

На правах рукописи

ПОНОМАРЕВА
Наталья Михайловна

РЕАЛИЗАЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ТРЕМАТОД СЕМЕЙСТВ
PLAGIORCHNIDAE И ECHINOSTOMATIDAE В ПРЕСНОВОДНЫХ
ЭКОСИСТЕМАХ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

03.02.04. – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск 2020

Работа выполнена в лаборатории патологии насекомых в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт Систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук

Научный руководитель:

Юрлова Наталья Ильинична, кандидат биологических наук, Институт Систематики и Экологии Животных СО РАН, старший научный сотрудник

Официальные оппоненты:

Никишин Владимир Павлович,
доктор биологических наук, профессор,
главный научный сотрудник, Институт
биологических проблем Севера ДВО РАН;

Борцова Марина Сергеевна,
кандидат ветеринарных наук, доцент
кафедры Ветеринарно-санитарной
экспертизы и паразитологии,
Новосибирский государственный аграрный
университет.

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург.

Защита состоится 26 февраля 2021 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.

Факс: (383)2170-09-73

E-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института Систематики и экологии животных СО РАН и на сайте <http://www.eco.nsc.ru>.

Автореферат разослан «__»_____ 2021 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Петрожицкая
Людмила Владимировна

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Трематоды (Trematoda) – один из наиболее многочисленных и широко распространенных таксонов паразитических плоских червей (Plathelminthes). Многие из представителей трематод имеют эпидемиологическое и эпизоотологическое значение, поскольку являются возбудителями заболеваний человека и животных. Будучи обычными компонентами естественных экосистем и одной из самых многочисленных групп паразитических беспозвоночных в прибрежных экосистемах, трематоды оказывают влияние на организм, популяции и сообщества животных-хозяев, а также на структуру пищевых сетей и на функционирование экосистем в целом (Kuris et al., 2008). В последние годы придается большое значение изучению роли паразитов в функционировании естественных экосистем, оценке их биомассы (Юрлова, 2016; Kuris et al., 2008), места и роли в трофических сетях (Doi, Yurlova, 2010; Doi et al., 2011). Однако, многочисленная литература, посвященная изучению энергетического потока в водных экосистемах, традиционно упускает вклад паразитов (Preston et al., 2013).

Для объективной оценки роли отдельных видов трематод на экосистемном уровне необходимо знание и анализ путей и сроков реализации их жизненных циклов, а также количественное описание процессов, происходящих в образуемых ими паразитарных системах, включая оценку паразитарных потоков во всех звеньях цепи в конкретных экологических условиях. В настоящей диссертационной работе подобное исследование выполнено в прибрежных экосистемах в бассейне озера Чаны, на юге Западной Сибири.

В качестве объектов исследования послужили представители трематод двух семейств – Echinostomatidae и Plagiorchiidae, которые широко распространены в озерно-речных комплексах региона.

Первыми промежуточными хозяевами для тех и других служат брюхоногие моллюски (Gastropoda); роль второго промежуточного хозяина для трематод сем. Echinostomatidae выполняют моллюски (Gastropoda) (первый промежуточный хозяин может одновременно служить и вторым промежуточным хозяином для вышедших из него личинок), а для сем. Plagiorchiidae – личинки стрекоз (Odonata). Окончательными хозяевами для исследуемых трематод служат, преимущественно, водные и околоводные птицы.

Несмотря на сходство путей циркуляции, жизненные циклы трематод этих семейств различаются между собой. Для трематод сем. Echinostomatidae характерен ряд архаичных особенностей: яйцо развивается во внешней среде, и созревшая в нем расселительная личинка – мирацидий, выходит в воду и активно проникает в моллюска-хозяина; партеногенетические поколения, в которых развиваются свободноживущие трансмиссивные личинки церкарии, представлены редиями. Трематоды сем. Plagiorchiidae, наоборот, характеризуются рядом эволюционно прогрессивных особенностей: созревание

яйца и мирацидия в нем происходит в матке взрослого червя. Вместе с яйцом мирацидий пассивно попадает в моллюска-хозяина во время питания перефитомом и выходит из яйца в кишечнике моллюска-хозяина; дочерние поколения партенит, в которых развиваются церкарии, представлены спороцистами.

Это позволяет сопоставить особенности реализации различающихся жизненных циклов трематод и оценить успех трансмиссии этих трематод в условиях озерно-речных комплексов юга Западной Сибири.

Цель работы. Выявить пути реализации жизненных циклов трематод *Echinoparyphium recurvatum* (Linstow, 1873) (Echinostomatidae), *Plagiorchis elegans* (Rudolphi, 1802) и *P. multiglandularis* (Semenov, 1927) (Plagiorchiidae), оценить успех трансмиссии в звене «первый–второй промежуточный хозяин» в прибрежных экосистемах бассейна озера Чаны.

Задачи:

1. Выявить видовой состав трематод семейств Plagiorchiidae и Echinostomatidae у первых промежуточных хозяев – моллюсков рода *Lymnaea*.

2. Исследовать сезонную и межгодовую динамику показателей зараженности трематодами *E. recurvatum*, *P. elegans* и *P. multiglandularis* первых и вторых промежуточных хозяев в связи с факторами среды.

3. Провести количественную оценку трансмиссивных потоков церкарий и метацеркарий трематод *E. recurvatum*, *P. elegans* и *P. multiglandularis*, ассоциированных с популяциями первых и вторых промежуточных хозяев в прибрежной зоне бассейна озера Чаны.

4. Оценить успех трансмиссии трематод *E. recurvatum*, *P. elegans* и *P. multiglandularis* в звене «первый–второй промежуточный хозяин».

5. На основе анализа полученных данных вычлениить особенности жизненных циклов трематод *E. recurvatum*, *P. elegans* и *P. multiglandularis* способствующие их успешной реализации в прибрежных экосистемах бассейна озера Чаны.

Научная новизна работы. Впервые выявлена таксономическая принадлежность партенит и церкарий трематод сем. Plagiorchiidae из ушковых прудовиков в бассейне оз. Чаны. Впервые изучена суточная продукция и рассчитаны трансмиссивные потоки церкарий трематод *E. recurvatum*, *P. multiglandularis* и *P. elegans* связанные с популяциями моллюсков в прибрежных экосистемах бассейна оз. Чаны. Впервые изучена зараженность трематодами семейства Plagiorchiidae потенциальных вторых промежуточных хозяев и установлено, что их роль в бассейне оз. Чаны выполняют только личинки стрекоз. Впервые исследована сезонная динамика показателей зараженности личинок стрекоз метацеркариями *P. multiglandularis* и *P. elegans* и рассчитаны связанные с ними трансмиссивные потоки метацеркарий на единицу площади (м²). Впервые для озерных экосистем проведена сравнительная оценка успеха трансмиссии трематод *E. recurvatum*, *P. multiglandularis* и *P. elegans* в звене «первый-второй промежуточный хозяин».

Теоретическая и практическая значимость работы. Используемые при выполнении настоящего исследования методические подходы количественной оценки паразитарных потоков трематод позволяют оценить роль паразитических червей на экосистемном уровне и могут быть применены для любых паразитарных систем.

Полученные количественные данные по паразитарным потокам церкарий – неотъемлемым компонентам планктонных трофических сетей, а также данные по успешности их трансмиссии ко второму промежуточному хозяину, дают возможность определить вклад паразитов на свободноживущих фазах развития в энергетический поток пресноводных экосистем. Количественная оценка паразитарных потоков позволяет оценить успешность реализации жизненных циклов трематод в прибрежных экосистемах озерно-речных комплексов юга Западной Сибири.

Полученные результаты по сезонной и многолетней динамике зараженности промежуточных хозяев трематодами сем. Plagiorchiidae и Echinostomatidae – потенциальными возбудителями гельминтозов диких и домашних птиц, могут быть использованы при разработке методов профилактики и борьбы с вызываемыми ими трематодозами. Полученные сведения могут быть использованы в курсах лекций по биологии, экологии, паразитологии.

Методология и методы исследования

Сбор первых промежуточных хозяев трематод – моллюсков – осуществлен стандартным методом с использованием квадратной рамки площадью 0,25 м²; сбор стрекоз проведен при помощи водного сачка диаметром 30 см. Для выявления зараженности моллюсков партенитами трематод проведено прижизненное исследование прудовиков, а для оценки инвазированности первых и вторых промежуточных хозяев незрелыми партенитами и метацеркариями использован стандартный компрессорный метод. Для определения видовой принадлежности личинок трематод изготовлены временные препараты с использованием витальных красителей, а также постоянные препараты, приготовленные в соответствии с опубликованными методиками (Судариков, Шигин, 1965; Судариков и др. 2002). Для изучения связи зараженности первых промежуточных хозяев личинками трематод с факторами среды проведено измерение показателей качества воды (минерализация, рН, температура и содержание растворенного кислорода в воде) с использованием прибора качества воды Multiline и ртутного термометра. Подробно методы исследования описаны в разделе 2.2. «Методы сбора и изучения трематод и их хозяев».

Основные положения, выносимые на защиту. Зараженность первых промежуточных хозяев-моллюсков трематодами сем. Plagiorchiidae выше, чем трематодами сем. Echinostomatidae, что связано с особенностями реализации их жизненных циклов.

Сезонные и межгодовые изменения в зараженности первых промежуточных хозяев трематодами сем. Plagiorchiidae и сем. Echinostomatidae напрямую связаны с плотностью и структурой популяции моллюсков-хозяев, а также зависят от погодно-климатических факторов.

Низкий успех трансмиссии церкарий трематод *P. multiglandularis* и *P. elegans* по сравнению с трематодой *E. recurvatum* при более высокой зараженности моллюсков-хозяев и значительно большем потоке церкарий у них, определяется особенностями биологии их вторых промежуточных хозяев.

Степень достоверности и апробация материала. Определение таксономической принадлежности прудовиков подтверждено д.б.н. М. В. Винарским, к.б.н. Е. А. Новиковым. Идентификация видовой принадлежности личинок стрекоз проведена к.б.н. О. Н. Поповой. Видовая принадлежность личинок трематод подтверждена к.б.н. Н. И. Юрловой.

Основные результаты исследования были доложены на конференциях: II Международная конференция «Современное состояние водных биоресурсов» (Новосибирск, 2010), Всероссийская научная конференция «Актуальные проблемы современной териологии» (Новосибирск, 2012), Международная научная конференция «Современные проблемы общей паразитологии» (Россия, Москва, 2012), VII и IX Всероссийские научно-практические конференции с международным участием «Проблемы биологической науки и образования в педагогических ВУЗах» (Новосибирск, 2013, 2015), Всероссийская конференция с международным участием – V Съезд Паразитологического общества при РАН (Новосибирск, 2013), Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием: «Зоологические чтения» (Новосибирск, 2014), VII Всероссийский Конгресс молодых биологов «СИМБИОЗ-РОССИЯ 2014» (Екатеринбург, 2014), Международная научная конференция «Систематика и экология паразитов» (Россия, Москва, 2014), V Межрегиональная конференция «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке» (Россия, Новосибирск, 2015), V Международная конференция, посвященная памяти выдающегося гидробиолога, члена-корреспондента АН СССР, профессора Г. Г. Винберга (Россия, С.-Петербург, 2015), Tohoku University CNEAS 20th anniversary International symposium (Japan, Sendai, 2015), VI Всероссийская конференция с международным участием «Школа по теоретической и морской паразитологии» (г. Севастополь), IX Всероссийский конгресс молодых ученых-биологов «СИМБИОЗ-РОССИЯ 2016» (г. Пермь) Кроме того, материалы работы докладывались на собраниях гидробиологического общества при РАН (Новосибирск), на собраниях совета научной молодежи ИСиЭЖ СО РАН.

Личный вклад автора. Автором работы собран весь биологический материал (моллюски, стрекозы и трематоды) и данные по качеству воды (рН, соленость, температура и содержание кислорода), положенные в основу диссертационной работы. Кроме того, автор выполнил статистическую обработку данных и их анализ.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 29 работ, из них 6 – в изданиях, рекомендованных ВАК Министерства образования и науки РФ и 4 статьи из Web of Science Core Collection.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю к.б.н. Наталье Ильиничне Юрловой за руководство и помощь на всех этапах работы. Автор признателен д.б.н., профессору А. Ю. Харитонову (ИСиЭЖ СО РАН) и к.б.н. О. Н. Поповой (ИСиЭЖ СО РАН) за ценные советы по сбору личинок стрекоз, а также помощь в их определении. За помощь в организации работ на Чановском научном стационаре автор благодарит заведующего стационаром к.б.н. А. К. Юрлова (ИСиЭЖ СО РАН), а также весь коллектив стационара. Автор благодарен всему коллективу гельминтологов ИСиЭЖ СО РАН за поддержку и содействие в выполнении работы. Автор выражает благодарность за ценные советы и поддержку в выполнении работы чл.-корр. РАН В. В. Глупову. Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ: гранты № 10-04-01293-а, № 12-04-92111-ЯФ_а, № 13-04-02075, № 15-54-50007, а также Совета научной молодежи ИСиЭЖ СО РАН.

Структура и объем диссертации. Материалы диссертационной работы включают введение, 6 глав и список литературы.

Материал изложен на 163 страницах. Работа содержит 35 рисунков и 10 таблиц. Список цитируемой литературы включает 255 источников, из них 99 на иностранных языках.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1. Особенности реализации жизненных циклов трематод семейств Plagiorchiidae и Echinostomatidae, взаимоотношения в системе «паразит-хозяин»

В главе приводятся литературные сведения о жизненных циклах трематод семейств Plagiorchiidae и Echinostomatidae, особенностях их реализации, о паразито-хозяинных отношениях в паразитарных системах образуемых трематодами, с особым вниманием к системе «моллюск–трематода». Особое внимание уделено анализу литературы касающейся количественным оценкам паразитарных трансмиссивных потоков на сводноживущих и паразитических фазах жизненного цикла, оценке успеха трансмиссии церкарий, сезонным и межгодовым аспектам динамики трансмиссивных потоков на отдельных фазах жизненного цикла трематод.

2. Характеристика района исследования

Бассейн озера Чаны представляет собой бессточную систему, основу водного питания которого обеспечивают две самые крупные реки бассейна – Каргат и Чулым. Обширные тростниковые займища вдоль рек служат местообитанием для многовидовых сообществ гидробионтов (Конивец, 1982;

Воскобойников и др., 1986; Григорьев, 1986; Безматерных, 2005; Попов и др., 2005) водных и околоводных птиц (Юрлов и др., 2015), которые являются неотъемлемой составляющей жизненных циклов трематод, выполняя для них роль промежуточных и окончательных хозяев.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Места сбора материалов

Материал для исследования был собран в бассейне озера Чаны, на юге Западной Сибири. Характерной особенностью системы озера Чаны являются межсезонные и межгодовые циклические колебаниями уровня воды. Средняя за сезон (июнь–август) минерализация воды варьировала в разные годы в пределах 0,2–2,7 ‰, рН – 7,4–9,3; температура воды – 19,3–22,9° С, содержание растворенного кислорода – 0,58–4,79 мг/л.

Исследование выполнено в 2010–2015 гг. на трех контрольных участках, расположенных в приустьевой зоне р. Каргат, впадающей в оз. Чаны (54° 37' с.ш., 78° 13' в.д.), в заливе оз. Малые Чаны, между речной и озерной системами (54° 30' с.ш., 78° 16' в.д.) и в прибрежной части проточного озера Фадиха, расположенного в низовьях р. Чулым (54° 36' с.ш., 78° 13' в.д.).

2.2. Методы сбора и изучения трематод и их хозяев

Изучение абиотических факторов

На 1-ом контрольном участке в устьевой части реки Каргат 3 раза в сутки измеряли температуру воды в придонном слое ртутным термометром, а также содержание растворенного в воде кислорода, минерализацию и рН воды (с использованием прибора измерения качества воды Multiline). Все вышеперечисленные показатели измерялись в момент сбора моллюсков и стрекоз на каждом участке.

Сбор моллюсков и личинок стрекоз

Ежегодно (2010–2015 гг.) с начала июня до конца августа ежедекадно на каждой контрольной станции проводили сбор моллюсков с четырех площадок (каждая по 0,25 м²) в соответствии со стандартными методиками (Жадин, 1960). В каждой выборке в камеральных условиях определяли видовую принадлежность моллюсков, оценивали численность и размерную структуру. Под численностью мы подразумеваем относительное количество особей на единицу площади (экз/м²). Таксономический статус моллюсков определяли по совокупным признакам морфометрической изменчивости и структуры раковины (Круглов, 2005; Лазарева, 1967). Моллюсков объединяли в размерные группы по высоте раковины с интервалом в 5 мм.

Сбор личинок стрекоз также осуществлялся каждую декаду в 2012–2015 гг., в местах сбора моллюсков с использованием водного сачка диаметром 30 см; длина каждой проводки составляла 1 м. Исходя из числа проводок, осуществлялся пересчет плотности личинок стрекоз на 1 м². Определение

видовой принадлежности и возраста собранных личинок стрекоз проведено сотрудником ИСиЭЖ СО РАН к.б.н. О. Н. Поповой.

Методы паразитологического исследования промежуточных хозяев

Зараженность моллюсков партенитами трематод определялась на основании зрелых церкарий, способных выходить во внешнюю среду. Для видовой идентификации церкарий проводили изучение морфологической и морфометрической изменчивости с использованием микроскопа.

Исследование зараженности стрекоз и моллюсков метацеркариями трематод проводили компрессорным методом. Метацеркарий извлекали из цист, окрашивали уксусно-кислым кармином (Судариков и др., 2002), после чего проводились морфометрические исследования для определения видовой принадлежности.

По результатам гельминтологических исследований хозяев трематод рассчитывали экстенсивность инвазии (ЭИ) – доля (%) зараженных особей в выборке (для личинок трематод на стадии церкарий и метацеркарий), интенсивность инвазии (ИИ) – среднее количество паразитов на одну зараженную особь (для метацеркарий).

Материалом для изучения эмиссии и продукции церкарий служили собранные из естественных экосистем зараженные моллюски, продуцирующие личинок. Исследование эмиссии церкарий трематод из сем. Plagiorchiidae и сем. Echinostomatidae проведено в 2011–2013 г.г. и дополнено данными за 2004 г. и 2006 г. (сведения получены С. Н. Водяницкой).

Изучение эмиссии и продукции церкарий

При изучении эмиссии церкарий зараженных моллюсков содержали в идентичных условиях: в индивидуальных емкостях объемом 400 мл, наполовину заполненных профильтрованной речной водой, при естественном освещении; среднесуточная температура воды в период наблюдения варьировала от +20° до +25°С. Количество вышедших церкарий подсчитывали, отлавливая их поштучно с помощью микропипетки под стереомикроскопом МБС-10. При расчете среднесуточной продукции церкарий отдельных видов трематод в зависимости от размеров моллюсков-хозяев, последних группировали по высоте раковины в отдельные размерные классы с интервалом 5 мм.

Расчеты потоков церкарий и метацеркарий

Годовой поток церкарий (ГПЦ, экземпляры/ м²/ трансмиссивный период) рассчитан на основе данных по плотности зараженной части популяции моллюска-хозяина рассчитанной на основе доли зараженных и плотности популяции моллюска-хозяина, а также с использованием данных по среднесуточному выходу церкарий из моллюсков отдельных размерных классов, с использованием формулы (Юрлова, 2016):

$$ГПЦ = \sum_{i=1}^k П \times Э \times СВЦ \times 110 \quad , \quad (1)$$

где k – количество размерных классов,

$П$ – плотность моллюсков,

Э – доля зараженных моллюсков отдельных размерных классов,

СВЦ – среднесуточный выход церкарий из одного моллюска определенного размерного класса.

Годовой поток метацеркарий ($ГПМтц$, экз./ м²/ трансмиссивный период) рассчитан, исходя из среднегодовых показателей экстенсивности и интенсивности инвазии и плотности популяции вторых промежуточных хозяев.

Успех трансмиссии ($УТ$, %) трематод от первого ко второму промежуточному хозяину определен по соотношению показателей годовых потоков метацеркарий и церкарий.

Статистические методы обработки материала

Для оценки зависимости количества выходящих за сутки церкарий от размера моллюсков, от размера церкарий, с температурой воды, а также связи уровня зараженности первых промежуточных хозяев трематод с абиотическими факторами среды использован коэффициент корреляции Спирмена. Оценка достоверности различий между средними значениями суточного выхода церкарий проведена с помощью теста Манна-Уитни (Mann-Whitney test). Сравнение различий в экстенсивности инвазии проводили с использованием критерия достоверности разности экстенсивности инвазии (по Федорову, 1986). При сравнении двух выборок (численность моллюсков, личинок стрекоз на разных участках) использовали t-критерий Стьюдента. Для статистической обработки данных был использован пакет программ Microsoft Excel 2003, Statistica 6.0 и Past 2.10.

ГЛАВА 3. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ЧИСЛЕННОСТЬ ПРОМЕЖУТОЧНЫХ ХОЗЯЕВ ТРЕМАТОД СЕМЕЙСТВ PLAGIORCHNIDAE И ECHINOSTOMATIDAE

3.1. Особенности биологии и динамика численности моллюсков рода *Lymnaea*

Исследуемые нами моллюски р. *Lymnaea* включали большого болотного прудовика (*L. stagnalis*), а также ушковых прудовиков, входящих в *Lymnaea* группу *Radix-Peregriana* (Винарский, Сербина, 2012) и малых болотных прудовиков, входящих в сборный вид *Lymnaea* группы *palustris* (Круглов, 2005). В пресноводных экосистемах бассейна оз. Чаны, исследуемые нами легочные моллюски, имеют двухлетний жизненный цикл и две генерации за сезон. Кладки моллюсков отмечают в водоемах с весны до конца лета, что связано с последовательным размножением двух разновозрастных групп.

Сезонные изменения численности прудовиков в годы исследования характеризовались возрастанием в июне и в августе, что обусловлено приростом популяций за счет молодых особей. Наблюдающийся спад численности в июле обусловлен естественной гибелью старых особей.

Наблюдающиеся различия в межгодовой динамике численности исследованных прудовиков связаны с изменением уровня воды и

подтверждают ранее полученные выводы о том, что численность малых прудовиков выше в годы высокого уровня, а *L. stagnalis* и ушковых прудовиков – в годы низкого уровня воды (Юрлова, Водяницкая, 2005).

3.2 Особенности биологии и динамика численности личинок стрекоз

На исследованных участках обнаружены личинки девяти видов стрекоз: *Aeshna mixta*, *Ae. serrata*, *Enallagma cyathigerum*, *Libellula quadrimaculata*, *Sympetrum paedisca*, *Sympetrum danae*, *S. flaveolum*, *S. sanguineum*, *S. vulgatum*.

Наши данные показали, что личинки стрекоз присутствуют в исследуемых водоемах с мая по август.

Относительная численность личинок стрекоз (всех обнаруженных видов) на модельном участке оз. Фадиха в течение сезона варьировала в годы исследования от 0–6 экз./м² (начало июля, конец августа) до 25–45 экз./м² (конец июня, конец июля).

Сезонные изменения численности личинок стрекоз характеризовались четкими периодами спада в начале июля и в конце августа на всех контрольных участках во все годы исследования. Такая тенденция обусловлена переходом личинок в имаго, массовый вылет которых приходится именно на эти периоды (Борисов и др., 2010).

Межгодовые изменения относительной численности личинок стрекоз характеризовались ростом с 2012 к 2013 г., сменившимся незначительным снижением в 2014 г. и достоверным снижением в 2015 г.

ГЛАВА 4. ПАРТЕНИТЫ ТРЕМАТОД СЕМЕЙСТВ PLAGIORCHIIDAE И ECHINOSTOMATIDAE В МОЛЛЮСКАХ РОДА *LYMNAEA*

4.1. Видовой состав партенит и церкарий трематод в моллюсках рода *Lymnaea*

В сообществе партенит, ассоциированных с моллюсками р. *Lymnaea* в прибрежных экосистемах бассейна оз. Чаны доминировали представители семейств Plagiorchiidae и Echinostomatidae; на отдельных участках первые составили 45–77%, а вторые – 17–45%. Партениты и церкарии трематод сем. Plagiorchiidae были представлены четырьмя видами: *P. elegans*, *P. multiglandularis*, *P. mutationis* и *Opisthogliphe ranae*; партениты трематод сем. Echinostomatidae – 6 видами: *Echinoparyphium aconiatum*, *E. recurvatum*, *Echinostoma grandis*, *E. uralensis*, *Hypodereum conoideum*, *Moliniella anceps*.

4.2. Сезонная динамика зараженности моллюсков рода *Lymnaea* партенитами трематод

Анализ сезонных изменений зараженности моллюсков р. *Lymnaea* партенитами модельных видов трематод выполнен по материалам ежедекадных исследований моллюсков проведенных в 2014 и 2015 гг. на трех контрольных

участках (см. Материалы и методы). В качестве модельных видов выбраны *P. multiglandularis*, *P. elegans* из сем. Plagiorchiidae и *E. recurvatum* из сем. Echinostomatidae. Установлено, что в течение всего трансмиссивного периода основной вклад в поддержание гемипопуляции партенит трематод *P. multiglandularis*, *P. elegans* вносят моллюски *L. stagnalis*, меньший вклад – малые болотные и ушковые прудовики. Партениты трематоды *E. recurvatum* в районе исследования ассоциированы преимущественно с ушковыми прудовиками.

В ходе анализа сезонной динамики зараженности прудовиков партенитами исследуемых видов трематод выявлены общие закономерности, характеризующиеся двумя подъемами численности: в первой половине и в конце лета; в середине лета наблюдался спад доли зараженных. Первый пик обеспечивает прошлогодняя генерация партенит, второй пик – генерация текущего года; спад доли зараженных моллюсков летом связан с гибелью старшевозрастных и, в первую очередь, высокозараженных моллюсков.

4.3. Зараженность моллюсков партенитами трематод в связи с факторами среды

Полученные данные показали, что процент прудовиков зараженных партенитами как редиоидных (сем. Echinostomatidae), так и спороцистоидных (сем. Plagiorchiidae) трематод напрямую связан с численностью моллюска-хозяина ($r=0,7-0,8$; $p<0,05$) и с температурой воды ($r\geq 0,65$; $p\leq 0,05$) в предшествующий месяц.

Не выявлена связь зараженности моллюсков партенитами изучаемых видов трематод с рН и минерализацией воды ($0,5<r>-0,5$; $p<0,05$); не удалось выявить связь с содержанием кислорода из-за значительных суточных колебаний растворенного кислорода в поверхностных водах.

4.4. Межгодовая динамика зараженности моллюсков партенитами трематодами

Межгодовые изменения зараженности первых промежуточных хозяев модельными видами трематод сем. Plagiorchiidae и сем. Echinostomatidae прослежены с 2010 г. по 2015 г. на трех контрольных участках (Рис. 1).

Установлено, что в поддержании популяции трематод *P. multiglandularis* участвуют большой болотный, малые болотные и ушковые прудовики. Ход межгодовой динамики зараженности моллюсков партенитами *P. multiglandularis* различался на исследованных контрольных участках. В 2010 и 2011 зараженные моллюски были обнаружены только на р. Каргат, но в 2012 зараженных моллюсков здесь не выявлено, а в 2013 г. произошел значительный рост ЭИ. Последовавшее затем снижение ЭИ в течение следующих двух лет сохранялось на уровне 2010–2011 гг. На оз. Фадиха зараженность моллюсков возрастала с 2012 к 2014 гг. и сохранялась на том же уровне в 2015 году. В зал.

Золотые Россыпи ЭИ прудовиков партенитами *P. multiglandularis* возростала с 2013 г. к 2015 г.

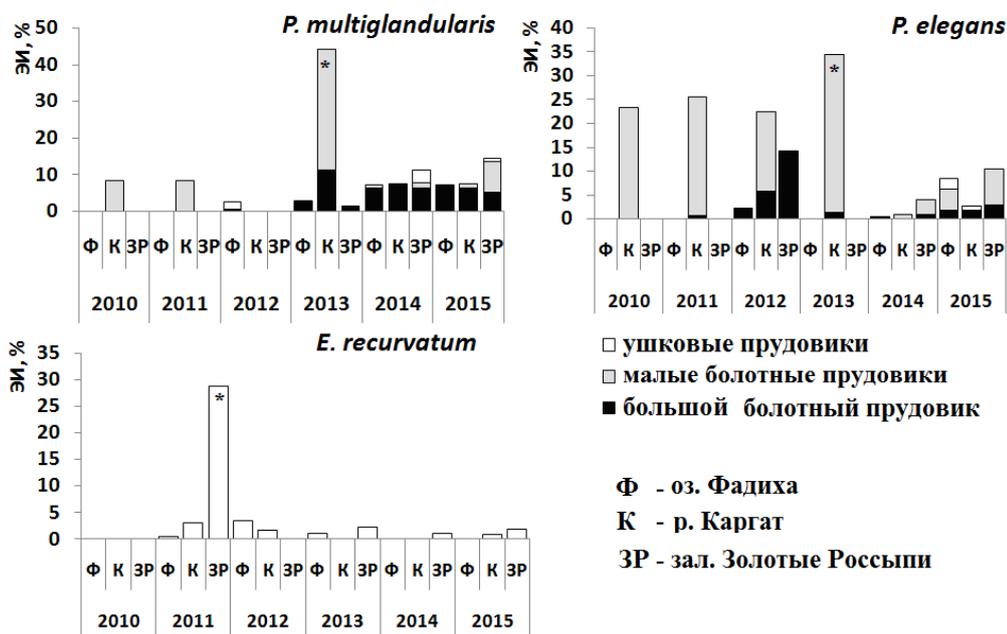


Рис. 1. Межгодовые изменения ЭИ моллюсков рода *Lymnaea* партенитами трематод *P. multiglandularis*, *P. elegans* и *E. recurvatum*. * – малая выборка моллюсков.

Межгодовые изменения зараженности прудовиков партенитами трематоды *P. elegans* были сходны на контрольных участках оз. Фадиха и зал. Золотые Россыпи. Зараженные особи впервые встречены в 2012 г., отсутствовали в 2013 г., а с 2014 г. к 2015 г. наблюдался рост ЭИ на обоих контрольных участках. На р. Каргат значения зараженности моллюсков партенитами трематоды *P. elegans* в период с 2010 по 2013 гг. были практически на одном уровне, а к 2014–2015 гг. произошел резкий спад ЭИ.

Межгодовые изменения зараженности партенитами *E. recurvatum* ушковых прудовиков характеризуются снижением с 2011 по 2015 гг. на всех исследуемых участках. В 2010 г. партениты *E. recurvatum* не были обнаружены.

ГЛАВА 5. ЗАРАЖЕННОСТЬ МЕТАЦЕРКАРИЯМИ ТРЕМАТОД СЕМЕЙСТВ PLAGIORCHNIDAE И ECHINOSTOMATIDAE ВТОРЫХ ПРОМЕЖУТОЧНЫХ ХОЗЯЕВ

5.1. Зараженность моллюсков рода *Lymnaea* метацеркариями трематоды *E. recurvatum*

Зараженность моллюсков метацеркариями *E. recurvatum* изучена в период 2012–2015 гг., на трех контрольных участках (Рис. 2). На оз. Фадиха и в зал. Золотые Россыпи гемипопуляцию метацеркарий *E. recurvatum* поддерживали как большой болотный, так и ушковые прудовики, а в р. Каргат

– только ушковые. В целом, моллюски, зараженные метацеркариями трематоды *E. recurvatum* встречаются на контрольных участках с июня по август (Рис. 2). В 2012 г. прудовики, зараженные метацеркариями трематоды *E. recurvatum* обнаружены на двух контрольных участках: в р. Каргат в конце июня и на оз. Фадиха с конца июня до середины августа. Сезонные изменения ЭИ прудовиков на оз. Фадиха характеризовались снижением с конца июня к началу июля, ростом в середине июля и последующим снижением к середине августа; ИИ прудовиков в течение сезона была на одном уровне, лишь в начале августа наблюдалось ее достоверное повышение (Рис. 2А).

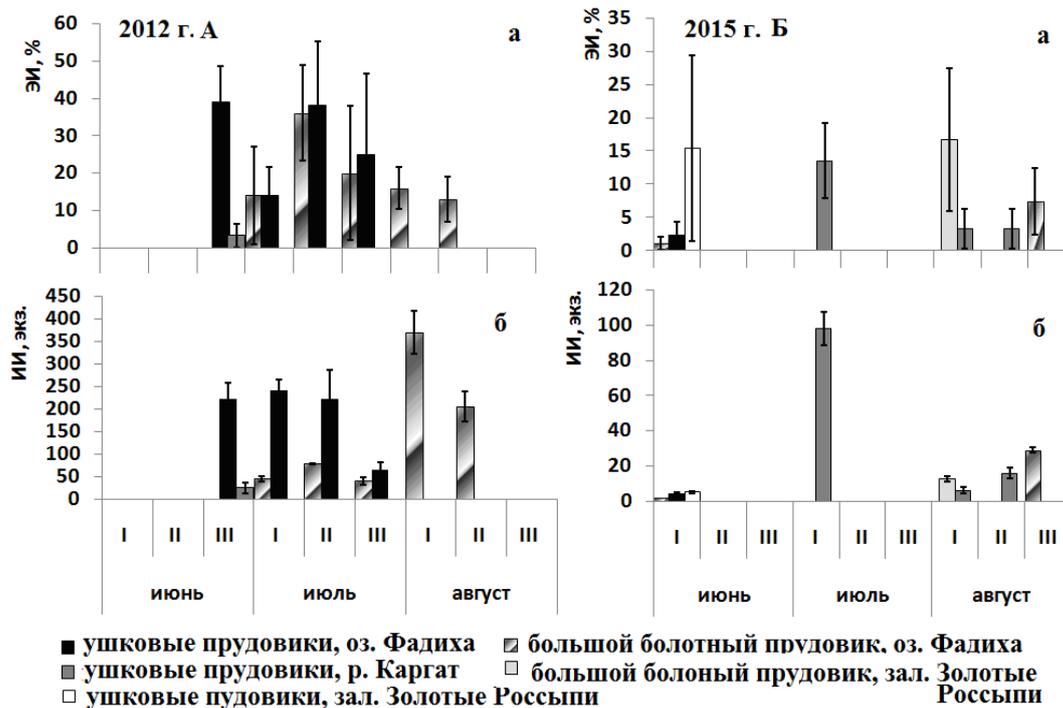


Рис. 2. Сезонные изменения экстенсивности (а) и интенсивности (б) инвазии большого болотного и ушковых прудовиков метацеркариями трематоды *E. recurvatum* в 2012 (А) и 2015 (Б) гг.

В 2013 г. моллюски, зараженные метацеркариями *E. recurvatum*, не выявлены ни на одном контрольном участке.

В 2014 и 2015 гг. моллюски, зараженные метацеркариями *E. recurvatum*, встречены на оз. Фадиха и в зал. Золотые Россыпи в начале июня и в августе, кроме того, в течение всего летнего сезона 2015 г. (Рис. 2Б) встречены на р. Каргат, при этом как ЭИ, так и ИИ максимальными были в середине лета, что, вероятно, связано с инцистированием церкарий в теле первых промежуточных хозяев.

5.2. Зараженность личинок стрекоз метацеркариями трематод рода *Plagiorchis*

Из всех представителей зообентоса исследованных на контрольных участках метацеркарии трематод сем. Plagiorchiidae были найдены лишь у

личинки стрекоз. Среди всех зараженных личинок стрекоз большую долю составляли *S. vulgatum* (68%), далее по нисходящей располагались *S. flaveolum* (18%), *S. sanguineum* и *Aeshna serrata* (по 10%). Такие различия в зараженности личинок различных видов стрекоз, очевидно, связаны с их численностью. Данные учетов показали, что личинки *S. vulgatum* преобладали по численности.

В летний сезон 2014 г ЭИ личинок стрекоз (всех видов в сумме) метацеркариями рода *Plagiorchis* была немногим ниже, чем в 2015 году ($U=0,6$; $p>0,1$), и зараженные личинки стрекоз встречались с начала июня по начало августа, за исключением конца июня, когда зараженные насекомые не были выявлены (Рис. 3а, б). В 2015 г. зараженные личинки стрекоз были обнаружены с начала июня до середины июля и в начале августа.

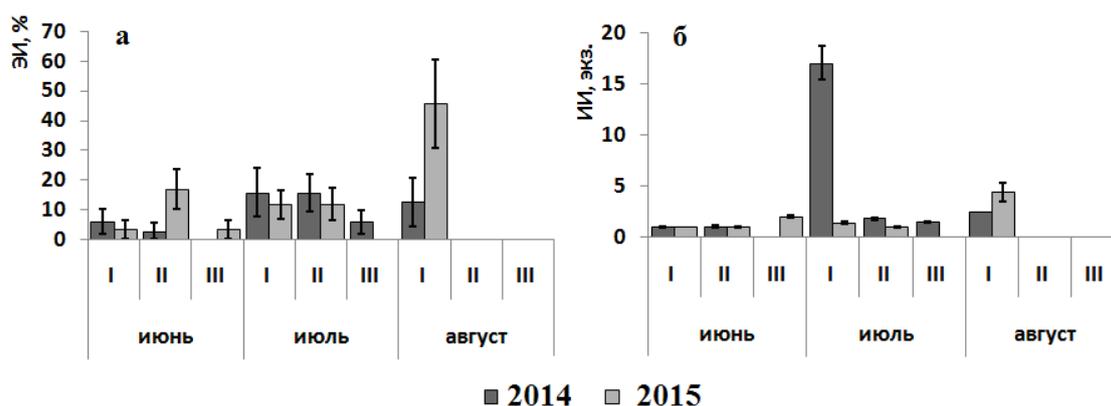


Рис. 3. Сезонная динамика ЭИ (а) и ИИ (б) личинок стрекоз (Odonata) метацеркариями трематод рода *Plagiorchis* на оз. Фадиха в 2014, 2015 гг.

Сезонные изменения ЭИ личинок стрекоз метацеркариями трематод рода *Plagiorchis* в годы исследования характеризуется двумя подъемами: в середине июня или в середине июля и в начале августа. Спад ЭИ метацеркариями наблюдается в конце июня или в конце июля, что обусловлено массовым вылетом имаго. ИИ личинок стрекоз была низкой практически на протяжении всего сезона в оба года исследования, за исключением первой декады 2014 г. (Рис. 3б).

В ходе исследования установлена прямая связь ЭИ и ИИ личинок стрекоз с их возрастом. Вероятно, это обусловлено увеличением продолжительности контакта церкарий трематод с личинками стрекоз старших возрастов, с одной стороны, и большей площадью контакта, с другой стороны.

ГЛАВА 6. УСПЕХ ТРАНСМИССИИ ТРЕМАТОД СЕМЕЙСТВ PLAGIORCHIDAE И ECHINOSTOMATIDAE В ЗВЕНЕ «ПЕРВЫЙ – ВТОРОЙ ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ ХОЗЯИН»

6.1. Суточная эмиссия церкарий трематод

Среднесуточный выход церкарий исследованных видов трематод варьировал в широких пределах, но у *P. multiglandularis* оставался выше, чем у

P. elegans, и *E. recurvatum*. Величина среднесуточного выхода церкарий трематод у изучаемых видов из сем. Plagiorchiidae, также как и у *E. recurvatum* возрастала с увеличением высоты раковины моллюска-хозяина ($r=0,9$; $p\leq 0,001$) (Рис. 4).

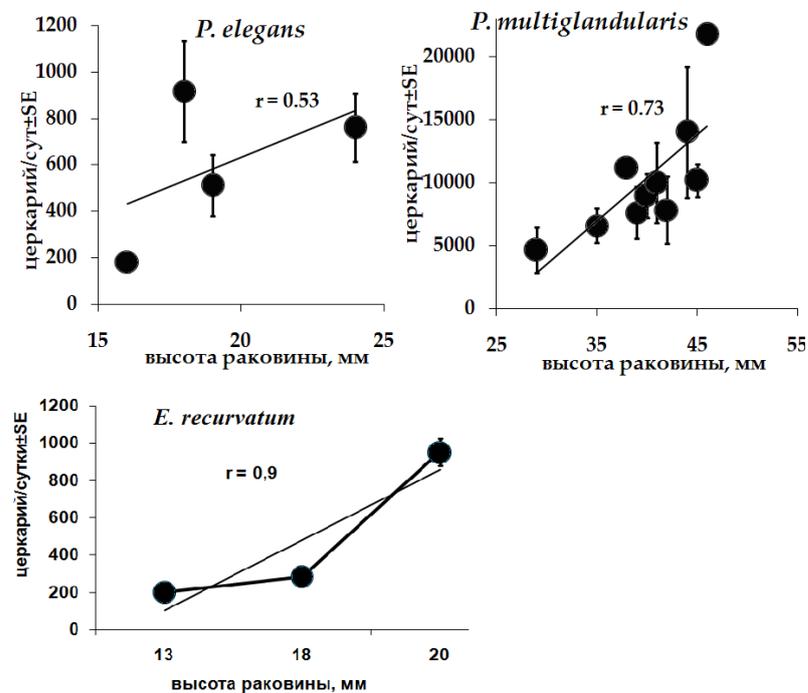


Рис. 4. Связь среднесуточного выхода церкарий трематод *P. elegans*, *P. multiglandularis* и *E. recurvatum* с высотой раковины моллюска-хозяина.

Для трематод сем. Plagiorchiidae, выявлена обратная связь между величиной суточного выхода церкарий и размером церкарий ($r=-0,89$; $p\leq 0,05$) (Растяженко и др., 2014).

На примере системы «*L. stagnalis*–*P. multiglandularis*» показано, что количество церкарий, выходящих из моллюска-хозяина в светлое время суток (9.00—21.00) выше ($U=3,36$; $p=0,0057$), чем в ночные и ранние утренние часы (21.00—9.00). Суточная активность выхода церкарий совпадает с периодами высокой активности второго промежуточного хозяина (Илюшина, 1975; Краснолобова, 1982).

Установлена высокая достоверная связь между количеством выходящих за сутки церкарий и температурой воды ($r=0,98$; $p\leq 0,01$) при возрастании ее от $+23,3^\circ$ до $+24,5^\circ\text{C}$. Полученные данные позволяют предположить, что в условиях озера Чаны (54° с.ш.) в границах оптимальных температур выхода церкарий (от $+20$ до $+24,5^\circ\text{C}$) существует диапазон, в пределах которого наблюдается температуро-обусловленный рост количества выходящих церкарий (Растяженко и др., 2015).

6.2. Потоки церкарий и метацеркарий трематод

Потоки церкарий

Величина потока церкарий трематод *P. multiglandularis*, *P. elegans* и *E. recurvatum* поступающего на контрольные участки за трансмиссивный период в 2012–2015 гг. приведена в Таблице 1.

Таблица 1. Потоки церкарий *P. multiglandularis* и *P. elegans* и *E. recurvatum*, ассоциированные с моллюсками р. *Lymnaea* в прибрежной зоне бассейна оз. Чаны, 2012–2015 гг., экз./ м²/ трансмиссивный период.

Вид трематоды	Контрольный участок	2012	2013	2014	2015
<i>P. multiglandularis</i>	оз. Фадиха	-	-	3382956	3407181
	р. Каргат	-	-	13455	1094999
	зал. Золотые Россыпи	-	-	175831	719052
<i>P. elegans</i>	оз. Фадиха	-	-	1006887	856733
	р. Каргат	-	-	3705	221329
	зал. Золотые Россыпи	-	-	48649	300372
<i>E. recurvatum</i>	оз. Фадиха	31050	5076	0	852
	р. Каргат	8100	0	0	2710
	зал. Золотые Россыпи	0	2550	19278	4392

Не установлено достоверных различий между потоками церкарий *P. multiglandularis* и *P. elegans* ($t=1,6$ $p=0,07$) на одних и тех же участках в одни и те же года.

Стоит отметить, что основная доля (97,5%) потока церкарий как *P. multiglandularis*, так и *P. elegans* связана с популяцией большого болотного прудовика. Вклад малого болотного и ушковых прудовиков в продукцию церкарий плагиорхид был чрезвычайно мал – 2% и 0,5%, соответственно.

Поток церкарий *E. recurvatum* в исследуемые годы на всех участках был ассоциирован только с ушковыми прудовиками, что объясняется высокой специфичностью этой трематоды по отношению к первому промежуточному хозяину.

Нами установлено, что поток церкарий как *E. recurvatum*, так и исследуемых видов рода *Plagiorchis* различался как в разные годы на одном и том же водоеме (*E. recurvatum* на оз. Фадиха в 6–36 раз), так и в один и тот же год на разных водоемах (Таблица 1). Проведенное исследование показало, что поток церкарий спороцистоидных трематод *P. multiglandularis* и *P. elegans* выше ($t>2,6$ $p<0,005$), чем поток церкарий редиоидной трематоды *E. recurvatum*, что объясняется сочетанием ряда факторов, в частности особенностями размножения партенит, количеством видов хозяев, участвующих в трансмиссии церкарий, их численностью и размерно-возрастной структурой.

Потоки метацеркарий

Для оценки успеха трансмиссии трематод от первого ко второму промежуточному хозяину наряду с потоком церкарий, нами был рассчитан поток метацеркарий на единицу площади (m^2), связанных с популяциями вторых промежуточных хозяев.

При оценке потока метацеркарий плагиорхид использована суммарная численность метацеркарий трематод *P. multiglandularis* и *P. elegans*, из-за сложности их видовой идентификации. Численность метацеркарий указанных видов плагиорхид, ассоциированных с личинками стрекоз на контрольном участке оз. Фадиха составила 6 экз./ m^2 в 2014 г. и 2 экз./ m^2 в 2015 г. Численность метацеркарий *E. recurvatum*, ассоциированных с моллюсками р. *Lymnaea*, в 2012 г. составил 1315 экз./ m^2 , а в 2015 – 10 экз./ m^2 . Низкое значение потока метацеркарий *E. recurvatum* в 2015 г. по сравнению с 2012 г. обусловлено низкими показателями зараженности моллюсков-хозяев, что, в свою очередь, связано с меньшим поступлением в экосистему инвазионных личинок церкарий; поток церкарий в 2015 г. был в 36 раз ниже, чем в 2012 г.

6.3. Успех трансмиссии трематод *P. multiglandularis*, *P. elegans* и *E. recurvatum* в звене "первый – второй промежуточный хозяин"

Оценка успеха трансмиссии трематод *P. multiglandularis*, *P. elegans* и *E. recurvatum* от первого ко второму промежуточному хозяину была проведена на основе соотношения годовых потоков метацеркарий и церкарий (Рис. 5) этих видов трематод на контрольном участке оз. Фадиха в 2012, 2014 и 2015 гг.

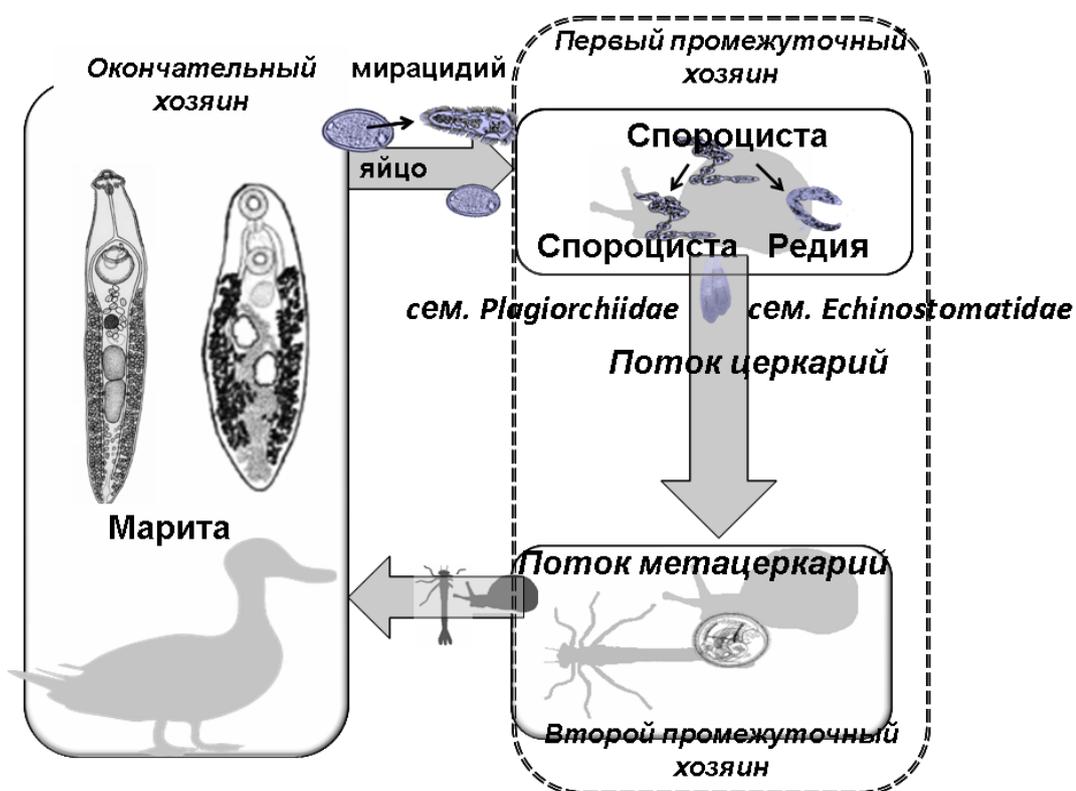


Рис. 5. Схема жизненного цикла трематод семейств Plagiorchiidae и Echinostomatidae

Нами установлено, что успех трансмиссии трематод *P. multiglandularis* и *P. elegans* в 2014 г. и 2015 г. был очень низкий и составлял соответственно 0,00014% и 0,0000,47%. Аналогичные данные, а именно низкий успех трансмиссии церкарий ко второму промежуточному хозяину (личинкам стрекоз) был показан ранее для другого вида из сем. Plagiorchiidae – *H. colorodensis*, в прудах округа Сьерра, штат Нью-Мексико, США (Dronen, 1978). Успех трансмиссии *E. recurvatum* от первого ко второму промежуточному хозяину составил 4,2% и 1,2% в 2012 и 2015 г., соответственно.

Таким образом, успех трансмиссии в звене "первый–второй промежуточный хозяин" редиоидной трематоды *E. recurvatum* (род *Echinoparyphium*) был выше, чем у спороцистоидных трематод *P. multiglandularis* и *P. elegans* (сем. Plagiorchiidae).

Несмотря на то, что годовая продукция церкарий у представителей спороцистоидных трематод была значительно выше ($p=0,005$), чем у редиоидных, последние успешнее осуществляют трансмиссию в звене "первый–второй промежуточный хозяин". Очевидно, наиболее высокий успех трансмиссии ко вторым промежуточным хозяевам трематод из сем. Echinostomatidae по сравнению с трематодами из сем. Plagiorchiidae связан с особенностями биологии вторых промежуточных хозяев. Невысокая подвижность, высокая плотность популяций и крупные размеры моллюсков – вторых промежуточных хозяев трематод сем. Echinostomatidae, в отличие вторых промежуточных хозяев плагиорхид – личинок стрекоз, увеличивают их контакт с церкариями. Кроме того, наши данные показали, что церкарии эхиностоматид могут инцистироваться в теле первых промежуточных хозяев, они в меньшей степени (в 2 раза и более) элиминируются водными беспозвоночными по сравнению с церкариями спороцистоидных трематод (Юрлова и др., 2015). Все это в целом снижет успех трансмиссии спороцистоидных трематод относительно редиоидной в звене «первый-второй промежуточный хозяин».

Выводы:

1. В сообществе партенит из моллюсков рода *Lymnaea* доминировали трематоды семейств Plagiorchiidae и Echinostomatidae, составлявшие в отдельные годы 45–82% и 13–46%, соответственно, от всех зараженных партенитами моллюсков в бассейне оз. Чаны. Идентифицировано 4 вида трематод сем. Plagiorchiidae и 6 видов сем. Echinostomatidae.
2. Сезонные изменения в зараженности моллюсков партенитами трематод *P. multiglandularis*, *P. elegans*, *E. recurvatum* выражаются двухвершинной кривой с пиками в первой половине и в конце лета. Снижение зараженности в середине лета обусловлено элиминацией старшевозрастных моллюсков. Сезонная динамика заражения личинок стрекоз метацеркариями трематод рода *Plagiorchis* характеризуется двумя подъемами: в середине июня или в

середине июля (в разные годы) и в начале августа. Спад заражения метацеркариями наблюдается в конце июня или в конце июля, что связано с массовым вылетом имаго. В сезонной динамике зараженности моллюсков метацеркариями *E. recurvatum* наблюдается возрастание с конца июня к середине июля и снижение к августу.

3. В условиях бассейна оз. Чаны массовый выход церкарий у всех исследованных видов трематод выявлен с конца мая до конца августа со спадом во второй половине июля. Величина среднесуточного выхода церкарий положительно коррелирует с размером моллюска-хозяина и температурой воды при возрастании ее от +23,3° до +24,5°С. Для трематод сем. Plagiorchiidae выявлена обратная связь между среднесуточным выходом и размером церкарий.
4. Для модельного контрольного участка оз. Фадиха установлено, что годовой поток церкарий *E. recurvatum* из всех зараженных моллюсков был достоверно ниже, чем годовой поток церкарий *P. elegans* и *P. multiglandularis*. В противоположность, поток метацеркарий модельных видов плагиорхид, ассоциированный со всеми зараженными животными-хозяевами на единицу площади был ниже, чем у эхиностоматид.
5. Успех трансмиссии церкарий *P. multiglandularis* и *P. elegans* ко вторым промежуточным хозяевам – личинкам стрекоз не превышал 0,00014%. Доля успешно инцистировавшихся церкарий *E. recurvatum* во вторых промежуточных хозяевах составила 4,2%. Такие существенные различия объясняются высокой аккумуляцией метацеркарий эхиностоматид в теле моллюсков-хозяев и способностью церкарий инцистироваться в теле первого промежуточного хозяина.
6. Полученные результаты позволяют заключить, что при сходстве путей циркуляции жизненных циклов изученных видов трематод, ряд особенностей на отдельных фазах жизненного цикла *E. recurvatum* позволяют оценить его шансы на успешную реализацию в звене «первый-второй промежуточный хозяин» как более высокие по сравнению с *P. multiglandularis* и *P. elegans*.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Kryukova, N. A. The influence of *Plagiorchis mutationis* larval infection on the cellular immune response of the snail host *Lymnaea stagnalis* / N. A. Kryukova, N. I. Yurlova, N. M. Rastyazhenko (N. M. Ponomareva), E. V. Antonova, V. V. Glupov // J. Parasitol. – Vol. 100. – № 3. – 2014. – P. 284–287.
2. Юрлова, Н. И. Оценка паразито-хозяинных трофических отношений трематод и моллюсков с использованием анализа стабильных изотопов / Н. И. Юрлова, Ш. Сикано, Г. Канайя, Н. М. Растяженко (Н. М. Пономарева), С. Н. Водяницкая // Паразитология. – Т. 48. – № 3. – 2014. – С. 193—205.

3. **Растяженко, Н. М. (Пonomарева Н. М.)** Эмиссия церкарий трематоды *Plagiorchis multiglandularis* из моллюска *Lymnaea stagnalis* в бассейне оз. Чаны, юг Западной Сибири. / Н. М. Растяженко, С. Н. Водяницкая, Н. И. Юрлова // Паразитология. – Т. 49. – Вып. 3. – 2015. – С. 190—199.
4. Yurlova, N. I. Opisthorchiasis in Western Siberia: epidemiology and distribution in human, fish, snail, and animal populations. / N. I. Yurlova, E. N. Yadrenkina, **N. M. Rastyazhenko (N. M. Ponomareva)**, E. A. Serbina, V. V. Glupov // Parasitology International. – № 66 – 2017 – P. – 355–364. <http://dx.doi.org/10.1016/j.parint.2016.11.017>.
5. Kanaya, G. Application of stable isotopic analyses for fish host–parasite systems: an evaluation tool for parasite-mediated material flow in aquatic ecosystems / G. Kanaya, M. M. Solovyev, S. Shicano, J. Okano, **N. M. Ponomareva**, N. I. Yurlova // Aquatic Ecology. –Vol. 53. – № 2. – 2019. – P. 217–232.
6. Vorontsova, Ya. L. The effect of trematode infection on the markers of oxidative stress in the offspring of the freshwater snail *Lymnaea stagnalis* / Ya. L. Vorontsova, I. A. Slepneva, N. I. Yurlova, **N. M. Ponomareva**, V. V. Glupov // Parasitology Research. – 2019. <https://doi.org/10.1007/s00436-019-06494-5>.