidae); *Notocotylus imbricatus* (Loos, 1893) Szidat, 1935 (сем. Notocotylidae); *Metorchis intermedius* (Heinemann, 1937) (сем. Opisthorchidae); *Holostephanus volgensis* (Sudarikov, 1962) Vojtkova, 1966 (сем. Syathocotylidae); *Pleurogenoides medians* (Olsson, 1876) и *Plagiorchis* sp.<sup>2</sup> (Plagiorchiidae) (Атаев, 1998). Видовая идентификация паразитов осуществлялась по строению церкарий и на более ранних стадиях развития паразитов по особенностям строения партенит.

При построении точных доверительных интервалов для частот и при их сравнении использовались методы, описанные Флейс (1989).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Состав паразитофауны. 6 из 7 видов трематод постоянно встречались на протяжении всего периода исследований. Исключением является только *Metorchis intermedius*, который не был обнаружен в 1996 г.

Наиболее беден состав паразитофауны сеголеток (0+). В этом возрастном классе отмечено только два вида паразитов — *Psilotrema tuberculata* (в октябре 1994 г.) и *Holostephanus volgensis* (в октябре 1991 и 1995 гг.). Самая разнообразная паразитофауна — в среднем 6 видов трематод в различные годы — отмечена у *Bithynia tentaculata* в возрасте 2+. В возрастных группах 1+ и 3+ наблюдалось обычно по 5 видов трематод, а в возрастных группах 4 года и старше — 4 вида (см. таблицу).

Анализ зависимости разнообразия паразитофауны от объема выборки показал, что количество обнаруженных видов трематод стабилизируется только при величине выборки, превышающей 50 экз.

Общая зараженность за время проведения исследований изменилась в два с половиной раза (см. таблицу). Экстенсивность инвазии *Notocotylus imbricatus* и *Holostephanus volgensis* сильно сократилась. Суммарная зараженность псилостоматидами сохранилась приблизительно на прежнем уровне, однако вклад различных видов изменился. Уменьшилась зараженность *Sphaeridiotrema globulus* и возросла — *Psilotrema tuberculata*. Экстенсивность инвазии *Pleurogenoides medians* сократилась с 2 до 0.5 %. Зараженность *Plagiorchis* sp. колебалась вокруг некоторого «фонового» уровня.

Возрастная динамика зараженности. Анализ обобщенных данных и изучение динамики зараженности в когортах 1990—1992 гг. рождения показали, что для *Bithynia*

<sup>2</sup> По Атаеву (1998), *Cercaria helvetica* XII Dubois, 1928.

Зараженность *Bithynia tentaculata* (Linne, 1758) трематодами  
Infection of *Bithynia tentaculata* (Linne, 1758) with trematodes

Вид паразита	Возраст	Экстенсивность инвазии													
		1991		1992		1993		1994		1995		1996		ЭИ <sub>91-96</sub>	
Общая заражен- ность	0+	10.71	18.66	0	12.64	0	0	2.68	1.81	0	5.71	0	6.85	1.75	1.06
			7.91		0		0		1.12		0		0		0.68
	1+	23.53	14.29	19.9	3.48	17.04	7.64	2.3	3.86	16.9	2.3	7.3	2.45	14.63	1.4
			10.28		3.08		5.72		1.56		2.08		1.89		1.29
	2+	51.52	17.32	42.7	6.1	33.17	3.94	40.99	6.8	47.92	14.73	33.21	6.03	37.09	2.55
			17.66		5.89		3.72		6.48		14.4		5.54		2.48
	3+	62.5	27.26	62.5	7.08	63.13	6.99	58.33	6.26	64	17.29	81.82	14.97	61.5	3.77
		36.61		7.64		7.56		6.53		21.39		34.06		3.91	
≥ 4+	100	0	76.62	8.58	80	8.81	84.75	7.62	83.33	15.79	75	23.68	80.19	5.07	
		94.54		11.28		12.7		12.24		46.85		53.06		6.22	
Σ	31.4	9.16	34.94	2.83	39.3	3.15	23.92	2.48	18.19	2.21	15.23	2.48	25.8	1.14	
		7.96		2.73		3.07		2.32		2.02		2.19		1.11	
<i>Sphaeridiotrema globulus</i>	0+	0	15.02	0	12.64	0	0	0	0.85	0	5.71	0	6.85	0	0.46
			0		0		0		0		0		0		0
	1+	5.88	11.34	3.18	1.83	10.37	6.72	0	2.69	2.32	1.08	0.66	1.15	2.46	0.67
			4.35		1.2		4.38		0		0.75		0.45		0.53
	2+	30.3	18.57	10.58	4.41	4.15	2	8.11	4.61	2.08	10.39	8.96	4.24	7.39	1.5
			14.09		3.27		1.39		3.1		1.97		3.02		1.27
	3+	37.5	36.61	19.32	6.77	21.23	6.86	8.33	4.43	16	20.92	0	32.15	15.49	3.09
		27.26		5.4		5.6		3.04		10.75		0		2.67	
≥ 4+	100	0	28.57	11.6	28.33	13.31	23.73	13.16	0	48.32	0	60.42	26.09	6.63	
		94.4		9.44		10.52		9.71		0		0		5.73	
Σ	14.05	7.77	8.97	1.83	9.62	2.07	4.15	1.3	2.42	1.02	2.94	1.34	5.58	0.63	
		5.42		1.55		1.74		1.01		0.73		0.94		0.57	
<i>Psilotrema tuber- culata</i>	0+	0	15.02	0	12.64	0	0	0.89	1.31	0	5.71	0	6.85	0.48	0.71
			0		0		0		0.56		0		0		0.31
	1+	0	8.73	1	1.28	0	3.45	0.57	3.07	377	1.3	2.32	1.64	2.38	0.66
		0		0.59		0		0.54		0.99		1		0.53	

<i>Psilotrema tuberculata</i>	2+	0	12.98 0	0.36	1.97 0.35	2.82	1.75 1.12	8.56	4.68 3.19	6.25	11.96 4.62	12.69	4.73 3.62	5.11	1.3 1.05
	3+	0	40.23 0	1.7	3.59 1.6	3.91	4.3 2.19	11.67	4.91 3.64	24	21.52 13.84	36.36	32.02 24	7.51	2.39 1.87
	≥ 4+	0	94.54 0	2.6	7.33 2.5	3.33	9.22 2.75	10.17	11.33 5.97	33.33	42.56 27.33	75	23.68 53.06	7.25	4.65 2.99
	Σ	0	3.84 0	1.04	0.82 0.47	2.66	1.27 0.88	4.7	1.36 1.08	4.15	1.26 0.98	5.78	1.73 1.36	3.53	0.51 0.45
	Ранние стадии развития пси-лостоматид	0+	0	15.02 0	0	12.64 0	0	0 0	1.43	1.48 0.76	0	5.71 0	0	6.85 0	0.78
Ранние стадии развития пси-лостоматид	1+	0	8.73 0	0	0.8 0	0	3.45 0	0.57	3.07 0.54	1.72	0.97 0.64	1.33	1.38 0.71	1.06	0.48 0.34
	2+	0	12.98 0	0	1.72 0	0	0.79 0	6.76	4.36 2.79	10.42	13.03 6.52	0	1.76 0	1.38	0.78 0.51
	3+	0	40.23 0	0	2.66 0	0	2.62 0	4.58	3.69 2.16	12	20.34 8.85	9.09	33.79 8.61	2.35	1.59 0.98
	≥ 4+	0	94.54 0	0	5.92 0	0	7.5 0	0	7.62 0	0	48.32 0	0	60.42 0	0	2.27 0
	Σ	0	3.84 0	0	0.41 0	0	0.49 0	2.79	1.11 0.81	2.11	0.97 0.68	0.95	0.91 0.48	1.23	0.32 0.26
<i>Pleurogenoides medians</i>	0+	0	15.02 0	0	12.64 0	0	0 0	0	0.85 0	0	5.71 0	0	6.85 0	0	0.46 0
	1+	1.96	9.83 1.86	0.33	1 0.28	0	3.45 0	0	2.69 0	0.34	0.6 0.23	0	0.79 0	0.26	0.3 0.14
	2+	3.03	14.48 2.87	2.92	2.97 1.56	1.33	1.38 0.71	1.35	2.87 1	0	9.23 0	1.87	2.68 1.18	1.73	0.85 0.58
	3+	0	40.23 0	5.68	4.81 2.77	5.59	4.74 2.72	0.42	2.24 0.39	0	16.58 0	0	32.15 0	3.29	1.78 1.19
	≥ 4+	0	94.54 0	5.19	8.27 3.52	1.67	8.47 1.58	1.69	8.6 1.61	16.67	46.85 15.79	0	60.42 0	3.38	3.75 1.89
Σ	1.65	4.79 1.37	2.07	1.04 0.71	1.94	1.13 0.74	0.4	0.59 0.25	0.38	0.56 0.24	0.53	0.77 0.33	1.02	0.3 0.23	
<i>Plagiorchis sp.</i>	0+	0	15.02 0	0	12.64 0	0	0 0	0	0.85 0	0	5.71 0	0	6.85 0	0	0.46 0

Вид паразита	Возраст	Экстенсивность инвазии													
		1991		1992		1993		1994		1995		1996		ЭИ <sub>91-96</sub>	
<i>Plagiorchis</i> sp.	1+	1.96	9.83	1.17	1.34	0	3.45	0	2.69	5.92	1.55	0	0.79	2.82	0.71
			1.86		0.66		0		0		1.25		0		0.57
	2+	6.06	15.56	4.01	3.26	1	1.27	1.8	3.05	14.58	13.8	5.6	3.66	3.11	1.06
			5		1.89		0.59		1.22		8.04		2.32		0.81
	3+	0	40.23	5.68	4.81	6.15	4.86	2.08	2.98	4	18.32	36.36	32.02	4.85	2.04
			0		2.77		2.88		1.31		3.79		24		1.48
	≥ 4+	0	94.54	16.88	10.62	21.67	12.86	22.03	13.02	16.67	46.85	0	60.42	19.32	6.18
		0		7.24		9.19		9.34		15.79		0		5.01	
	Σ	2.48	5.14	3.54	1.28	3.07	1.34	1.75	0.94	5.89	1.44	2	1.16	3.29	0.5
			1.84		0.96		0.95		0.62		1.18		0.76		0.43
<i>Holostephanus volgensis</i>	0+	10.71	18.66	0	12.64	0	0	0.36	1.07	0	5.71	0	6.85	0.48	0.71
			7.91		0		0		0.3		0		0		0.31
	1+	1.96	9.83	4.35	2.04	5.19	5.6	0.57	3.07	0.69	0.72	1.16	1.33	1.83	0.6
			1.86		1.43		2.89		0.54		0.37		0.65		0.46
	2+	6.06	15.56	10.95	4.46	9.12	2.66	4.95	3.98	4.17	11.26	0.75	2.22	7.04	1.47
			5		3.32		2.12		2.33		3.44		0.62		1.24
	3+	25	39.42	12.5	6.02	10.61	5.69	14.17	5.21	4	18.32	0	32.15	12.21	2.85
		20.55		4.33		3.94		4.03		3.79		0		2.39	
≥ 4+	0	94.54	6.49	8.66	13.33	11.81	13.56	11.97	0	48.32	0	60.42	10.14	5.14	
		0		4.08		7		7.11		0		0		3.61	
	Σ	6.61	6.41	7.16	1.68	9.11	2.02	4.47	1.33	0.83	0.7	0.95	0.91	4.37	0.56
			3.5		1.39		1.69		1.05		0.39		0.48		0.5
<i>Notocotylus imbricatus</i>	0+	0	15.02	0	12.64	0	0	0	0.85	0	5.71	0	6.85	0	0.46
			0		0		0		0		0		0		0
	1+	7.84	11.91	7.19	2.45	1.48	4.31	0.57	3.07	1.89	1	1.49	1.43	2.97	0.73
			5.3		1.88		1.22		0.54		0.67		0.76		0.59
	2+	6.06	15.56	10.95	4.46	9.45	2.69	7.21	4.45	8.33	12.54	2.61	2.92	8.01	1.55
		5		3.32		2.16		2.9		5.63		1.46		1.32	
3+	0	40.23	11.36	5.86	6.7	4.99	8.75	4.5	4	18.32	0	32.15	8.45	2.5	
		0		4.11		3.03		3.12		3.79		0		1.99	

<i>Notocotylus imbricatus</i>	≥ 4+	0	94.54	7.79	9	0	7.5	1.69	8.6	16.67	46.85	0	60.42	3.86	3.88
	Σ	4.96	5.97	8.54	1.8	7.27	1.86	3.11	1.16	2.11	0.97	1.68	1.1	4.42	0.57
<i>Metorchis intermedia</i>	0+	0	15.02	0	12.64	0	0	0	0.85	0	5.71	0	6.85	0	0.46
			0		0		0		0		0		0		0
	1+	0	8.73	2.51	1.69	0	3.45	0	2.69	0	0.41	0	0.79	0.55	0.38
			0			1.05		0		0		0			0.23
	2+	0	12.98	2.92	2.97	5.14	2.16	1.8	3.05	2.08	10.39	0	1.76	3.04	1.06
			0			1.56			1.22		1.97		0		0.8
	3+	0	40.23	5.11	4.67	7.82	5.21	8.33	4.43	0	16.58	0	32.15	6.73	2.3
		0			2.6			3.04		0		0		1.76	
≥ 4+	0	94.54	9.09	9.3	11.67	11.51	10.17	11.33	0	48.32	0	60.42	9.66	5.07	
		0			5.05			6.46		5.97		0		3.51	
Σ	0	3.84	3.36	1.25	5.32	1.65	2.39	1.05	0.08	0.41	0	0.5	2.08	0.41	
		0			0.93			1.29		0.74		0		0.34	
Двойные заражения	Σ	1.65	4.79	0.26	0.56	0.31	0.67	0.16	0.48	0.23	0.49	0.42	0.73	0.29	0.18
			1.37		0.19		0.23		0.13		0.17		0.29		0.12
Объем выборки		121		1159		977		1254		1325		952		5864	

Примечание. ЭИ<sup>91-96</sup> — средняя зараженность моллюсков данного возраста за весь период исследований; Sigma — средняя зараженность моллюсков всех возрастов за конкретный год. Число слева — экстенсивность заражения, в %; справа — значения ошибки экстенсивности инвазии, соответствующие верхней и нижней границам точного 95 %-ного доверительного интервала (по: Флейс, 1989).

*tentaculata* характерно закономерное изменение зараженности различных возрастных групп.

Общая зараженность *B. tentaculata* увеличивается с возрастом моллюсков (см. таблицу). Она не превышает 11 % у сеголеток и достигает 75—85 % у битиний в возрасте 4+ и старше.

Зараженность большинством видов трематод (*Sphaeridiotrema globulus*, *Psilotrema tuberculata*, *Plagiorchis* sp., *Holostephanus volgensis*, *Metorchis intermedius*) также увеличивается с возрастом *Bithynia tentaculata* (см. таблицу). Как правило, нарастание экстенсивности инвазии происходит достаточно плавно. Исключение составляет *Plagiorchis* sp. При переходе от возрастной группы 3+ к возрастным группам 4+ и старше наблюдается резкий скачок экстенсивности инвазии моллюсков этим видом сосальщиков. Темп нарастания зараженности у некоторых видов, в частности у *Holostephanus volgensis*, начиная с 2—3-летнего возраста, как кажется, несколько снижается.

Максимальная зараженность *Notocotylus imbricatus* характерна, по-видимому, для моллюсков в возрасте 2+ и 3+. Уже в возрастной группе 1+ экстенсивность инвазии достигает 7—8 %. В промежуточных возрастных классах (2+, 3+) зараженность колеблется от 3 до 11 %, а в возрастных группах 4+ и старше несколько снижается. Следует отметить, что в возрастной группе 1+ в самом начале июня (2.06) 1995 г. были отмечены два случая заражения *Bithynia tentaculata* МГП *Notocotylus imbricatus*, недавно достигшими стадии зрелости, но еще не приступившими к эмиссии церкарий. Эти находки несомненно подтверждают возможность заражения сеголеток (см. ниже).

Низкая экстенсивность инвазии *Pleurogenoides medians* в сочетании со значительными изменениями в зараженности моллюсков различного возраста в отдельные годы не позволяет судить о возрастной динамике зараженности этим видом паразитов.

В целом наблюдаются сильные колебания уровня экстенсивности инвазии в разные годы (на порядок и больше) и между отдельными когортами моллюсков (в 2—3 раза) (см. таблицу). Существенных различий в зараженности самцов и самок *Bithynia tentaculata* различного возраста не обнаружено ни при анализе отдельных станций, ни при анализе обобщенных данных (рис. 2).

Сезонная динамика зараженности. Динамика общей зараженности в 1992 и 1993 гг. была сходной. Экстенсивность инвазии была минимальна весной, достигала максимума во второй половине лета (в период с конца июля по конец августа) и снижалась к октябрю (рис. 3). Уровень зараженности изменялся на протяжении сезона в 2—3 раза. В 1994—1996 гг. подобная сезонная динамика зараженности прослеживалась только у моллюсков младших возрастов. Обобщенные данные по всем возрастным классам показывают уменьшение экстенсивности инвазии в течение сезона в 1994 г. и ее постепенное увеличение в 1995 г.; в 1996 г. динамика зараженности была обратной по отношению к данным 1992, 1993 гг.

Особенности динамики зараженности моллюсков на протяжении сезона позволяют выделить три группы видов трематод.

1. К первой группе относятся *Sphaeridiotrema globulus*, *Psilotrema tuberculata* и *Notocotylus imbricatus*. Для этих видов характерно увеличение зараженности с конца апреля по вторую половину лета—начало осени с последующим снижением. Максимум зараженности приходится обычно на конец августа, реже — на конец июля или сентябрь. В конце мая наблюдается кратковременное снижение зараженности.

Микрогемипопуляций псилостоматид, находящиеся на ранних стадиях развития, периодически встречаются на протяжении всего летнего периода. Их количество во второй половине лета, по-видимому, незначительно возрастает. Заведомо молодые заражения *N. imbricatus* (на стадии «редий с редиями» или эмбрионов церкарий) были встречены в конце мая, июле и в начале августа.

2. Ко второй группе относится *Holostephanus volgensis*. Динамика зараженности этим видом паразитов неодинакова в различных возрастных классах *Bithynia tentaculata*. Зараженность моллюсков в возрасте одного года увеличивается на протяжении сезона, достигая максимума в сентябре—октябре. Начиная с возрастной группы 2+,



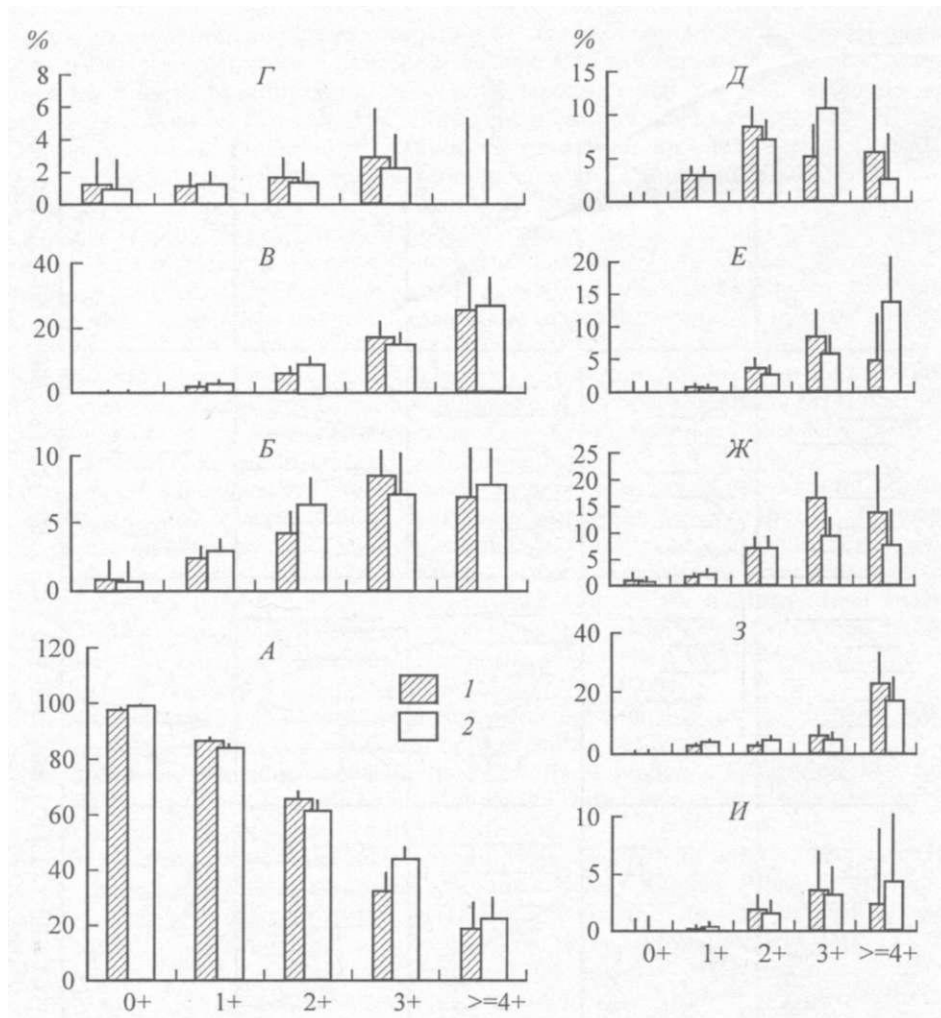


Рис. 2. Зараженность партенитами трематод самцов и самок *Bithynia tentaculata* различного возраста (обобщенные данные, 1991—1996 гг.).

A — незараженные моллюски; Б — *P. tuberculata*; В — *S. globulus*; Г — ранние эмбриональные стадии развития Psilostomatidae; Д — *N. imbricatus*; Е — *M. intermedius*; Ж — *H. volgensis*; З — *Plagiorchis* sp.; И — *P. medians*; 1 — самцы; 2 — самки. По оси абсцисс — возраст моллюсков, по оси ординат — экстенсивность инвазии, %. Отмечен 95 %-ный доверительный интервал.

Fig. 2. Infection rate of *Bithynia tentaculata* males and females with trematodes (summarised data of 1991—1996).

зараженность в начале лета несколько снижается, однако с конца июня начинает постепенно увеличиваться. Максимальные значения были обнаружены в октябре (реже в сентябре). Молодые локальные гемипопуляции *Holostephanus volgensis* встречаются в моллюсках с конца августа.

3. Третью группу представляет *Metorchis intermedius*, для которого, в отличие от прочих видов, характерна очень четкая сезонность появления. Первые случаи заражения, как правило, удается обнаружить в конце мая; в последующем экстенсивность инвазии быстро нарастает, достигая максимума в конце июля (реже в июне или августе). Во второй половине лета и осенью происходит более или менее плавное снижение зараженности. В конце октября моллюски, зараженные партенитами *M. intermedius*, как правило, не встречаются.

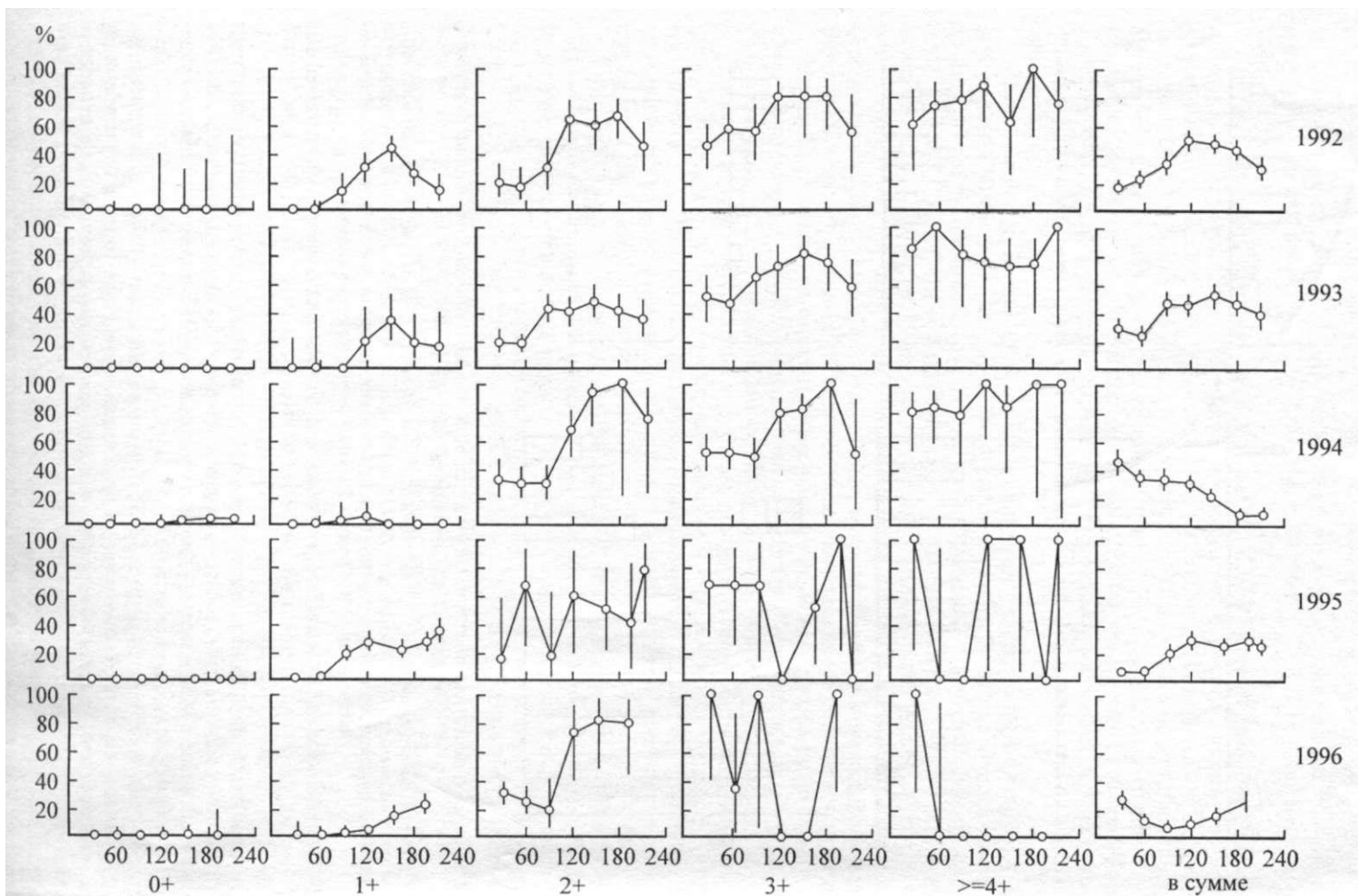


Рис. 3. Изменение общей зараженности *Bithynia tentaculata* (Linne, 1758) партенитами трематод на протяжении сезона.

По оси абсцисс — время в сут., начиная с 1.04; по оси ординат — экстенсивность инвазии, %.

Fig. 3. Dynamics of general infection of *Bithynia tentaculata* with trematode parthenites during the season of study.

Заведомо молодые микрогемипопуляции *M. intermedius* на стадии «зародышевых шаров» наблюдаются только в октябре и апреле. Важно отметить, что в апреле еще отмечаются микрогемипопуляции на стадии зародышевых шаров, а в конце мая встречаются только МГП на стадиях эмбрионов церкарий или даже зрелые МГП.

Описанная выше динамика зараженности отчетливо прослеживалась в 1992 и 1993 гг. В дальнейшем значительные демографические изменения в популяции моллюсков (см. ниже) привели к ее деформации, что, однако, становится более заметным при анализе обобщенных данных. В пределах отдельных возрастных групп отклонения выражены в меньшей степени и носят, по-видимому, случайный характер. Это лишний раз свидетельствует о том, что при анализе динамики зараженности животных с многолетним жизненным циклом чрезвычайно важно выделение отдельных возрастных групп.

Как уже говорилось выше, низкая зараженность моллюсков партенитами плагиорхиат не позволяет судить о ее сезонной динамике. Доля более молодых МГП плагиорхиат увеличивается на протяжении сезона. Они преобладают в конце лета, в то же время зрелые МГП доминируют в первой половине года.

Динамика изменения зараженности всеми видами трематод на протяжении сезона в старших возрастных классах *Bithynia tentaculata* выражена менее отчетливо. Одновременно растет количество случайных флуктуаций экстенсивности инвазии. По-видимому, это можно объяснить меньшими объемами выборки моллюсков старших возрастов.

Существенных изменений зараженности (как общей, так и отдельными видами трематод) в течение зимнего периода не обнаружено. Анализ когортных пар данных «экстенсивность инвазии в октябре предыдущего—апреле следующего года» не выявил достоверных различий или четких тенденций ( $\alpha < 0.05$ ).

Эмиссия церкарий наблюдается преимущественно в летние месяцы, однако между отдельными видами трематод отмечены определенные различия.

Моллюски, выделяющие церкарий *Sphaeridiotrema globulus*, *Psilotrema tuberculata*, *Holostephanus volgensis* и *Metorchis intermedius*, преобладают, как правило, с июня по август включительно, реже — в мае и сентябре.

*Bithynia tentaculata*, зараженные партенитами *Notocotylus imbricatus*, выделяют церкарий на протяжении всего сезона (с конца апреля по конец октября), причем во все месяцы явно преобладают зрелые МГП. Весной и осенью прослеживается не очень четкая тенденция к увеличению доли моллюсков, не эмитирующих церкарий.

*Bithynia tentaculata*, выделяющие церкарий плагиорхиат, отмечены во всех сезонных пробах. Тенденция к преобладанию таких моллюсков в летние месяцы, характерная для других видов трематод, выражена слабо (вероятно, в связи с низким уровнем экстенсивности инвазии).

## ОБСУЖДЕНИЕ

*Bithynia tentaculata* предпочитают слабопроточные водоемы. В летний период они держатся на поверхности грунта или водных растениях, в зимний период — неактивны, уходят на глубину или зарываются в ил. Питаются нитчатыми зелеными и диатомовыми водорослями, тканями высших растений и детритом (Lilly, 1953; Schafer, 1953; Fretter, Graham, 1962).

Продолжительность жизни *B. tentaculata* в пруду лесопарка «Сосновка», как правило, не превышает 5 лет. Откладка яиц происходит один раз в год, с середины мая по середину июня. Большинство моллюсков достигает полового созревания в возрасте двух лет, после чего наблюдается резкое снижение скорости роста (Козминский, 1999).

В ряде работ отмечена нестабильность демографической структуры популяций *B. tentaculata* (Vincent e.a., 1981; Vincent, Gaucher, 1983; Vincent, Harvey, 1985; Vincent, Lerougeau, 1985). Это справедливо и для обследованного биотопа: в период проведения работы произошло практически полное обновление состава популяции моллюсков. До середины 1992 г. доля различных возрастных групп в общей числен-

ности была обратно пропорциональна возрасту *B. tentaculata*. Вследствие снижения численности сеголеток в конце лета—начале осени 1992 и 1993 гг. возрастное распределение стало унимодальным, с хорошо выраженным доминированием моллюсков промежуточных возрастов. Общая численность популяции понизилась. В 1994 г. имела место вспышка размножения, численность популяции резко возросла, доля моллюсков в возрасте 1+ и старше начала быстро снижаться. В октябре 1994 г. популяция *B. tentaculata* была представлена преимущественно сеголетками. На протяжении 1995 и 1996 гг. возрастная структура популяции *B. tentaculata* начала постепенно возвращаться к исходному типу с доминированием моллюсков младших возрастов (Козминский, 1999).

Несмотря на сложные условия, в которых происходит реализация жизненных циклов паразитов (нестабильные погодные условия, загрязнение окружающей среды, демографические изменения в популяции хозяина), видовой состав трематод, использующих *B. tentaculata* в качестве первого промежуточного хозяина, изменился незначительно. Отсутствие в октябрьской пробе 1991 г. партенит *Psilotrema tuberculata* и *Metorchis intermedius* не противоречит этому заключению и обусловлено, по-видимому, низкой экстенсивностью инвазии первым видом и четко выраженной сезонной встречаемостью (май—сентябрь) второго.

Причины исчезновения *M. intermedius* в 1996 г. неясны. Зараженность этим видом резко сократилась в 1995 г., что свидетельствует об уменьшении поступления инвазионного начала в 1994 г. Однако уровень зараженности моллюсков в 1994 г. был еще достаточно высок. В 1996 г. паразит не был обнаружен; следовательно, заражение моллюсков в 1995 г. практически не происходило, что вполне согласуется с низкой зараженностью *Bithynia tentaculata* в 1995 г. Следовательно, отсутствие *Metorchis intermedius* в 1996 г. может быть объяснено падением уровня инвазии ниже критического, необходимого для нормальной циркуляции паразита. Это, однако, не объясняет первопричины — уменьшения поступления инвазионного начала в 1994 г. Последнее могло быть вызвано рядом причин: изменением видового состава птиц, изменениями генетической структуры популяций битиний или птиц, блокировавшими нормальное развитие паразитов, и т. д. К сожалению, мы располагаем информацией только об отдельных «фрагментах» паразитарных систем, связанных с *Bithynia tentaculata*. В то же время динамика поступления инвазионного начала в значительной степени определяется процессами, происходящими в сопряженных популяциях окончательных и промежуточных хозяев паразитов.

Относительная бедность паразитофауны сеголеток *B. tentaculata* связана, по-видимому, с тем, что только *Holostephanus volgensis* и *Psilotrema tuberculata* заражают сеголеток настолько рано, что МГП этих двух видов успевают достичь в том же году визуально различимой стадии развития.

Паразитофауна группы 1+ производит впечатление неустоявшейся; флуктуации ее состава обусловлены, вероятно, изменениями в динамике поступления инвазионного начала в популяцию хозяина в различные годы. В возрастных группах 2+ и старше количество обнаруженных видов паразитов в ряде случаев было меньше шести, однако, как показывает анализ зависимости разнообразия паразитофауны от объема выборки, эти отклонения носят, скорее всего, случайный характер.

Таким образом, изменение состава паразитофауны в различных возрастных группах обусловлено, вероятно, особенностями биологии паразитов и годичными изменениями в динамике поступления инвазионного начала. В некоторых случаях обнаруженные различия носят, по-видимому, случайный характер.

Существенные изменения зараженности *Bithynia tentaculata*, наблюдавшиеся в период проведения исследований, связаны, по-видимому, в значительной степени с демографическими изменениями в составе популяции моллюсков.

Цикл развития паразитов *B. tentaculata*, по-видимому, относительно непродолжителен (см. ниже). Промежуток времени от момента заражения до момента созревания МГП составляет около года. Моллюски, содержащие зрелые МГП, живут приблизительно столько же. Максимум продукции церкарий совпадает с моментом созревания

МГП паразитов. Поскольку общее количество моллюсков (в том числе зараженных) постепенно сокращалось с 1992 по 1994 г., общий уровень трансмиссии паразитов также должен был сократиться, что и привело к снижению уровня инвазии. Примечательно, что в случае *Notocotylus imbricatus* — вида, который, как кажется, характеризуется наиболее коротким циклом развития, — реакция на этот процесс стала проявляться несколько раньше, чем у других видов.

Отметим, что «цикл обновления» популяции *Bithynia tentaculata* начался несколько раньше (1992 г.), чем стало заметно снижение уровня зараженности (1994 г.). По-видимому, можно говорить о наличии двух сдвинутых по фазе «волн численности», хорошо известных в системах «хищник—жертва».

Вышеупомянутую закономерность нарушает только *Psilotrema tuberculata*, зараженность которой нарастала одновременно со снижением экстенсивности инвазии *Sphaeridiotrema globulus*. Возможно, что по каким-то причинам *Psilotrema tuberculata* на одной из стадий своего жизненного цикла получила определенные преимущества по сравнению со *Sphaeridiotrema globulus*.

Нарушения динамики зараженности в течение сезона в первую очередь обусловлены, по-видимому, значительными демографическими изменениями популяции моллюсков. Последние привели, с одной стороны, к изменениям в циркуляции инвазионного начала и, с другой стороны, к случайным флуктуациям, вызванным уменьшением объема выборки в отдельных возрастных группах.

Еще раз подчеркнем, что *Bithynia tentaculata* и связанные с нею виды паразитов являются частью сложно организованного комплекса паразитарных систем. Поэтому, наряду с демографическими изменениями в популяции моллюсков, на уровень зараженности *B. tentaculata* могли повлиять и процессы в сопряженных популяциях окончательных и промежуточных хозяев паразитов.

Заражение *B. tentaculata* большинством видов трематод может, по-видимому, происходить на протяжении всего теплого периода. Обнаружение в сентябрьских и октябрьских пробах случаев заражения сеголетков *B. tentaculata* партенитами псилостоматид, *Holostephanus volgensis* и *Metorchis intermedius* показывает, что заражение этими видами происходит в конце лета—начале осени (август—сентябрь). По-видимому, это справедливо и в отношении *Notocotylus imbricatus*. Обнаружение 2.06.95 моллюсков в возрасте 1+, инвазированных молодыми МГП *N. imbricatus*, несомненно является следствием их заражения осенью предыдущего года. Во всяком случае, представляется маловероятным, чтобы всего за две недели — с 15.5.95, когда температура воды превысила 10°, по 2.6.95 — паразиты успели пройти весь путь развития от момента заражения до стадии зрелой МГП.

Молодые микрогемипопуляций псилостоматид и *Holostephanus volgensis* наблюдаются также в июне—августе, а *Notocotylus imbricatus*, кроме того, и в мае. По-видимому, заражение этими видами может происходить на протяжении всего сезона.

Таким образом, заражение моллюсков псилостоматидами, *Holostephanus volgensis* и, вероятно, *Notocotylus imbricatus* осуществляется на протяжении всего теплого периода. Однако, как показывает анализ сезонной динамики зараженности, этот процесс протекает во времени неравномерно. Так как максимум экстенсивности инвазии псилостоматидами наблюдается во второй половине лета, пик заражения приходится, очевидно, на июль—сентябрь. Плавное нарастание экстенсивности инвазии *Holostephanus volgensis* во второй половине сезона указывает на то, что период поступления инвазии в популяцию, вероятно, более «растянут» по времени. Четко выраженная «сезонность появления» *Metorchis intermedius*, напротив, свидетельствует о достаточно сжатых сроках поступления инвазии в популяцию моллюсков. В случае *Notocotylus imbricatus*, как кажется, появляется дополнительный, весенний, пик поступления инвазии (обнаружение МГП на стадии «редий с редиями» или эмбрионов церкарий в конце мая, июле).

Анализ заражения сеголетков в конце лета—начале осени 1994 г. позволяет оценить время, необходимое для развития МГП псилостоматид, *Holostephanus volgensis* и *Metorchis intermedius* до визуально различимой стадии. Так как пополнение популя-

ции моллюсков молодью происходит в июне (Козминский, 1999), это время не превышает трех месяцев. Маловероятно, чтобы сеголетки инфицировались паразитом сразу после их рождения (диаметр раковины 0.9 мм). Поэтому реальное время развития должно быть существенно меньше, как минимум на полмесяца. Скорее всего, время, необходимое для развития МГП до визуально различимой стадии, составляет, вероятно, 1.5–2 мес.

Относительно невысокая экстенсивность инвазии и отсутствие четкой сезонной динамики зараженности не позволяют судить о моменте заражения *Bithynia tentaculata* партенитами трематод подотряда Plagiorchiata. Доля относительно более молодых МГП плагиорхиат увеличивается на протяжении сезона, что вполне согласуется с данными Нейгауса по *Pleurogenoides medians* (Neuhaus, 1940). Создается впечатление, что поступление инвазионного начала происходит более или менее равномерно на протяжении всего теплого периода.

Так как максимум зараженности большинством видов трематод наблюдается во второй половине лета, наиболее интенсивно процесс заражения моллюсков протекает, очевидно, во второй половине сезона (июль–сентябрь). Подавляющее большинство молодых МГП, по-видимому, зимует. Развитие МГП возобновляется в мае будущего года. Увеличение видимой экстенсивности инвазии на протяжении сезона отражает завершение развития МГП паразитов. У некоторых видов в этом процессе могут участвовать также заражения текущего года (*Notocotylus imbricatus*, отчасти псилостоматиды и *Holostephanus volgensis*). Максимум эмиссии совпадает с моментом созревания большей части МГП. Падение доли эмитирующих моллюсков весной и в октябре связано, с одной стороны, с температурными условиями и, с другой — с преобладанием в гемипопуляции партенит незрелых МГП.

Скорость созревания, по-видимому, неодинакова у различных видов трематод. Так, МГП *Notocotylus imbricatus* на промежуточных стадиях развития встречаются достаточно редко. Поскольку пробы отбирались ежемесячно, можно заключить, что развитие МГП *N. imbricatus* от визуально различимых ранних стадий развития до зрелой МГП продолжается всего около месяца. Темп развития МГП *Metorchis intermedius* также достаточно высок — в апреле 1994 г. еще отмечаются локальные МГП на стадии зародышевых шаров, а в конце мая уже встречаются только МГП на стадии эмбрионов церкарий или даже зрелые МГП. Анализ когорты моллюсков 1994 г. рождения показывает, что развитие плагиорхиат происходит, вероятно, довольно медленно (около 2–3 мес), но завершается быстрым достижением стадии зрелой МГП. Так, в августе–октябре 1994 г. и апреле–мае 1995 г. в указанной когорте не было обнаружено ни одного случая заражения плагиорхиатами, несмотря на значительный объем выборки (150–200 экз.). Партениты плагиорхиат появились в июне, причем уже вполне зрелые и способные к эмиссии церкарий. Ряд незрелых МГП был обнаружен в августе–сентябре, однако в октябрьской пробе уже все зараженные плагиорхиатами моллюски содержали зрелые МГП. Псилостоматиды и *Holostephanus volgensis* характеризуются, по-видимому, промежуточными скоростями развития.

Дальнейшая «судьба» МГП после момента достижения стадии зрелости зависит от вида паразитов. Анализ зараженности отдельных когорт *Bithynia tentaculata*, в частности сопоставление максимальной экстенсивности инвазии моллюсков в возрасте 1+ и минимальной (в первой половине лета) зараженности в возрасте 2+, показывает, что около 80% моллюсков, зараженных *Sphaeriodotrema globulus*, *Psilotrema tuberculata* и *Holostephanus volgensis*, погибают в течение года после момента созревания МГП. При условии сохранения этого темпа смертности 2 года после момента созревания МГП переживает не более 5–6% зараженных моллюсков.<sup>3</sup> Моллюски, содержащие зрелые МГП *Notocotylus imbricatus*, живут, по-видимому, значительно меньше. Большинство

<sup>3</sup> Заметим, что существует еще одна возможная причина снижения зараженности — самоочищение моллюсков от инвазии. Она представляется крайне маловероятной, так как такое очищение моллюсков от трематодной инвазии вообще происходит очень редко. Кроме того, при вскрытии не удается обнаружить признаков репарации внутренних органов.

(70—85 %) погибает в середине осени того же года, когда МГП паразитов достигают зрелости, и лишь немногие перезимовывают, погибая будущей весной. Время жизни моллюсков, содержащих МГП *Metorchis intermedius*, также невелико. Четко выраженная сезонность появления паразитов свидетельствует, что большинство из них погибает в том же году, когда МГП достигают стадии зрелости. Значительные флуктуации зараженности *Pleurogenoides medians* и *Plagiorchis* sp. также указывают на непродолжительное существование зараженных моллюсков после достижения микрогемипопуляциями плагиорхиат стадии зрелости.

Таким образом, накопление инвазии не вносит, по-видимому, существенного вклада в увеличение зараженности трематодами в старших возрастных группах *Bithynia tentaculata*. Увеличение зараженности большинством видов паразитов с возрастом свидетельствует лишь о том, что крупные моллюски старших возрастов в большей степени заражаются трематодами. Интересно, что наиболее резкий скачок экстенсивности инвазии *Plagiorchis* sp. наблюдается при переходе от возрастной группы 3+ к возрастным группам 4+ и старше, что также, вероятно, указывает на преимущественное заражение моллюсков старшего возраста. Обнаружение *Metorchis intermedius* в возрастной группе 1+ в 1992 г. говорит о возможности заражения сеголеток *Bithynia tentaculata*. Поскольку зараженность моллюсков плавно увеличивается с возрастом, можно предположить, что «восприимчивость» битиний к заражению *Metorchis intermedius* увеличивается с возрастом моллюсков.

Значительное воздействие на скорость развития партенит трематод оказывает температура (Pflugel, 1980; Атаев, 1991). Поскольку температурные условия в отдельные годы исследований существенно различались (рис. 1), можно было бы ожидать соответствующих изменений в динамике зараженности. Имеющихся в нашем распоряжении данных, тем не менее, недостаточно для каких-либо определенных выводов в этом отношении (отбор станций раз в месяц не позволяет выявить столь тонкие различия). Однако отмеченная в некоторых случаях тенденция к изменению скорости развития МГП указывает на то, что это правило все-таки соблюдается. Так, в самом теплом 1992 г. экстенсивность инвазии *Sphaeridiotrema globulus* нарастала несколько быстрее и раньше достигала максимума (в августе), чем в самом холодном 1993 г. (максимум смещен на сентябрь). В 1992 г. максимум инвазии *Holostephanus volgensis* приходился на конец сентября, а в 1993 г. зараженность достигла максимума в октябре. Напротив, максимум зараженности моллюсков *Metorchis intermedius* в 1992 г. приходился на конец июля, а в 1993 г. отчетливо сместился на конец июня. Это можно интерпретировать как ускоренное развитие МГП этого вида паразитов при более низкой температуре, что, однако, кажется маловероятным. Более обоснованным представляется другое предположение: благодаря более теплой погоде развитие МГП *M. intermedius* осенью 1992 г. продолжалось более длительное время, и, как следствие, произошло сокращение сроков «дозревания» МГП в 1993 г.

#### Список литературы

- Атаев Г. Л. Влияние температуры на развитие и биологию редий и церкарий *Philophthalmus rhionica* // Паразитология. 1991. Т. 25. С. 349—359.
- Атаев Г. Л. Фауна трематод *Bithynia tentaculata* в прудах Санкт-Петербурга // Проблемы систематики и филогении плоских червей. СПб., 1998. С. 11—13.
- Галактионов К. В. Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем (опыт анализа на примере представителей семейства Microphallidae). Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1993. 190 с.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофаллид группы «rugmaeus» (Trematoda: Microphallidae) // Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты, 1984. С. 8—41.
- Гранович А. И. Моллюски и трематоды как компоненты паразитарных систем: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2000. 30 с.

- Козминский Е.В. Популяционный анализ сообщества *Bithynia tentaculata* (Gastropoda, Prosobranchia)—партениты трематод: Автореф. дис.... канд. биол. наук. СПб.: СПбГУ, 1999. 20 с.
- Сергиевский С.О. Анализ зараженности беломорских популяций полиморфного литорального моллюска *Littorina obtusata* (L.) партенитами трематод // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1985. Т. 33. С. 99—124.
- Флейс Дж. Статистические методы для изучения таблиц долей и пропорций. М.: Финансы и статистика, 1989. 319 с.
- Fretter V., Graham A. British prosobranch molluscs. London: Ray. Soc., 1962. 757 p.
- Lilly M. M. The mode of life and the structure and functioning of the reproductive ducts of *Bithynia tentaculata* (L.) // Proc. Malac. Soc. London. 1953. Vol. 30. P. 87—110.
- Neuhaus W. Parasitare kastration bei *Bithynia tentaculata* // Z. Parasitenk. 1940. Bd 12. S. 65—77.
- Pfluger W. Experimental epidemiology schistosomiasis. I. The prepatent period and cercarial production of *Schistosoma mansoni* in *Biomphalaria* snails at various constant temperatures // Z. Parasitenk. 1980. Bd 63. S. 159—169.
- Schafer H. Untersuchungen zur Okologie von *Bithynia tentaculata* // Arch. Molluskenk. 1953. Bd 82. S. 67—70.
- Vincent B., Vaillancourt G. Methode de determination de l'age, longevite et croissance annuelle de *Bithynia tentaculata* L. (Gastropoda: Prosobranchia) dans le Saint-Laurent (Quebec) // Can. J. Zool. 1981. Vol. 59. P. 982—985.
- Vincent B., Gaucher M. Variations de la fecondite et de la structure des populations chez *Bithynia tentaculata* L. (Gastropoda: Prosobranchia) // Can. J. Zool. 1983. Vol. 61. P. 2417—2423.
- Vincent B., Harvey M. Dynamique de deux populations du Gasteropode *Bithynia tentaculata* // Verh. Inf. Ver. Limnol. 1985. Vol. 22. P. 3288—3291.
- Vincent B., Letourneau C. Variations inter-populations de la structure d'age et de la croissance du Prosobranch *Bithynia tentaculata* L. // Can. J. Zool. 1985. Vol. 63. P. 1345—1353.
- Vincent B., Vaillancourt G., Harvey M. Cycle de developpement, croissance, effectifs, biomasse et production de *Bithynia tentaculata* L. (Gastropoda: Prosobranchia) dans le Saint-Laurent (Quebec) // Can. J. Zool. 1981. Vol. 59. P. 1237—1250.
- ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034 Поступила 15.01.2002

DYNAMICS OF INFECTION OF BITHYNIA TENTACULATA  
(GASTROPODA: PROSOBRANCHIA) WITH TREMATODES

G.L. Ataev, E.V. Kozminsky, A.A. Dobrovolskij

**Key words:** *Bithynia tentaculata*, Trematoda, parthenites, infection dynamics.

SUMMARY

The dynamics of infection of *Bithynia tentaculata* with 7 trematode species was examined during 5 years. Stability of parasite fauna with significant changes of infection rate has been recorded. During the period of observations the infection rate of *Sphaeridiotrema globulus*, *Notocotylus imbricatus*, *Holostephanus volgensis*, *Pleurogenoides medians* and *Metorchis intermedius* has decreased, while that of *Psilotrema tuberculata* has increased. The infection rate of *Plagiorchis* sp. slightly fluctuated.

It was found out that the infection rate of *S. globulus*, *P. tuberculata*, *Plagiorchis* sp., *H. volgensis* and *M. intermedius* increases by the age of hosts. Maximal infection rate of *N. imbricatus* was observed in mollusks of 2—3 years old.

Based on peculiarities of infection dynamics during the year, 3 groups of parasites have been recognized. 1. *S. globulus*, *P. tuberculata* and *N. imbricatus* show an increase of infection rate from April to August with subsequent decrease. 2. Infection rate of *H. volgensis* increases during the Summer and reaches maximum in Autumn. Age group of host 2+ and older ones showed some decrease of infection in the beginning of Summer. 3. First cases of infection with *M. intermedius* occur in May, then the infection rate increases and reaches maximum in the end of July. The infection rate gradually decreases and in the end of October the mollusks infected with *M. intermedius* are usually absent.

An emission of cercariae is usually observed in June—August. The difference in infection rate of *Bithynia tentaculata* males and females was not found.

Based on a complex analysis of infection dynamics and population dynamics of mollusks, different aspects of the life cycle of parasites (periods of emission, maturity and longevity of local microhemipopulations) are discussed.