

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
НАУКИ
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

ПОНОМАРЕВА НАТАЛЬЯ МИХАЙЛОВНА

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

03.02.04. – зоология

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

**Научный руководитель
кандидат биологических наук
старший научный сотрудник –
Н. И. Юрлова**

Новосибирск – 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	17-37
1. Особенности реализации жизненных циклов трематод семейств Plagiorchiidae и Echinostomatidae, взаимоотношения в системе «паразит-хозяин».....	17
2. Характеристика района исследования.....	33
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	38-48
2.1. Места сбора материалов.....	38
2.2. Методы сбора и изучения трематод и их хозяев.....	42
ГЛАВА 3. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ЧИСЛЕННОСТЬ ПРОМЕЖУТОЧНЫХ ХОЗЯЕВ ТРЕМАТОД СЕМЕЙСТВ PLAGIORCHIIDAE И ECHINOSTOMATIDAE.....	49-64
3.1. Особенности биологии и динамика численности моллюсков рода <i>Lymnaea</i>	50
3.2. Особенности биологии и динамика численности личинок стрекоз.....	58
ГЛАВА 4. ПАРТЕНИТЫ ТРЕМАТОД СЕМЕЙСТВ PLAGIORCHIIDAE И ECHINOSTOMATIDAE В МОЛЛЮСКАХ РОДА LYMNAEA	65-92
4.1. Видовой состав партенит и церкарий трематод в моллюсках рода <i>Lymnaea</i>	65
4.2. Сезонная динамика зараженности моллюсков рода <i>Lymnaea</i> партенитами трематод.....	72
4.3. Зараженность моллюсков партенитами трематод в связи с факторами среды... ..	82
4.4. Межгодовая динамика зараженности моллюсков партенитами трематод.....	86
ГЛАВА 5. ЗАРАЖЕННОСТЬ МЕТАЦЕРКАРИЯМИ ТРЕМАТОД СЕМЕЙСТВ PLAGIORCHIIDAE И ECHINOSTOMATIDAE ВТОРЫХ ПРОМЕЖУТОЧНЫХ ХОЗЯЕВ.....	93-101

5.1. Зараженности моллюсков рода <i>Lymnaea</i> метацеркариями трематоды <i>E. recurvatum</i>	93
5.2. Зараженность личинок стрекоз метацеркариями трематод рода <i>Plagiorchis</i>	97
ГЛАВА 6. УСПЕХ ТРАНСМИССИИ ТРЕМАТОД СЕМЕЙСТВ PLAGIORCHIIDAE И ECHINOSTOMATIDAE В ЗВЕНЕ «ПЕРВЫЙ – ВТОРОЙ ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ ХОЗЯИН».....	102-117
6.1. Суточная эмиссия церкарий трематод.....	102
6.2. Потоки церкарий и метацеркарий трематод.....	111
6.3. Успех трансмиссии трематод <i>P. multiglandularis</i> , <i>P. elegans</i> и <i>E. recurvatum</i> в звене «первый – второй промежуточный хозяин».....	115
ВЫВОДЫ.....	118
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	120
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	152

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 транмиссивные 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 перифитомом 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 вычленить 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 (m^2). 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 личинок 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, pH, 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

Определения 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.

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. (Пономарева 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) 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. –Р. 217–232.

В других изданиях:

1. Сергутина, Ю. О. Влияние зараженности партеногенетическими стадиями развития трематод на плодовитость моллюска *Planorbis planorbis* (Pulmonata, Planorbidae) / Ю. О. Сергутина, **Н. М. Растяженко (Н. М. Пономарева)**, Н. И. Юрлова // Современное состояние водных биоресурсов: Материалы 2-ой международной конференции/под ред. Е. В. Пищенко, И. В. Морузи. Россия, Новосибирск, 2010. – С 280.
2. **Растяженко, Н. М. (Пономарева Н. М.)** Зараженность моллюска *Lymnaea tumida* партенитами трематод в бассейне озера Чаны (Юг Западной Сибири)/ Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова // Всероссийская научная конференция «Актуальные проблемы современной териологии»: Тезисы докладов. Россия, Новосибирск, 2012 – С. 206.
3. **Растяженко, Н. М. (Пономарева Н. М.)** Темпы роста молоди от моллюска *Lymnaea stagnalis*, зараженного трематодами *Plagiorchis mutationis* / Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова // Всероссийская научная конференция «Актуальные проблемы современной териологии»: Тезисы докладов Всероссийской научной конференции. Россия, Новосибирск, 2012 – С. – 207 с.
4. Крюкова, Н. А. Влияние личиночных форм трематод (*Plagiorchis mutationis*) на клеточный иммунный ответ моллюска *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda, Pulmonata) / Н. А. Крюкова, **Н. М. Растяженко (Н. М. Пономарева)**, Н. И. Юрлова // Современные проблемы общей паразитологии. Материалы Международной научной конференции. Россия, Москва, 2012. – С. 179–182.
5. **Растяженко, Н. М. (Пономарева Н. М.)** Зараженность популяции *Lymnaea tumida* (Gastropoda, Pulmonata) партенитами трематод сем.

- Plagiorchiidae в бассейне озера Чаны / Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова // VII Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием: «Проблемы биологической науки и образования в педагогических ВУЗах». Россия, Новосибирск, 2013. – С. 32–33.
6. **Растяженко, Н. М. (Пономарева Н. М.)** Сезонные изменения зараженности моллюска *L. stagnalis* трематодами рода *Plagiorchis* и их связь с плотностью популяции моллюска и с температурой воды / Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова // Материалы V Съезда Паразитологического общества при РАН: Всероссийская конференция с международным участием. Россия, Новосибирск, 2013. – С. 154.
 7. Юрлова, Н. И. Продукция церкарий трематод как потенциальная часть энергетического потока в озерных системах / Н. И. Юрлова, **Н. М. Растяженко (Н. М. Пономарева)** // Материалы V Съезда Паразитологического общества при РАН: Всероссийская конференция с международным участием. Россия, Новосибирск, 2013. – С. 224.
 8. **Растяженко, Н. М. (Пономарева Н. М.)** Эмиссия церкарий *Plagiorchis multiglandularis* (Plagiorchiidae) из *Lymnaea stagnalis* (GASTROPODA, PULMONATA) и ее связь с размером моллюска-хозяина. / Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова, П. С. Кузнецова // Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием: «Зоологические чтения». Россия, Новосибирск, 2014. – С. 89—92.
 9. **Растяженко, Н. М. (Пономарева Н. М.)** Популяционная динамика трематоды *Eschinoparyphium recurvatum* (ECHINOSTOMATIDAE) в первом и втором промежуточных хозяевах-моллюсках в бассейне озера Чаны, юг Западной Сибири / Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова // VII Всероссийский Конгресс молодых биологов «СИМБИОЗ-РОССИЯ 2014». Россия, Екатеринбург, 2014. – С. 215—217.
 10. **Растяженко, Н. М. (Пономарева Н. М.)** Продукция церкарий трематод семейства Plagiorchiidae и ее связь с размером моллюска-хозяина и

- размером церкарий / Н. М. Растяженко, С. Н. Водяницкая, Н. И. Юрлова // Труды центра паразитологии. Центр паразитологии института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. Систематика и экология паразитов/ (отв. Ред.: С. О. Мовсесян). – 2014. – Т. XLVIII. – С. 256–258.
11. **Растяженко, Н. М.** Зараженность *Lymnaea stagnalis* партеногенетическими личинками трематод в бассейне озера Чаны / Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова // Проблемы биологии и биологического образования в педагогических ВУЗах. Материалы IX Всероссийской научно-практической конференции с международным участием Россия, Новосибирск, 2015 г. – С. 74–77.
 12. Юрлова, Н. И. Церкарии трематод как пищевой ресурс беспозвоночных животных в водно-болотных пищевых сетях / Н. И. Юрлова, **Н. М. Растяженко (Н. М. Пономарева)**, G. Kanaya, M. Urabe, Sh. Shikano // Новые знания о паразитах. Материалы V межрегиональной конференции «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке». Россия, Новосибирск, 2015. – С. 141–142.
 13. Воронцова, Я. Л. Влияние церкарий трематод на генерацию активированных кислородных метаболитов в гемолимфе моллюсков *Lymnaea stagnalis* L / Я. Л. Воронцова, И. А. Слепнева, **Н. М. Растяженко (Н. М. Пономарева)**, Н. И. Юрлова, В. В. Глупов // Новые знания о паразитах. Материалы V межрегиональной конференции «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке». Россия, Новосибирск, 2015. – С. 27–28.
 14. **Растяженко, Н. М. (Пonomарева Н. М.)** Приживаемость трематод сем. Opisthorchidae во вторых промежуточных хозяевах-рыбах / Н. М. Растяженко, Е. А. Сербина, Е. Н. Ядренкина, Н. И. Юрлова // Новые знания о паразитах. Материалы V межрегиональной конференции «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке». Россия, Новосибирск, 2015. – С. 85–86.

15. Сербина, Е. А. Роль *Bithynia tentaculata* (Gastropoda: Prosobranchia) в циркуляции трематод в речной системе бассейна озера Чаны / Е. А. Сербина, **Н. М. Растяженко (Н. М. Пономарева)**, Е. Н. Ядренкина, Н. И. Юрлова // Новые знания о паразитах. Материалы V межрегиональной конференции «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке». Россия, Новосибирск, 2015. – С. 97–98.
16. Юрлова, Н. И. Биомасса паразитов в озерных экосистемах: потенциальный вклад в энергетический поток / Н. И. Юрлова, **Н. М. Растяженко (Н. М. Пономарева)** // Функционирование и динамика водных экосистем в условиях климатических изменений и антропогенных воздействий». Материалы 5-й Международной конференции, посвященной памяти выдающегося гидробиолога, члена-корреспондента АН СССР, профессора Г. Г. Винберга. Россия, С.-Петербург, 2015. – С. 311–312.
17. **Растяженко, Н. М. (Пonomарева Н. М.)** Сезонная динамика биомассы ушковых прудовиков (Pulmonata, Lymnidae) в бассейне озера Чаны (юг Западной Сибири) / Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова // «Функционирование и динамика водных экосистем в условиях климатических изменений и антропогенных воздействий». Материалы 5-й Международной конференции, посвященной памяти выдающегося гидробиолога, члена-корреспондента АН СССР, профессора Г. Г. Винберга. Россия, С.-Петербург, 2015. – С. 221–222.
18. Shikano, Sh. Integrating parasites into a lake food web. / Sh. Shikano, G. Kanaya, N. I. Yurlova, **N. M. Rastyazhenko (N. M. Ponomareva)**, M. Urabe // Tohoku University CNEAS 20th anniversary International symposium. Japan, Sendai. – 2015. – P. 94.
19. Yurlova, N. I. Biomass of parasite in lake ecosystems, south of Western Siberia / N. I. Yurlova, **N. M. Rastayazhenko (N. M. Ponomareva)** // Tohoku University CNEAS 20th anniversary International symposium. Japan, Sendai. – 2015. – P. 92.

20. **Растяженко, Н. М. (Пономарева Н. М.)** Успех трансмиссии редиоидных и спороцистоидных трематод в звене «первый-второй промежуточный хозяин» в пресноводных экосистемах озера Чаны (юг Западной Сибири) / Растяженко Н. М., Юрлова Н. И. // Современные проблемы теоретической и морской паразитологии: Сборник научных статей / ред.: К. В. Галактионов, А. В. Гаевская. – Севастополь : Изд-ль Бондаренко Н. Ю., 2016. – С. 227–228.
21. Юрченко, С. Н. Численность и биомасса макрозообентоса в приустьевых участках реки Каргат и в прибрежной зоне озера Фадиха (Бассейн оз. Чаны, юг Западной Сибири) / Юрченко С. Н., **Растяженко Н. М. (Н. М. Пономарева)** // Симбиоз – Россия 2016: материалы IX Всерос. конгр. молодых ученых-биологов (г. Пермь 4–6 июля 2016 г.) / отв. за вып. А. А. Елькин, В. Н. Терпугов; Перм. гос. нац. исслед. ун-т., 2016. – С. 74–76.
22. Сербина, Е.А. Роль *Bithynia trosscheli* (Gastropoda: Prosobranchia) в циркуляции трематод в речной системе бассейна озера Чаны / Сербина Е. А., **Пономарева Н. М.**, Ядренкина Е. Н., Юрлова Н. И. // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Материалы VI межрегиональной научной конференции паразитологов Сибири и Дальнего Востока, посвященной 70-летию со дня рождения профессора Владимира Дмитриевича Гуляева, 4–6 сентября 2019 г. – Новосибирск: изд-во «Гарамонд», 2019. – С. 140–142.
23. **Пономарева, Н. М.** Роль личинок стрекоз в реализации жизненных циклов трематод рода *Plagiorchis* в бассейне оз. Чаны / Пономарева Н. М., Попова О. Н., Юрлова Н. И. // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Материалы VI межрегиональной научной конференции паразитологов Сибири и Дальнего Востока, посвященной 70-летию со дня рождения профессора Владимира Дмитриевича Гуляева, 4–6 сентября 2019 г. – Новосибирск: изд-во «Гарамонд», 2019. – С. 117–120.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю к.б.н. Наталье Ильиничне Юрловой за руководство и помощь на всех этапах работы. Автор признателен проф., д.б.н. 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 возможность работы на Чановском научном стационаре автор благодарит заведующего к.б.н. А. К. Юрлова (ИСиЭЖ СО РАН), а также весь коллектив стационара. Также автор сердечно благодарен всему коллективу гельминтологов ИСиЭЖ СО РАН за поддержку и содействие в исполнении работы. Автор выражает благодарность за ценные советы и поддержку в выполнении работы чл.-кор., проф., д.б.н. В. В. Глузову. 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

Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и приложения. Диссертация содержит 35 рисунков и 10 таблиц. Список литературы включает 254 источника, в том числе 98 на иностранных языках.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

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

Класс Trematoda характеризуется огромным разнообразием жизненных циклов. Жизненный цикл трематод включает в себя как разнообразные морфобиологические адаптации, большое разнообразие видов, выступающих в роли животных-хозяев, широкую биотопическую (экосистемную) приуроченность, так и изменение в числе животных-хозяев, а иногда и изменение набора фаз, составляющих жизненный цикл (Галактионов, Добровольский, 1998).

В. А. Догелем была предложена классификация жизненного цикла на основе наиболее общих признаков: количества хозяев, особенностей размножения паразитов и накопления в организме хозяина (Галактионов, Добровольский, 1998).

Существуют четыре типа жизненных циклов трематод: моно-, ди-, три- и четырехксенный, среди которых шире всех распространен триксенный жизненный цикл. Первыми промежуточными хозяевами практически всегда выполняют моллюски (Гинецинская, 1968; Галактионов, Добровольский, 1998; Сербина и др., 2015; 2019), вторыми могут служить беспозвоночные, так и позвоночные (Гинецинская, 1968; Краснолобова, 1982; Галактионов, Добровольский, 1998; Растяженко и др., 2015б), а окончательными – различные позвоночные животные (Гинецинская, 1968; Галактионов, Добровольский, 1998).

Выбранные в качестве объектов исследования трематоды семейств *Echinostomatidae* (редииоидные) и *Plagiorchiidae* (спороцистоидные) имеют триксенные жизненные циклы.

В пресноводных экосистемах роль первого промежуточного хозяина для тех и других трематод играют брюхоногие моллюски рода *Lymnaea* (Краснолобова, 1977, 1982; Буторина, 1987; Радев и др., 2009; Водяницкая, Юрлова, 2013; Карпенко, 2015), роль второго промежуточного хозяина для Echinostomatidae выполняют легочные и переднежаберные моллюски (Сербина, 1997; Юрлова, 1998; Судариков и др., 2002), а для Plagiorchiidae – личинки стрекоз, хирономиды, ручейники, ракообразные и др. (Илюшина, 1975; Федоров, 1975; Краснолобова, 1982; Краснолобова, Илюшина, 1991; Судариков и др., 2002; Карпенко, 2015; Пономарева и др., 2019). Окончательными хозяевами эхиностоматид и плагиорхид служат в основном водные и околотоводные птицы (Карпенко, 1975, 2015; Ятченко, 1978, 1979; Водяницкая, Сербина, 2008; Яковлева и др., 2011, 2012), млекопитающие (Быховская-Павловская, 1953, 1962; Панов, Карпенко, 2004; Кириллова, Кириллов 2009; Кириллов и Кириллова, 2012), рептилии и амфибии (Радев и др., 2009).

Жизненный цикл трематод неразрывно связан с моллюсками, которые являются практически для всех них первым промежуточным хозяином, а для многих видов выступают также в качестве второго промежуточного хозяина для многих видов сосальщиков.

Моллюски рода *Lymnaea* (прудовики) – первые промежуточные хозяева многих видов трематод. Прудовики широко распространены в пресноводных экосистемах Палеарктики, в том числе Западной Сибири. Подробно фауна прудовиков Западной Сибири изучена Н. Д. Кругловым (2005), Хохуткиным с соавт. (2009), М. В. Винарским и Е. А. Сербиной (2012), М. В. Винарским (2014). По данным Н. И. Юрловой, С. Н. Водяницкой (2005) и Н. И. Юрловой (по Кириллов и др., 2015) состав прудовиков в бассейне озера Чаны – самом крупном озере Западной Сибири – насчитывает тринадцать видов: *L. (Lymnaea) stagnalis* (L., 1758); *L. (Corvisiana) kazakensis* Moz., 1934; *L. (Galba) truncatula* (Mull., 1774); *L. (Stagnicola) palustris* (Mull., 1774); *L. palustris draverti* (Moz., 1934); *L. (S) saridalensis* (Moz., 1934); *L. (S) berlani*

(Bourbuignat, 1870); *L. (Radix) auricularia* (L., 1758); *L. (Peregriana) ovata* (Drap., 1805); *L. (P) peregra* (Mull., 1774); *L. (P) tumida* (Heeld., 1836); *L. (P) lagotis* (Schranck., 1803); *L. (P) baltica* (L., 1758).

Обнаруженные нами прудовики по конхологическим признакам делятся на три группы: большой болотный (*L. stagnalis*), малый болотный (*Lymnaea* группы *palustris*): *L. (S) saridalensis*, *L. (S) palustris* и ушковые *Lymnaea* группы *Radix-Peregriana*: *L. (Radix) auricularia*, *L. (P.) ovata*, *L. (P) peregra*, *L. (P) tumida*, *L. (P) lagotis*, *L. (P) baltica* (Лазарева, 1967; Круглов, 2005; Винарский, Сербина, 2012).

Исследования в северной и центральной Финляндии (Vaughn et al., 2000) показали наличие у большого прудовика партенит как сем. Echinostomatidae (экстенсивность инвазии – ЭИ 10,2%), так и сем. Plagiorchiidae (15,6%) (здесь и далее – Таблица 1). Збиковской (Żbikowska, 2011) и Збиковской с соавт. (Żbikowska et al., 2006) проводившими исследования на севере Польши, установлено, что зараженность партенитами трематод обоих семейств была примерно 11%. В южной Германии (Loy and Haas, 2001; Faltýnková and Haas, 2006) зарегистрировано шесть видов партенит сем. Echinostomatidae (зараженность моллюсков доходила до 14%), и три вида сем. Plagiorchiidae (0,2–4,7%), в западной Германии (р. Рур) (Soldánová et al., 2010) обнаружен только один вид партенит сем. Echinostomatidae – *E. recurvatum* (ЭИ=1,5%), а также два вида сем. Plagiorchiidae с ЭИ=0,7–6,3%. Установлена зараженность прудовиков партенитами трематод в США (штат Висконсин) (Yoder and Coggins, 1998): зараженность партенитами сем. Echinostomatidae составила 0,5%, сем. Plagiorchiidae до 25%. Огромная работа по изучению личинок трематод проведена А. Фалтянковой с соавт. (Faltýnková et al., 2007) в центральной Европе (Австрия, Чешская республика, юго-восточная Германия, Австрия, Словацкая республика). В дельте р. Волга подобные исследования проведены Гинецинской и Добровольским (1962, 1964). Как установлено Куприяновой-Шахматовой (1961), в Среднем Поволжье у большого прудовика преобладали партениты

обоих рассматриваемых нами семейств. В Украине в сообществе партенит из всех семейств преобладали как представители сем. Plagiorchiidae (Стадниченко, 1967; Zhytova, 2010), так и сем. Echinostomatidae (Цукман, 1967). Подробные гельминтологические исследования моллюсков Днепра и его водохранилищ проведены М. И. Черногоренко (1983) – у большого прудовика обнаружены 4 вида партенит сем. Echinostomatidae (зараженность варьировала от 0,1% до 0,8% на разных участках) и один вид – сем. Plagiorchiidae (6,8%). В Казахстане зараженность моллюсков партенитами сем Echinostomatidae варьировала в пределах 0,9–3,4%, сем. Plagiorchiidae – 0,07–5,00% (Белякова-Бутенко, 1971; Белякова 1981а, б). Большая работа по изучению личинок трематод у моллюсков Южной Карелии проведена Фроловой (1975): ей обнаружены партениты обоих видов трематод, зараженность моллюсков варьировала на разных участках разными видами трематод сем. Echinostomatidae – 0,38–0,77%, и – 0,07%–5,00%. Большой прудовик, зараженный личинками трематод сем. Echinostomatidae и сем. Plagiorchiidae, обнаружен в озерах Омской области, где преобладали представители сем. Echinostomatidae (около 20%) (Герасимова, 1969). Исследования Ю. В. Беляковой Г. Д. Тармаханова (1985) показали наличие у болотного прудовика в Бурятии партенит сем. Plagiorchiidae, зараженность моллюсков которыми составила около 19%. Согласно ранее полученным (Юрлова, Водяницкая 2008; Растяженко, Юрлова, 2015а) данным, в районе исследования большой прудовик зарегистрирован первым промежуточным хозяином для 19 видов трематод 5 семейств, причем постоянными компонентами сообщества были представители семейств Plagiorchiidae (5 видов) и Echinostomatidae (7 видов). Зараженность моллюсков разными видами трематод сем. Echinostomatidae варьировала по годам от 0,2 до 28,1%, а сем. Plagiorchiidae – от 0,2 до 60,0%.

Таблица 1. Обзор видового состава парентит и церкарий трематод семейств Echinostomatidae и Plagiorchiidae зарегистрированных у большого болотного прудовика

№	Вид трематоды	Литературный источник	Место обнаружения
1	<i>Echinoparyphium asopiatum</i> Dietz, 1909	Куприянова-Шахматова, 1961; Фролова, 1975; Белякова, 1981а, б; Белякова-Бутенко, 1971; Faltýnková & Naas, 2006; Faltýnková et al., 2007; Zbisowska et al., 2006; Черногоренко, 1983; Цукман, 1967; Гинецинская, Добровольский, 1964; Юрлова, Водяницкая, 2008	Среднее Поволжье, Южная Карелия, Казахстан, Чехия, Польша, Словакия, Германия, Украина, дельта р. Волга, Западная Сибирь (бассейн озера Чаны)
2	<i>E. agnatum</i> Dietz, 1090	Гинецинская, Добровольский, 1964	Дельта р. Волга
3	<i>E. cinctum</i> (Rudolphi, 1802)	Юрлова, Водяницкая, 2008	Западная Сибирь (бассейн озера Чаны)
4	<i>E. recurvatum</i> (Linstow, 1873)	Faltýnková et al., 2007, Soldánová et al., 2010; Черногоренко, 1983; Герасимова, 1969; Юрлова, Водяницкая, 2008	Чехия, Германия, Польша, Украина, Западная Сибирь (бассейн озера Чаны, озера среднего Прииртышья (Омская область))
5	<i>Echinostoma grandis</i> Baschirova, 1946	Гинецинская, Добровольский, 1964	Дельта р. Волга
6	<i>E. miyagawai</i> , Ishii, 1932	Гинецинская, Добровольский, 1964	Дельта р. Волга
7	<i>E. revolutum</i> Frohlich, 1802	Faltýnková, 2007; Loy and Naas, 2001; Soldánová et al., 2010; Zbisowska et al., 2006; Черногоренко, 1983; Цукман, 1967; Белякова, 1981а, б; Белякова-Бутенко, 1971; Куприянова-Шахматова, 1961; Юрлова, Водяницкая, 2008; Герасимова, 1969	Австрия, Чехия, Германия, Польша, Украина, Казахстан, Среднее Поволжье, Западная Сибирь (бассейн озера Чаны, озера среднего Прииртышья (Омская область))
8	<i>E. uralensis</i> Skjabin, 1915	Юрлова, Водяницкая, 2008	Западная Сибирь (бассейн озера Чаны)

Продолжение Таблицы 1

№	Вид трематоды	Литературный источник	Место обнаружения
9	<i>Cercaria echinata</i> Siebold, 1837	Фролова, 1975	Южная Карелия
10	<i>Hypoderaeum conoideum</i> (Bloch, 1782)	Faltýnková et al., 2007; Lou and Naas, 2001; Черногоренко, 1983; Гинецинская, Добровольский, 1964; Куприянова-Шахматова, 1961; Белякова, 1981а,б; Юрлова, Водяницкая, 2008; Герасимова, 1969	Чехия, Германия, Польша, Словакия, Украина, дельта р. Волга, Среднее Поволжье, Казахстан, Западная Сибирь (бассейн озера Чаны, озера среднего Прииртышья (Омская область))
11	<i>Moliniella anceps</i> (Molin, 1859)	Faltýnková et al., 2007; Юрлова, Водяницкая, 2008	Чехия, Германия, Западная Сибирь (бассейн озера Чаны)
12	<i>Opisthoglyphe ranae</i> (Frohlich, 1791).	Faltýnková et al., 2007, Soldánová et al., 2010; Черногоренко, 1983; Белякова, 1981а, б; Юрлова, Водяницкая, 2008; Белякова, Тармаханов, 1985	Австрия, Чехия, Германия, Польша, Словакия, Украина, Казахстан, Западная Сибирь (бассейн озера Чаны), Бурятия
13	<i>Plagiorchis elegans</i> (Rudolphi, 1802)	Faltýnková et al., 2007; Soldánová et al., 2010; Zbisowska et al., 2006; Белякова, 1981а, б; Юрлова, Водяницкая, 2008	Австрия, Чехия, Германия, Польша, Словакия, Казахстан, Западная Сибирь (бассейн озера Чаны)
14	<i>P. laricola</i> Skryabin, 1924	Faltýnková et al., 2007; Белякова, Тармаханов, 1985	Чехия, Бурятия
15	<i>P. maculosus</i> (Rudolphi, 1802)	Faltýnková et al., 2007	Чехия
16	<i>P. multiglandularis</i> (Semenov, 1927)	Фролова, 1975; Белякова, 1981а, б; Юрлова, Водяницкая, 2008; Белякова, Тармаханов, 1985	Южная Карелия, Казахстан, Западная Сибирь (бассейн озера Чаны), Бурятия
17	<i>P. mutationis</i> Rapova, 1927	Zhytova, 2010; Юрлова, Водяницкая, 2008	Украина, Западная Сибирь (бассейн озера Чаны)

Гельминтологические исследования болотных прудовиков проводились во Франции (G'érard, 2001) и Германии (Faltýnková, Haas, 2006): у моллюсков обнаружены личинки эхиностоматид (здесь и далее Таблица 2). Видовой состав партенит и церкарий трематод, паразитирующих у болотного прудовика исследован в дельте р. Волга (Гинецинская, Добровольский, 1962, 1964). Личинки сем. Plagiorchiidae и сем. Echinostomatidae зарегистрированы доминирующими в сообществе партенит у болотного прудовика из Среднего Поволжья (Куприянова-Шахматова, 1961). В Украине А. П. Стадниченко (1967) обнаружила, что в сообществе партенит преобладали личинки плагиорхид, а М. И. Черногоренко (1983) зарегистрированы личинки эхиностоматидных церкарий с эксенсивностью инвазии находящейся в диапазоне 1–30%. В Казахстане у моллюсков обнаружены партениты обоих исследуемых семейств, зараженность прудовиков эхиностоматидными и плагиорхидными церкариями составила 15% и 19% соответственно (Белякова-Бутенко, 1971; Белякова, 1981б). Е. Н. Фроловой (1975) установлено, что у болотного прудовика из озер Южной Карелии паразитируют личинки обоих рассматриваемых нами семейств, зараженность моллюсков различными видами эхиностоматидных личинок варьировала в пределах 0,12–1,30%, а плагиорхидными – 0,06–3,00%. По данным С. Н. Водяницкой и Н. И. Юрловой (2013), болотный прудовик является первым промежуточным хозяином для 11 видов трематод шести семейств, причем представители семейств Plagiorchiidae и Echinostomatidae являются доминирующими в сообществе партенит и церкарий и включают в себя 7 видов: *Plagiorchis elegans*, *P. mutationis*, *P. multiglandularis*, *Opisthioglyphe ranae*, *Moliniella anceps*, *Echinoparyphium aconiatum* и *E. recurvatum* (Водяницкая С. Н., 2007б; Водяницкая, Юрлова, 2013). Зараженность моллюсков всеми трематодами сем. Echinostomatidae варьировала в пределах 3,4–13,4%, а сем. Plagiorchiidae – от 4,4% до 72,2%.

Таблица 2. Обзор видового состава парентит и церкарий трематод сем. Echinostomatidae и сем. Plagiorchiidae зарегистрированных у малого болотных прудовиков

№	Вид трематоды	Литературный источник	Место обнаружения
1	<i>Echinoparyphium asoniatum</i> Dietz, 1909	Черногоренко, 1983; Гинецинская, Добровольский, 1964; Куприянова-Шахматова, 1961; Белякова, 1981а, б; Водяницкая, Юрлова, 2013	Днепр, дельта р. Волга, Среднее Поволжье, Казахстан, Западная Сибирь (бассейн озера Чаны)
2	<i>E. recurvatum</i> (Linstow, 1873)	Черногоренко, 1983; Фролова, 1975; Белякова, 1981а, б; Водяницкая, Юрлова, 2013	Днепр, Южная Карелия, Казахстан, Западная Сибирь (бассейн озера Чаны)
3	<i>Echinostona revolutum</i> (Fröhl., 1802)	Куприянова-Шахматова, 1961	Среднее Поволжье
4	<i>E. mijagawai</i> Ishii, 1932	Белякова, 1981а, б	Казахстан
5	<i>Cercaria echinata</i> Siebold, 1837	Фролова, 1975	Южная Карелия
6	<i>Hypoderaeum conoideum</i> Bloch, 1782	Черногоренко, 1983; Гинецинская, Добровольский, 1964	Днепр, Дельта р. Волга
7	<i>Moliniella anceps</i> (Molin, 1859)	Falkupková & Naas, 2006; Гинецинская, Добровольский, 1964; Водяницкая, Юрлова, 2013	Германия, дельта р. Волга, Западная Сибирь (бассейн озера Чаны)
8	<i>Opisthoglyphe ranae</i> (Frohlich, 1791)	Водяницкая, Юрлова, 2013	Западная Сибирь (бассейн озера Чаны)
9	<i>Plagiorchis elegans</i> Rudolphi, 1802)	Белякова, 1981а, б; Водяницкая, Юрлова, 2013	Казахстан, Западная Сибирь (бассейн озера Чаны)
10	<i>P. multiglandularis</i> Semenov, 1927	Фролова, 1975; Белякова, 1981а, б; Водяницкая, Юрлова, 2013	Южная Карелия, Казахстан, Западная Сибирь (бассейн озера Чаны)
11	<i>P. mutationis</i> Panova, 1927	Водяницкая, Юрлова, 2013	Западная Сибирь (бассейн озера Чаны)

Паразитологические исследования ушковых прудовиков велись в Испании (Toledo et al., 1998, 2000), Франции (G'érard, 2001), Вьетнаме (Odening, 1970), Украине (Стадниченко, 1967; Цукман, 1967; Черногоренко, 1983). Обнаружены партениты трематод обоих интересующих нас семейств (здесь и далее Таблица 3). Исследования в Тайланде показали, что *Lymnaea (Radix) auricularia rubiginosa* заражен партенитами эхиностом на 4,4% (Charoenchai et al., 1997). В Чешской республике зараженность *L. peregra* партенитами этого семейства варьировала в пределах 16,5-18,7% (Faltýnková, 2005). *Radix auricularia* в водохранилищах реки Рур (Германия) был заражен пятью видами трематод сем. Echinostomatidae (ЭИ=7%) и двумя видами – сем. Plagiorchiidae (ЭИ=6%) (Soldánová et al., 2010), в тоже время во внутренних водах Германии обнаружен еще один вид сем. Plagiorchiidae (*Plagiorchis neomidis*), зараженность которым ушковых прудовиков составила 6,6% (Faltýnková и Haas, 2006). В Финляндии (Vayrynen et al., 2000) *L. peregra* заражена партенитами как эхиностоматид (6,0%), так и плагиорхид (10,3%). В Среднем Поволжье исследования, проведенные Р. А. Куприяновой-Шахматовой (1961) показали, что ушковые прудовики заражены партенитами трематод сем. Echinostomatidae, причем партениты регистрировались в основном у молодых особей – 65–70%. В Челябинской области Д. А. Размашкиным (1969) у *R. ovata* обнаружен один вид партенит сем. Echinostomatidae (*E. revolutum*), зараженность моллюсков составила 2,4%. В Казахстане (Белякова-Бутенко, 1971; Белякова, 1981а, б) найдены личинки трематод сем. Echinostomatidae (зараженность разными видами варьировала от 0,6% до 1,6%) и сем. Plagiorchiidae (0,4%). Также Беляковой Ю. В. с Г. Д. Тармахановым (1985) проведены гельминтологические исследования болотного прудовика в Бурятской АССР, обнаружены личинки плагиорхид с экстенсивностью инвазии около 11%. На Камчатке Т. Е. Буториной и М. Б. Синебоковой (1987) у ушкового прудовика обнаружены партениты сем. Echinostomatidae и сем. Plagiorchiidae. В Южной Карелии (Фролова, 1975) зараженность *R. ovata* плагиорхидными партенитами

варьировала в пределах 0,07–8,50%, эхиностоматидные партениты представлены только видом *E. recurvatum*. В озерах среднего Прииртышья Г. Н. Герасимовой (1969) у ушковых прудовиков обнаружены партениты пяти видов трематод сем. Echinostomatidae, которые доминировали на фоне представителей остальных семейств (зараженность составила около 20%). Исследования по зараженности ушковых прудовиков трематодами в бассейне оз. Чаны отрывочны, в основном представлены материалами по зараженности прудовиков отдельными семействами, либо конкретным видом трематод как на стадии церкарий, так и на стадии метацеркарий (Юрлова, Сербина, 1995; Юрлова, 1998).

По литературным данным установлено, что ядром сообщества партенит, паразитирующих у моллюсков рода *Lymnaea* являются личинки двух исследуемых нами семейств – сем. Echinostomatidae и сем. Plagiorchiidae. Учитывая только определенные до вида партениты, у большого прудовика в общей сложности насчитывается 11 видов сем. Echinostomatidae и 6 видов сем. Plagiorchiidae; у болотного прудовика 7 и 4 вида, а у ушкового прудовика – 10 и 4 вида соответственно.

По данным И. Е. Быховской-Павловской (1953) в бассейне озера Чаны у окончательных хозяев обнаружено шесть видов трематод сем. Plagiorchiidae (*Plagiorchis elegans*, *P. nanus*, *P. obtutus*, *P. laricola*, *P. oviformis*, *P. maculosus*); по данным Н. И. Ятченко (1979) у утиных птиц видовой состав насчитывал два вида (*P. elegans*, *P. nanus*); Л. В. Пересадько (1979) обнаружены плагиорхиды восьми видов (*Plagiolyphe fastuosus*, *P. morosovi*, *P. obtutus*, *Plagiorchis elegans*, *P. nanus*, *P. maculosus*, *P. skrjabini*, *P. vitevatus*). Мариты сем. Echinostomatidae обнаружены Н. И. Ятченко (1979) у утиных птиц (*Echinostoma revolutum*, *E. dietzi*, *Echinoparyphium recurvatum*, *E. aconiatum*, *E. cinctum*, *E. nordiana*, *Echinochasmus beleocephalus*, *Hypoderaeum conoideum*); Л. В. Пересадько (1979) обнаружено шесть видов (*Echinostoma revolutum*, *Echinoparyphium recurvatum*, *E. clerci*, *E. mordwiko*, *E. politum*, *Longicolla echinata*).

Таблица 3. Обзор видового состава партенит и церкарий трематод сем. Echinostomatidae и сем. Plagiorchiidae зарегистрированных ушковых прудовиков

№	Вид трематоды	Литературный источник	Место обнаружения
1	<i>Echinoparyphium aconiatum</i> Dietz, 1909	Цукман, 1967	Украина
2	<i>E. agnatum</i> Dietz, 1909	Гинецинская, Добровольский, 1964	Дельта р. Волга
3	<i>E. albuferensis</i> n sp.	Toledo et al., 1998	Испания
4	<i>E. cinctum</i> (Rudolphi, 1802)	Герасимова, 1969	Западная Сибирь (озера среднего Прииртышья (Омская область))
5	<i>E. recurvatum</i> (Linstow, 1873)	Soldánová et al., 2010; Toledo et al., 1998; Черногоренко, 1983; Фролова, 1975; Белякова-Бутенко, 1971; Юрлова, Сербина, 1995; Герасимова, 1969; Буторина, Синебокова, 1987	Германия, Испания, Украина, Южная Карелия, Казахстан, Западная Сибирь (бассейн озера Чаны, озера среднего Прииртышья (Омская область)), Камчатка
6	<i>Echinoparyphium</i> sp.	Odening, 1970	Северный Вьетнам
7	<i>Echinostoma revolutum</i> Frohlich, 1802	Faltýnková, 2005; Vaygunen et. al., 2000; Куприянова-Шахматова, 1961; Размашкин, 1969; Герасимова, 1969	Чехия, Финляндия; Среднее Поволжье, Челябинская область, Западная Сибирь (озера среднего Прииртышья (Омская область))
8	<i>Echinostoma mijagawai</i> Ishii, 1932	Гинецинская, Добровольский, 1964; Герасимова, 1969	Дельта р. Волга, Западная Сибирь (озера среднего Прииртышья (Омская область))

Продолжение Таблицы 3

№	Вид трематоды	Литературный источник	Место обнаружения
9	<i>Echinostoma</i> sp.	Toledo et al., 1998; Soldánová et al., 2010; Vaugunep et. al., 2000; Odening, 1970; Буторина и Синебокова, 1987	Испания, Германия, Финляндия Северный Вьетнам, Камчатка
10	<i>Hypoderaeum conoideum</i> (Bloch, 1782)	Soldánová et al., 2010; Toledo et al., 1998; Цукман, 1967; Черногоренко, 1983; Гинецинская, Добровольский, 1964; Куприянова-Шахматова, 1961; Белякова-Бутенко, 1971; Герасимова, 1969	Германия, Испания, Украина, дельта р. Волга Среднее Поволжье, Казахстан, Западная Сибирь (озера среднего Прииртышья (Омская область))
11	<i>Isthmiophora melis</i> (Schrank, 1788)	Soldánová et al., 2010	Германия
12	<i>Paryphostomum radiatum</i> (Dujardin, 1845)	Soldánová et al., 2010	Германия
13	<i>Opisthioglyphe ranae</i> (Frohlich, 1791)	Soldánová et al., 2010; Черногоренко, 1983; Белякова, Тармаханов, 1985	Германия, Украина, Бурятия
14	<i>Plagiorchis elegans</i> (Rudolphi, 1802)	Soldánová et al., 2010; Vaugunep et. al., 2000; Буторина, Синебокова, 1987	Германия, Финляндия, Камчатка
15	<i>P. multiglandularis</i> Semenov, 1927	Белякова, Тармаханов, 1985	Бурятия
16	<i>P. neomidis</i> Brendow, 1970	Faltýnková & Haas, 2006	Германия

При развитии и размножении гельминты оказывают многообразное воздействие, как на организм моллюска-хозяина, так и на всю популяцию (Гранович, 2009). Хозяева, в свою очередь, вырабатывают тактики, направленные на уменьшение этого влияния.

Большое воздействие трематод на популяцию хозяина в первую очередь проявляется в изменении репродуктивного потенциала моллюсков. Располагающиеся в пищеварительной железе и гонадах моллюска-хозяина партениты трематод вызывают, так называемую паразитарную кастрацию (Юрлова, 2003; Сергутина и др., 2010; Sorensen, Minchella, 1998; Serbina, 2015), как механическим (James, 1965; Hoskin, 1975; Probst and Kube, 1999; Hechinger et al., 2009), так и химическим путем (Jong-Brink, 1990; Thompson, 1990; Théron and G'érard, 1994). Многими работами показано, что лишь небольшой процент зараженных моллюсков способен размножаться и давать жизнеспособное потомство. Так, зараженный партенитами илистый моллюск *Hydrobia ventrosa* размножался только в 9,0% случаев (Kube et al., 2006), болотный прудовик *L. stagnalis* – в 12,5% (Юрлова, 2003), *L. palustris* – в 0,3% (Водяницкая, 2007б), *Bithynia trosscheli* давал потомство от 3,6 до 32,4% в разные годы (Сербина, 2014). В эксперименте показано, что откладка яиц зараженными моллюсками *L. palustris* вовсе прекращается спустя семь недель после заражения. При этом, меняется как количество отложенных кладок, число яиц в капсуле, так и количество жизнеспособных яиц (Гранович, 1986; Sorensen, Minchella, 1998; Юрлова, 2003; Водяницкая, 2007а; Сергутина и др., 2010; Сербина, 2010, 2014).

Кроме того, трематоды вызывают гиперкальцификацию раковин моллюсков-хозяев (Sluiter et al., 1980; Dawies, Erasmus, 1984; Pinheiro and Amato, 1995): ресурсы, обычно используемые моллюсками в репродуктивных процессах, при кастрации перенаправляются на развитие паразита, а так же на рост моллюска, при чем Са откладывается в раковину (Водяницкая, 2004; Сербина, 2008в, 2010; Cheng, 1971; Joose and van Elk, 1986; Théron and Gérard, 1992; Lafferty, 1993; Sorensen, Minchella, 1998).

Трематоды влияют на рост и продолжительность жизни как своих непосредственных хозяев, так их и потомства. Средняя продолжительность жизни незараженных прудовиков превышает продолжительность жизни зараженных (Панфилова, 2004; Sorensen, Minchella, 1998); молодь от незараженных родителей живет дольше, чем от зараженных (Панфилова, 2004; Сергутина и др., 2010). Помимо этого, темпы роста молодежи от зараженных моллюсков в сравнении с особями от незараженных родителей, увеличиваются в самом начале развития, пока моллюск не достигнет репродуктивных размеров, что позволяет моллюскам раньше приступить к размножению (Панфилова, 2004; Сербина, 2008в; Растяженко, Юрлова, 2012б).

Паразиты могут влиять также и на поведение хозяина: Одним изменением активности моллюска-хозяина, приводящее к отклонениям в распределении по акватории, глубине. Паразит нарушает способность моллюска зарываться в грунт и может полностью подчинять себе движения (Галактионов, 1993; Юрлова, 2000; Юрлова и др., 2000; Михеев, 2011; Carney, 1969; Romig et al., 1980; Helluy, 1983; Nuxham et al., 1995; Thomas, Poulin, 1998; Mouritsen, 2002b).

Паразиты влияют на иммунную систему хозяина. Клеточные защитные реакции моллюсков осуществляются гемоцитами. Ключевыми механизмами клеточного иммунитета служат фагоцитоз и капсулообразование. В ходе проведенных нами экспериментов выявлено, что фагоцитарная активность клеток, процент распластывания и способность клеток к капсулообразованию, жизнеспособность, а также тотальное количество гемоцитов у *L. stagnalis*, зараженных трематодой *P. mutationis*, снижается по сравнению с незараженными (Крюкова и др., 2012; Kryukova et al., 2014). Подобные результаты по ингибированию иммунных реакций получены и другими авторами на других паразито-хозяинных системах (Noda and Loker, 1989; Fryer and Bayne, 1990; Loker et al., 1992; Iakovleva et al., 2006). В отличие от этого, *Biomphalaria glabrata* проявила 100% инкапсуляцию при заражении трематодой *Echinostoma caproni* и / или *S. mansoni* (Ataev, Coustau, 1999; Humphries et al., 2003). Показано, что

снижение иммунных реакций может выражаться в снижении АКМ (активированных кислородных метаболитов) у потомков от зараженных родителей при проникновении в них церкарий (Воронцова и др., 2015).

В свою очередь, организм хозяина вырабатывает тактики направленные на уменьшение патогенного влияния. Примером служит увеличение уровня детоксицирующих и антиоксидантных ферментов при проникновении церкарий в организм хозяина (Humiczewska, 2005). Помимо этого, в гемоцитах моллюсков зарегистрирована фенолоксидазная (Seppälä, Jokela, 2010; Seppälä, Leicht, 2013; Leicht et al., 2013) и пероксидазная активность, которая играет важную роль в иммунитете хозяина (Sminia, Barendsen, 1980; Dikkeboom et al., 1984; Adema et al., 1992; Mohandas et al., 1992; Gornowicz et al., 2013; Vorontsova et al., 2015). Исследования указывают на то, что ключевую роль в окислении ДОФА и дофамина в гемолимфе *L. stagnalis* играет пероксидаза, а не фенолоксидаза (Vorontsova et al., 2015).

В последние годы негативное отношение к паразитическим организмам меняется – теперь они рассматриваются как важные компоненты природных экосистем (Юрлова, Растяженко, 2013, Юрлова, Растяженко, 2015), в частности, изучается роль паразитов в пищевых сетях, лежащих в основе функционирования экосистем (Юрлова и др., 2015; Hechinger et al., 2008; Thieltges et al., 2008; Kuris et al., 2008; Shikano et al., 2015). В последнее время актуально изучение таких отношений с помощью метода стабильных изотопов (Neilson et al., 2005; Gómez-Díaz and Gonzalez-Solís, 2010; Kanaya et al., 2019). На трематодах семейств Echinostomatidae и Plagiorchiidae (Юрлова и др., 2014; Doi et al., 2010) показано, что на разных стадиях жизненного цикла существует различный характер трофических взаимоотношений «паразит-хозяин».

Существуют исследования, направленные на количественную оценку свободноживущих личинок трематод – церкарий, выходящих из первого промежуточного хозяина в колоссальных количествах (Юрлова, Растяженко, 2013; 2015; Растяженко и др., 2015a; Yurlova, Rastayazhenko, 2015). В ряде

исследований по разным группам трематод, в том числе проводимых в нашем институте, показано, что абсолютное большинство их (до 99%) не достигает своих подходящих хозяев, а становится пищей для водных беспозвоночных (Shikano et al., 2015) и рыб; несъеденные церкарии вступают также в цикл бактериального разложения детрита (Mouritsen, Poulin, 2003; Thieltges et al., 2008).

Количественная оценка церкарий подразумевает изучение их суточного ритма и выхода, продукции биомассы, а также изучение факторов, определяющих величину продукции. Одной из первых работ была оценка годовой продукции биомассы церкарий трематод рода *Diplostomum* в рыбоводном пруду в Европейской части России (Шигин, 1978). Число выходящих из моллюсков личинок находится под воздействием различных факторов внешней и внутренней среды (Гинецинская, 1968; Mouritsen, 2002a; Fingerut, 2003). Существенное влияние на процесс выхода церкарий оказывает температура воды и освещенность (Растяженко и др., 2015a; Kuntz, 1947; Sindermann, 1960; Shostak, Esch, 1990; Schmidt, Fried, 1996; Umadevi, Madhavi, 1997; Krishnasamy, 2001; Fried et al., 2002; Terhune et al., 2002; Buddhadeb, Narayan, 2003; Fingerut, 2003; Fredensborg et al., 2005; Phongsasakulchoti, 2005; Poulin, 2006; Koprivnikar, Poulin, 2009b). Кроме того, на величину суточного выхода церкарий влияют: количество пищи, потребляемое хозяином (Sindermann, 1960; Fried, 2002), pH воды (Gumble, 1957), соленость воды (Koprivnikar, Poulin, 2009a), а также размер моллюска-хозяина (Растяженко и др., 2014a, б; Растяженко и др., 2015a; Loker, 1983; Lo, Lee, 1996; Thieltges et al., 2008), размер самих церкарий (McCarthy et al., 2002; Thieltges et al., 2008) и другие (Schmidt, Fried, 1996; Mouritsen, 2002a). Большой интерес представляют исследования по изучению выхода церкарий из моллюска-хозяина со смешанным заражением партенитами трематод. В настоящее время выявлено, что при смешанном заражении моллюска-хозяина разными

хронобиологическими видами не происходит изменения в ритме эмиссии церкарий каждого вида (Theron et al., 1997).

Работы по оценке успеха трансмиссии трематод от одного хозяину к другому на разных фазах жизненного цикла остаются единичными (Николаев, 2012; Растяженко, Юрлова, 2016; Hairston, 1965; Dronen, 1978). Из анализа всех вышеуказанных работ видно, что на всех фазах жизненного цикла паразиты несут большие потери в процессе передачи от одного хозяина к другому.

Трематоды семейств Echinostomatidae и Plagiorchiidae широко распространены как на территории района исследования, так и за его пределами, являются объектом изучения многих авторов. Однако механизмы реализации их жизненных циклов, паразито-хозяинные взаимоотношения как на популяционном, так и на организменном уровне до сих пор изучены недостаточно. Особенно это касается исследований трансмиссивных потоков, определяющих успех передачи от одного хозяина другому, которые являются единичными как для пресноводных, так и для морских экосистем.

2. Характеристика района исследования

Краткая физико-географическая характеристика озера Чаны

Барабинская равнина, расположенная на юге Западной Сибири, занимает юго-западную часть Новосибирской области. Озеро Чаны находится в центральной части Барабинской степи (54°30'–55°09' с. ш. и 76°48'–78°12' в. д.) и является самым крупным естественным водоемом Западно-Сибирской низменности на территории Новосибирской области. Длина озера – 82,2 км, ширина – 36,0 км, средняя глубина – 2,1 м, максимальная глубина – 8,5 м. Площадь водосбора равна 29 930 км² (Смирнова, 1982; Баглаева, 1986). Озеро Чаны состоит из двух частей: Большие Чаны (Ярковский, Тагано-Казанцевский и Чиняихинский плесы и оз. Яркуль, соединяющееся с Б. Чанами двумя каналами длиной около 1 км и выходящими в Чиняихинский плес) и озеро Малые Чаны,

соединяющееся с Чиняихинским плесом протокой Кожурла протяженностью около 7 км. Озеро Малые Чаны имеет длину 21,8 км и занимает площадь около 300 км² (Баглаева, 1986).

Гидрологический режим озера Чаны

Бассейн озера Чаны представляет собой бессточную систему. Основу водного питания озера обеспечивают две самые крупные реки бассейна – Каргат и Чулым (Шнитников и др., 1982; Савкин и др., 2015). Свое начало эти реки берут на юго-востоке в болотах Приобского плато. Максимальный сток рек в весенний период, таяние льда и снега приводит к резкому подъему уровня воды в озере. Затем до октября идет постепенное снижение уровня воды (Смирнова, 1982; Савкин и др., 2005). Долины этих рек разработаны слабо, берега глинистые и глинисто-солончаковые, местами с обширными тростниковыми займищами. Такие займища характерны в целом для озера Чаны.

Воды озера Чаны (О. А. Алекин, 1970) относятся к солоноватым хлоридного класса натриевой группы третьего типа. Отличительная особенность воды озера – изменчивость минерализации воды по акватории и в течение года, что объясняется морфологией его котловины, бессточностью, низким водообменном между частями озера и опресняющим действием вод рек Чулым и Каргат, впадающих в озеро Малый Чан (Жехновская, 1982). При этом минерализация воды увеличивается в направлении от пресноводной речной системы (рек Каргат и Чулым) к удаленным плесам озера Большой Чан (Савкин и др., 2005). В течение года в связи с колебаниями уровня воды минерализация меняется (весной 2,0–4,5, летом 4,5–20,6 г/л). Самая низкая минерализация вод свойственна озеру Малый Чан – 0,8–5,3 г/л (Жехновская, 1982). По данным Савкина и др. (2015) минерализация воды р. Чулым в течение года варьирует от 0,3 до 4,6 г/дм². Летом минерализация воды колеблется под влиянием испарения и притока дождевых вод.

В эстуарной части рек Каргат и Чулым воды пресные с преобладанием гидрокарбоната натрия (по Н. И. Базилевич, 1953). В среднем и нижнем течение р. Каргат подобный состав вод, но с повышенным содержанием сульфатов. В воде среднего течения реки Чулым среди анионов преобладают хлориды.

Вода озера Чаны постоянно имеет щелочную реакцию (рН 8,8–9,0). Значения рН изменяются незначительно, что связано с высокой буферной емкостью воды при высоких концентрациях гидрокарбонатных ионов (Жехновская, 1982; Савкин и др., 2005).

Содержание в воде кислорода неодинаково по сезонам. Летом оно определяется перемешиванием и фотосинтезирующей деятельностью макрофитов и водорослей и составляет на озере Чаны от 7 до 12 мг/л. К осени в результате сильного ветрового перемешивания содержание кислорода продолжает возрастать. Зимой при толщине льда более 1 м содержание кислорода значительно понижается (Дулькейт и др., 1935; Жехновская, 1982).

Озеро Малые Чаны – мелководное озеро. Летом средняя глубина составляет 1 м, в центральной части – до 1,5 м. Грунты представлены песком, глиной и илами. Большая часть озера, особенно его центральная часть, имеет дно из серого комковатого ила, для некоторых участков характерно песчаное дно, а для приустьевых районов реки Каргат (залив Золотые Россыпи) – серые рыхлые илы (Шнитников и др., 1982).

Для бассейна озера Чаны характерен умеренный континентальный климат с холодной зимой и теплым летом. Продолжительность безморозного периода 105–120 дней. Характер климата зависит от циркуляции воздушных масс, приносящих влагу с Атлантики. Причиной многолетней цикличности уровня озера Чаны является изменение солнечной активности (Шнитников и др., 1982).

Гидробиологическая характеристика озера Чаны

Ценотическое разнообразие водной и прибрежной растительности системы оз. Чаны составило 22 синтаксона ранга ассоциации классификации Браун-

Бланке (Киприянова, 2005), в том числе устьевой области рек Чулым и Каргат – 13 синтаксонов ранга ассоциации (Королук и др., 2015).

Во флоре озера Чаны к массовым видам относятся: тростник обыкновенный (*Phragmites australis*), рогоз узколистый (*Typha angustifolia*) и рдест гребенчатый (*Potamogeton pectinatus*) (Сафонова, Ермолаев, 1983). Из низших растений имеется несколько видов харовых водорослей. Озеро Малый Чан – самый заросший участок озера Чаны (до 23% всей площади). Заросли погруженных водных растений встречаются по всей акватории озера. Вдоль берега тянется полоса тростниковых зарослей шириной от 10 до 60 м. В настоящее время большая часть тростниковых зарослей находится на суше (Катанская, 1982). Растительность низовьев рек Чулым и Каргат, оз. Фадиха, а также залива Золотые Россыпи (контрольные исследуемые участки) сходна и представлена в основном тростником и рогозом узколистым (Киприянова, 2005).

Тростниковые займища озера Чаны создают удобные места для гнездования различных водоплавающих птиц, служат местом обитания многих промысловых зверей. Богатые кормовые ресурсы озера создают благоприятные условия для обитания различных видов рыб, использующих тростниково-камышовые займища в качестве нерестилищ. Здесь же обитает множество беспозвоночных, среди которых видное место занимают брюхоногие моллюски.

Зоопланктон в озере представлен 76-ю видами и подвидами пресно- и солоновато-водного комплексов (Ермолаева, 2005). Видовой состав зоопланктона напрямую зависит от морфометрии и гидрохимических особенностей различных плесов озера. Основным фактором, приводящим к неоднородности распределения организмов, является различие в минерализации воды по акватории озера (Иванов, Макарецца, 1982).

В 1976–1978 гг. в фауне озера было отмечено 14 групп беспозвоночных животных (Конивец, 1982): нематоды, пиявки, олигохеты, моллюски, гаммариды, водные клещи, стрекозы, поденки, веснянки, клопы, жуки,

ручейники, бабочки и двукрылые. Д. М. Безматерных (2005) в зообентосе Чанов обнаружено 70 видов из 7 классов беспозвоночных, в том числе: Oligochaeta, Hirudinea, Mollusca, Crustacea, Arachnida, Trichoptera, Ephemeroptera, Odonata, Heteroptera, Coleoptera, Diptera. В целом в бассейне оз. Чаны по численности и биомассе преобладает хирономидный комплекс, а также значительную часть занимают другие амфибионтные насекомые, гаммариды и моллюски (Безматерных, 2005).

Аборигенный рыбный комплекс оз. Чаны является частью ихтиофауны восточный частей Голарктики: щука, сибирская плотва, язь, озерный гольян, линь, сибирский пескарь, золотистый и серебристый караси, окунь, а также виды-акклиматизанты: восточный лещ, сазан и судак (Воскобойников и др., 1986; Попов и др., 2005).

Видовой состав земноводных и пресмыкающихся побережья оз. Чаны насчитывает три вида: остромордая лягушка, прыткая и живородящая ящерицы (Григорьев, 1986; Юрлов и др., 2015).

Авифауна оз. Чаны весьма разнообразна и насчитывает 270 видов, относящиеся к 48 семействам, 16 отрядов (Юрлов и др., 2015). Широко представлены отряды пластинчатоклювых (29 видов), ржанообразных (58 видов), воробьиных (113 видов).

Островная фауна млекопитающих в основном сформирована видами, населяющими берега водоемов и участки, лежащие в непосредственной близости от них. Видовой состав заметно обеднен: в разные годы регистрируется 10–11 видов (Москвитина, 1986).

Таким образом, тростниковые заросли бассейна озера Чаны, наравне с другими озерными биотопами, служат оптимальным местообитанием для многих гидробионтов, водных и околоводных птиц, которые в свою очередь являются неотъемлемой частью жизненных циклов различных видов трематод, выступая в роли их промежуточных и окончательных хозяев. Все это создает благоприятные условия для успешной реализации жизненных циклов трематод.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Места сбора материалов

Мониторинговые исследования зараженности первых, вторых промежуточных хозяев трематодами сем. Plagiorchiidae и Echinostomatidae в бассейне озера Чаны (Здвинский район Новосибирской области) выполнены за период с 2010 по 2015 гг. на базе Чановского научного стационара ИСиЭЖ СО РАН. Сбор моллюсков и личинок стрекоз проводился на трех контрольных участках: в приустьевой части реки Каргат (с.ш. $54^{\circ}37'76''$; в.д. $78^{\circ}13'07''$), в заливе оз. Малые Чаны — Золотые Россыпи (с.ш. $54^{\circ}30'59''$; в.д. $78^{\circ}16'17''$) и в прибрежной части проточного озера Фадиха (с.ш. $54^{\circ}36'76''$; в.д. $78^{\circ}13'26''$) (Рисунок 1).

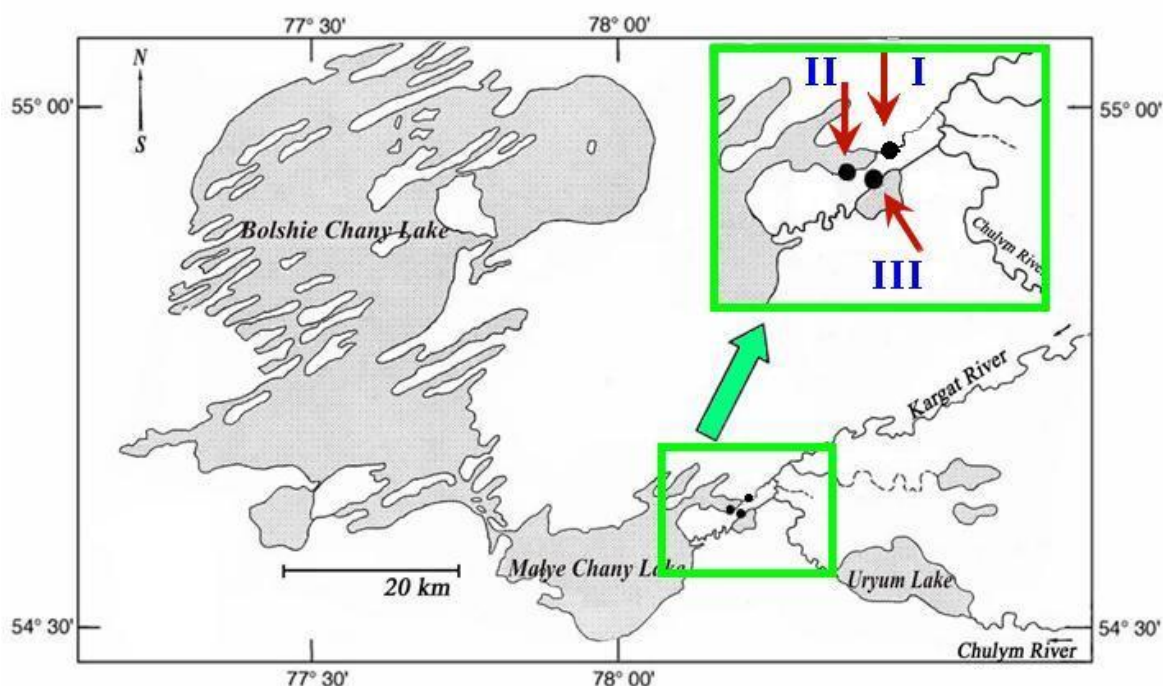


Рисунок 1. Карта-схема озера Чаны, Новосибирская область.

I – приустьевый участок реки Каргат, II – залив Золотые Россыпи, III – озеро Фадиха.

Озеро Фадиха лежит примерно в 0,8 км от реки Каргат и в 1,5 км от залива Золотые Россыпи и отделено от них гривой с лесополосами. Эти водоемы имеют низкие поросшие тростником берега. Химический состав воды, грунт и растительность залива Золотые Россыпи, озера Фадиха и реки Каргат сходны, поэтому видовой состав малакофауны этих водоемов существенно не различается.

По результатам исследования высшей водной растительности, проведенного в августе 2003 г., на контрольных участках в диапазоне глубин 0,1-0,9 м макрофиты представлены 15 видами (Юрлова, Водяницкая, 2005). Общими на всех участках были пять видов растений: тростник южный – *Phragmites australis* (Cav.) Trin, ex Steud., роголистник полупогруженный – *Ceratophyllum submersum* L., ряска малая – *Lemna minor* L., ряска трехдольная – *L. trisulca* L., пузырчатка обыкновенная – *Utricularia vulgaris* L. Некоторые виды растений найдены на каком-либо одном водоеме. Так, полевица побегообразующая – *Agrostis stolonifera* L. и частуха подорожниковая – *Alisma plantagoaquatica* L. обнаружены только на оз. Фадиха; водокрас лягушачий – *Hydrocharis morsusraeae* L. и уруть мутовчатая – *Myriophyllum verticillatum* L. – только в устье р. Каргат; камыш таборнемонтана – *Scirpus tabernaemontani* C.C. Gmel. и рдест гребенчатый – *Potamogeton pectinatus* L. – только в заливе Золотые Россыпи. Четыре вида растений зарегистрированы на двух из трех исследованных контрольных участков: рогоз узколистный – *Typha angustifolia* L. найден в озере Фадиха и заливе Золотые Россыпи, риччиокарп плавающий – *Ricciocarpus natan* (L.) Corda – в заливе Золотые Россыпи и в устье р. Каргат. Два вида: клубнекамыш приморский – *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla и тростянка овсяницева – *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link – зарегистрированы в оз. Фадиха и в устье р. Каргат.

Согласно измерениям, проведенным нами в июне-начале сентября 2010–2015 г. (Таблица 4), соленость (среднедекадная) в устье реки Каргат варьировала в разные годы в пределах 0,1–1,3‰; в заливе Золотые Россыпи – 0,2–1,8‰, на

оз. Фадиха была выше, чем на двух других участках и варьировала в диапазоне 0,08–4,40‰. Показатель рН (среднедекадный) в р. Каргат равен 6,7–9,9, в оз. Фадиха – 7,0–10,9, в заливе Золотые Россыпи – 7,1–10,1. Химический состав воды, грунт и растительность озера Фадиха и залива Золотые россыпи сходны, поэтому видовой состав малакофауны этих водоемов существенно не различается.

Таблица 4. Температура и показатели воды в пресноводных экосистемах бассейна оз. Чаны, 2010–2015 гг.

Год	Температура воды, °С		pH		O ₂ , мг/л		Минерализация, ‰	
	Средняя за сезон	Среднесуточная min–max	Средняя за сезон	Среднесуточная min–max	Средняя за сезон	Среднесуточная min–max	Средняя за сезон	Среднесуточная min–max
р. Каргат								
201	20,0	16,3-25,3	-	-	-	-	-	-
201	19,8	11,5-25,7	7,4	6,7-8,5	3,80	0,12-7,64	0,8	0,3-1,3
201	21,9	11,3-28,1	7,5	6,7-7,9	1,80	0,25-3,52	0,8	0,4-1,3
201	20,6	14,0-24,5	8,4	7,5-9,9	0,60	0,01-1,22	0,4	0,1-0,7
201	20,0	14,0-28,0	7,5	7,0-8,5	0,50	0,01-5,23	0,3	0,1-0,7
201	19,3	13,8-25,0	7,9	6,8-9,5	0,90	0,35-1,90	0,2	0,1-0,9
оз. Фадиха								
201	-	-	7,6	7,0-9,3	4,79	1,30-7,90	1,3	0,9-1,9
201	20,9	14,0-26,8	7,9	7,2-10,9	1,98	0,07-5,44	2,5	1,6-3,9
201	19,9	12,1-26,7	8,1	7,4-8,8	0,63	0,01-1,53	2,7	1,3-4,4
201	20,7	15,2-7,4	7,6	7,2-7,8	0,58	0,16-1,84	0,8	0,5-1,0
201	20,3	14,0-28,0	8,7	7,3-10,4	1,27	0,64-2,65	0,8	0,1-2,1
зал. Золотые Россыпи								
201	21,7	13,3-28,0	7,9	7,1-9,3	2,44	0,31-6,86	1,3	0,8-1,8
201	22,9	18,9-28,2	9,3	7,5-10,1	0,62	0,16-1,37	0,7	0,5-0,9
201	19,6	12,5-26,0	7,7	7,3-8,2	0,89	0,23-2,48	0,6	0,3-0,9
201	20,1	16,3-24,1	8,5	7,329,9	1,12	0,46-2,15	0,5	0,2-1,1

* – средние показатели за трансмиссивный период (июнь–начало сентября)

2.2. Методы сбора и изучения трематод и их хозяев

Сбор моллюсков и личинок стрекоз

Ежегодно (2010–2015 гг.) с начала июня до конца августа один раз в 10 дней на каждом контрольном участке проводили сбор моллюсков (вручную) с четырех площадок (каждая по 0,25 м²) (Жадин, 1960). Площадки располагались на открытых водных участках и в зарослях водной растительности на глубине от 0,1 до 0,7 м, удаленных на разные расстояния от уреза воды. Собранных моллюсков доставляли в лабораторию, где определяли их видовую принадлежность и оценивали численность и размерную структуру в каждой выборке. Под численностью мы подразумеваем относительное количество особей на единицу площади (экз/м²). У всех собранных особей электронным штангенциркулем измеряли высоту раковины с точностью до 0,01 мм. При этом моллюсков жестко фиксировали, ориентируя их раковину так, чтобы плоскость ее оси была расположена горизонтально. Видовую принадлежность моллюсков определяли по совокупным признакам формы и структуры раковины (Лазарева, 1967; Круглов, 2005). Моллюсков объединяли по высоте раковины в размерные группы с интервалом в 5 мм (0–5 мм, 5–10 мм, 10–15 мм, 15–20 мм, 20–25 мм, 25–30 мм, 30–35 мм, 35–40 мм, 40–45 мм и >50).

Личинок стрекоз отлавливали в тех же точках, где осуществлялся сбор моллюсков, каждую декаду 2012–2015 гг. на трех контрольных участках при помощи водного сачка диаметром 30 см., длина проводки составляла 1 м. Исходя из числа проводок, осуществлялся пересчет плотности личинок стрекоз на 1 м². Разбирали бентосные пробы в лаборатории вручную. Определение видовой принадлежности и возраста собранных личинок стрекоз проведено сотрудником Института систематики и экологии животных СО РАН к.б.н. О. Н. Поповой.

Методы паразитологического исследования промежуточных хозяев

Изучение зараженности моллюсков партенитами трематод семейств Plagiorchiidae и Echinostomatidae проводилось: на оз. Фадиха у большого болотного и ушковых прудовиков с 2010 по 2015 гг., у болотных – с 2013 по 2015 гг.; в р. Каргат у всех моллюсков с 2010 по 2015 гг.; в зал. Золотые Россыпи у ушковых – с 2011 по 2015 гг.; у *L. stagnalis* – с 2012 по 2015 гг., у болотных прудовиков – с 2014 по 2015 гг.

Зараженность моллюсков метацеркариями *E. recurvatum* изучалась нами с 2012 по 2015 гг. на всех трех контрольных участках. Зараженность личинок стрекоз метацеркариями рода *Plagiorchris* изучено нами на оз. Фадиха в 2014–2015 гг.

При изучении зараженности моллюсков и личинок стрекоз трематодами были использованы два основных способа – компрессорный и прижизненный.

Зараженность моллюсков партенитами трематод определялась как на основании зрелых церкарий, способных выходить во внешнюю среду (прижизненно), так и на основании незрелых (компрессорно). Для видовой идентификации церкарий проводили изучение морфологической и морфометрической изменчивости с использованием микроскопа. Церкарий окрашивали витальными красителями: нейтральным красным и сульфатом нильского синего. 1%-ный водный раствор по каплям добавляли в среду с церкариями до получения светло-розового или светло-голубого тона. Так как при движении церкарии вытягиваются и сокращаются это создает трудности для определения их истинных размеров, поэтому церкарии измерялись после фиксации 4% горячим формалином и/или после окрашивания уксусно-кислым кармином (Шигин, 1996). Окрашенные церкарии, помещенные во временные препараты, просветлялись глицерином. Для видовой идентификации партенит и личинок трематод использовались работы Т. А. Гинецинской и А. А. Добровольского (1962, 1964), Т. А. Гинецинской (1968), Ю. В. Беляковой-

Бутенко (1971), Е. Н. Фроловой (1975), Ю. В. Беляковой (1981б), М. И. Черногоренко (1983), С. Combes (1980).

При компрессорном способе тело хозяев раздавливалось с последующим микроскопированием под бинокуляром МБС-9 при увеличении в 16–24 раз или под световым микроскопом при малом увеличении (x10). При этом проводится подсчет и определение всех имеющихся паразитов. Для более точного определения видовой принадлежности метацеркарий последних извлекали из цист и окрашивали уксусно-кислым кармином (Судариков и др., 2002). При определении метацеркарий трематод пользовались монографией В. Е. Сударикова и др. (2002).

По результатам гельминтологических исследований хозяев рассчитывались экстенсивность инвазии (ЭИ) – доля зараженных особей в выборке, интенсивность инвазии (ИИ) – среднее количество паразитов на одну зараженную особь (для метацеркарий), а также стандартная ошибка экстенсивности инвазии ($\pm SE$)

$$ЭИ = \frac{N_3}{N} \times 100\%, \quad (1)$$

где N_3 – количество зараженных особей,
 N – количество исследованных особей;

$$ИИ = \frac{N_l}{N_3}, \quad (2)$$

где N_l – общее количество личинок,
 N_3 – количество зараженных особей;

$$\pm SE = \sqrt{\frac{ЭИ \times (100 - ЭИ)}{N}}, \quad (3)$$

Исследование эмиссии церкарий

Исследование эмиссии церкарий семейств Plagiorchiidae и Echinostomatidae проводилось по результатам исследований, проведенным в 2004, 2006, 2011, 2012 и 2013 гг. (данные 2004 и 2006 гг. собраны С. Н. Водяницкой).

Моллюсков, выделявших церкарий, использовали для изучения индивидуальной изменчивости суточного выхода этих личинок, связи этого параметра с температурой воды, с высотой раковины моллюска-хозяина, с размером самих церкарий. При изучении эмиссии моллюсков содержали в идентичных условиях, а именно: 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°C. Емкости с моллюсками находились в прибрежной зоне водоема (в зарослях тростника) в специальном сетчатом контейнере, что приближало условия эксперимента к естественным. Животных кормили листовым салатом (*Latuca sativa*) и роголистником (*Ceratophyllum demersum*). Для подсчета церкарий воду с личинками сливали два раза в сутки (9.00 и 21.00), а в емкости с моллюсками добавляли свежую профильтрованную воду такого же объема. Количество вышедших церкарий подсчитывали, отлавливая их поштучно с помощью микропипетки под стереомикроскопом МБС-10.

Под суточным выходом церкарий подразумевается количество личинок, выходящих за сутки из одного зараженного моллюска; под среднесуточным выходом церкарий — количество личинок, вышедших в среднем за сутки из одного зараженного моллюска при длительном наблюдении, либо же среднее число церкарий в пересчете на одного моллюска при исследовании нескольких особей одного размера или размерного класса. Под индивидуальным изменением суточного выхода церкарий принят диапазон количества выходящих за сутки церкарий из отдельной особи моллюска на протяжении нескольких суток.

Суточный выход церкарий изучен у 48 моллюсков, в том числе *P. elegans* – у шести моллюсков *L. saridalensis* с высотой раковины от 16 до 24 мм, период исследования отдельной особи составил 5–9 суток; *P. mutationis* – у десяти моллюсков *L. saridalensis* с высотой раковины от 16 до 46 мм период исследования – 2–12 суток; *P. multiglandularis* – у 20 *L. stagnalis* с высотой раковины 29–46 мм, период исследования 2–5 суток и *O. ranae* – у шести *L. saridalensis* размером раковины от 16 до 20 мм, период исследования 6–9 суток; *E. recurvatum* у шести особей *L. группы Peregriana–Radix* с высотой раковины 13–20 мм, период исследования 12–15 сут.

При подсчете среднесуточного выхода церкарий моллюски одинаковых размеров были объединены в отдельные размерные группы.

Для оценки количества церкарий *P. multiglandularis*, выходящих из моллюсков в дневное и ночное время, проведено наблюдение за семью *L. stagnalis* в течение 3–5 сут.

Для анализа зависимости суточного входа церкарий сем. Plagiorchiidae от размера самих церкарий использовались моллюски *L. saridalensis* с высотами раковин – 16, 18 и 19 мм, а для изучения суточного выхода церкарий с двойным заражением *P. elegans* и *Opisthioglyphe ranae* – моллюски размерной группы 15 – 25 мм.

Связь суточного выхода церкарий *P. multiglandularis* со среднесуточной температурой воды проанализирована у пяти моллюсков *L. stagnalis* (высота раковины 40–45 мм) на основе данных, полученных в течение 5 суток наблюдения в период с 30 июля по 14 августа 2013 г. Среднесуточная температура воды в период исследования изменялась от 20 до 24,5 °С.

Расчеты потоков церкарий и метацеркарий

Поток церкарий (церкарий/м²/сезон) рассчитан, по формуле (Юрлова, 2016):

$$ГПЦ = \sum_{i=1}^k П \times Э \times СВЦ \times 110, \quad (4)$$

где k – количество размерных классов,

Π – плотность моллюсков,

$\mathcal{E}$ – доля зараженных моллюсков отдельных размерных классов,

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

Поток метацеркарий (метацеркарий/м²/сезон) рассчитан, исходя из среднегодовых показателей экстенсивности и интенсивности инвазии и плотности популяции вторых промежуточных хозяев.

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

Измерение абиотических факторов

На первом 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, минерализации и pH воды (с использованием прибора измерения качества воды Multiline). Кроме того, еженедельно проводили измерения тех же показателей в моменты сбора проб на всех исследуемых участках.

Статистические методы обработки материала

Для оценки связи суточного выхода церкарий с размером моллюска, размером церкарий, с температурой воды, а также связи зараженности первых промежуточных хозяев трематод с факторами среды был использован коэффициент корреляции Спирмена. Достоверность коэффициента корреляции рассчитывалась по Э. В. Ивантер и А. В. Коросов (1992). Оценка достоверности различий между средними значениями суточного выхода церкарий внутри вида и между видами трематод у моллюсков одинаковых размеров, а также между количеством вышедших церкарий при одинарном и двойном заражении, различий между количеством церкарий вышедших в дневное и ночное время суток, оценка значимости различий в зараженности хозяев на разных участках в

разные годы, а также плотности хозяев проведена с помощью теста Манна-Уитни (Mann-Whitney test). Оценка достоверности различий между потоками церкарий и успеха трансмиссии трематод проведена с помощью t-критерия Стьюдента. Сравнение различий в экстенсивности инвазии проводилось с использованием критерия достоверности разности экстенсивности инвазии (по Федорову, 1986). При статистической обработке полученных результатов использовались стандартные методики (Лакин, 1990). Для статистической обработки данных был использован пакет программ Microsoft Excel 2003, Statistica 6.0 и Past 2.10.

Объем материала

Объем материала приведен в Таблице 5.

Таблица 5. Объем материала использованного для паразитологического исследования за период 2010–2015 гг.

	Оз. Фадиха	Р. Каргат	Зал. Золотые Россыпи	Итого
<i>L. stagnalis</i> (Pulmonata, Gastropoda)	1902	854	451	3207
* <i>L. группы Peregriana-Radix</i> (Pulmonata, Gastropoda)	1001	664	434	2099
** <i>L. группы palustris</i> (Pulmonata, Gastropoda)	275	376	185	836
Отр. Odonata (Insecta)	808	153	120	1081
Отр. Diptera (Insecta) – Ceratopogonidae	286	222		508
Отр. Diptera (Insecta) – Chironomidae	1401	4380	5529	11310
Отр. Ephemeroptera (Insecta)		274	180	454
Отр. Hemiptera (Insecta)		90		90
Отр. Trichoptera (Insecta)		30		30
Отр. Amphipoda (Malacostraca)	244	612		856
Отр. Isopoda (Malacostraca)		240		240
Подкл. Oligochaeta (Clicellata)		252		252

* *Lymnaea* группы *Peregriana-Radix* – ушковые прудовики (Винарский, Сербина, 2012), ***Lymnaea* группы *palustris* – малые болотные прудовики (Круглов, 2005).

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

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

Исследования фауны пресноводных моллюсков Западной Сибири, проводившиеся в 60–70-е гг. XX в. томской школой гидробиологов под руководством проф. Б. Г. Иоганзена были сконцентрированы преимущественно на водоемах бассейна Средней (Новиков, 1969; Новиков, 1971; Иоганзен, Новиков, 1971; Иоганзен, Новиков, 1973) и Нижней Оби (Долгин, Иоганзен, 1979; Долгин, 1998; Долгин, 2001). В 80-е годы началось изучение малакофауны оз. Чаны; видовой состав легочных моллюсков на тот момент насчитывал 10 видов (Мисейко, 1982; Конивец, 1982; Мисейко, Сипко, 1986). Тогда же в бассейне оз. Чаны началось изучение моллюсков как промежуточных хозяев трематод (Юрлова, 1981, 1986а, б, 1987, 1989а, б, 1990; Юрлова и др, 1989). На конец 90-х годов для Чановских водоемов выявлен 21 вид легочных моллюсков (Юрлова и др., 1998). Более поздние работы по легочным моллюскам юга Западной Сибири относятся к началу 2000-х годов (Винарский, 2003, 2014; Юрлова, Водяницкая, 2005; Винарский, Сербина, 2012; Растяженко, Юрлова, 2015б). По последним данным в бассейне оз. Чаны обнаружено 23 вида легочных моллюсков (Юрлова, Водяницкая, 2005). К настоящему времени это наиболее полные сведения по видовому составу легочных моллюсков оз. Чаны.

Моллюски рода *Lymnaea*, доминирующие по численности и биомассе в бассейне оз. Чаны среди легочных моллюсков (Юрлова, Водяницкая, 2005; Растяженко, Юрлова, 2015б), играют важную роль в циркуляции многих видов

трематод (Юрлова, Водяницкая, 2008; Водяницкая, Юрлова, 2013; Yurlova et al., 2006;).

По причине неопределенности в систематике прудовиков (гл 1, п 1.1) мы объединили их в три группы: большой болотный прудовик (*L. stagnalis*), малые болотные прудовики (*Lymnaea* группы *palustris*) и ушковые прудовики (*Lymnaea* группы *Radix-Peregriana*).

Всем прудовикам свойственен двухлетний жизненный цикл с относительным двуциклическим формированием гамет. На протяжении каждого сезона они нерестятся однократно в течение двух месяцев. Из-за последовательного размножения двух разновозрастных групп нерест отмечается в водоемах с весны и почти до конца лета, обеспечивая этим непрерывное размножение популяции (Березкина, Старобогатов, 1988).

Размножение моллюсков *L. stagnalis* в бассейне оз. Чаны происходит с мая по конец августа (Юрлова и др., 1998; Юрлова, 2003). Несмотря на растянутость периода откладки яиц, существуют две волны в размножении *L. stagnalis*, что характеризуется пиками подъема численности молоди в июне и начале августа. В начале репродуктивного периода существенный вклад в воспроизводство популяции вносят особи старших возрастов (весенне-летняя генерация). Молодь этой генерации, в общей сложности, растет после зимовки с мая по август, после второй зимовки к июню большой болотный прудовик достигают 45 мм. В середине лета, наряду с естественной массовой гибелью крупных моллюсков, происходит также гибель, обусловленная высоким уровнем заражения и интенсивным развитием в них паразитов. В этот период существенный вклад в репродукцию популяции вносят среднеразмерные моллюски. В это же время к откладке яиц приступают моллюски младших возрастов, которые в конце августа дают до 40% от общего количества отложенных яиц (летне-осенняя генерация). Молодь этой генерации после первой зимовки достигает 33 мм, а после второй – 40 мм. Устойчивое существование популяции большого болотного прудовика в условиях различной зараженности обеспечивают

среднеразмерные моллюски, которые преобладают в течение всего репродуктивного периода (Юрлова и др., 1998; Юрлова, 2003).

L. saridalensis, представитель малых болтных прудовиков, в условиях Чановских водоемов приступают к размножению в мае, а в конце августа откладка яиц прекращается (Водяницкая, 2007а). Основная доля размножающихся на протяжении репродуктивного периода особей входит в размерные группы 16–20 и 21–25 мм.

По нашим наблюдениям, ушковые прудовики в Чановской водной системе начинают размножение в мае, и уже в середине августа откладка яиц прекращается. Подобный характер размножения наблюдается у ушкового прудовика (*L. atra*) в Смоленской области (оз. Рытное) (Березкина, 1979 и 1980; по Березкина, Старобогатов, 1988). Молодь весенней генерации к концу лета достигает 10 мм, после зимовки происходит быстрый рост моллюсков, и к концу июля они достигают половой зрелости. После чего в июле–августе они пополняют популяцию новой генерацией моллюсков. После зимовки они снова приступают к размножению, а уже после середины июня начинается гибель крупноразмерных двухлетних особей.

Экологическая приуроченность пресноводных легочных моллюсков зависит от комплекса факторов (Чертопруд, Удалов, 1996), включающих глубину заселяемых участков, подвижность воды, трофику и т.д. (Березкина, Старобогатов, 1988). Большое значение для моллюсков имеет доступность атмосферного кислорода (Березкина, Старобогатов, 1988; Юрлова, Водяницкая, 2005; Сербина, Водяницкая, 2010). Содержание кислорода во многом определяется уровнем режимом водоема.

В водоемах с неустойчивым водным режимом, к которому относится оз. Чаны, видовое богатство моллюсков возрастает на подъеме и спаде уровня воды, а в годы максимального и минимального уровня обилие видов снижается (Юрлова и Водяницкая, 2005). Колебания уровня воды отражаются на численности популяции легочных моллюсков. При этом относительная

численность одних видов (*L. stagnalis* и *L. tumida*) увеличивалась в годы низкого уровня воды, а других (*L. palustris*) – в годы высокого уровня. Авторы объясняют наблюдаемые различия в многолетней динамике численности этих видов моллюсков, особенностями их биологии. Моллюскам *L. stagnalis* и *L. tumida*, свойственно как легочное, так и кожное дыхание, поэтому мелководья с хорошей прогреваемостью воды и высокой доступностью атмосферного кислорода являются предпочитаемыми местами их обитания. Вид *L. palustris*, толерантный к дефициту кислорода, доминирует в годы высокого уровня воды.

В целом, двухлетний жизненный цикл исследуемых нами групп легочных моллюсков в пресноводных экосистемах бассейна оз. Чаны совпадает и характеризуется двумя генерациями за сезон. Основное значение в приуроченности пресноводных моллюсков в силу их биологии к тем или иным местообитаниям имеет доступность атмосферного кислорода.

Сезонная динамика численности исследованных моллюсков рода Lymnaea

Как известно, важнейшими характеристиками любой популяции, в том числе и моллюсков, является численность, размерно-возрастная структура и их динамика, которые в природных условиях подчиняются межгодовым и сезонным колебаниям.

Сезонная динамика численности моллюсков рода *Lymnaea* подробно рассмотрена на двух контрольных участках, расположенных на оз. Фадиха и в устье р. Каргат в 2015 г. (Рисунок 2а–в).

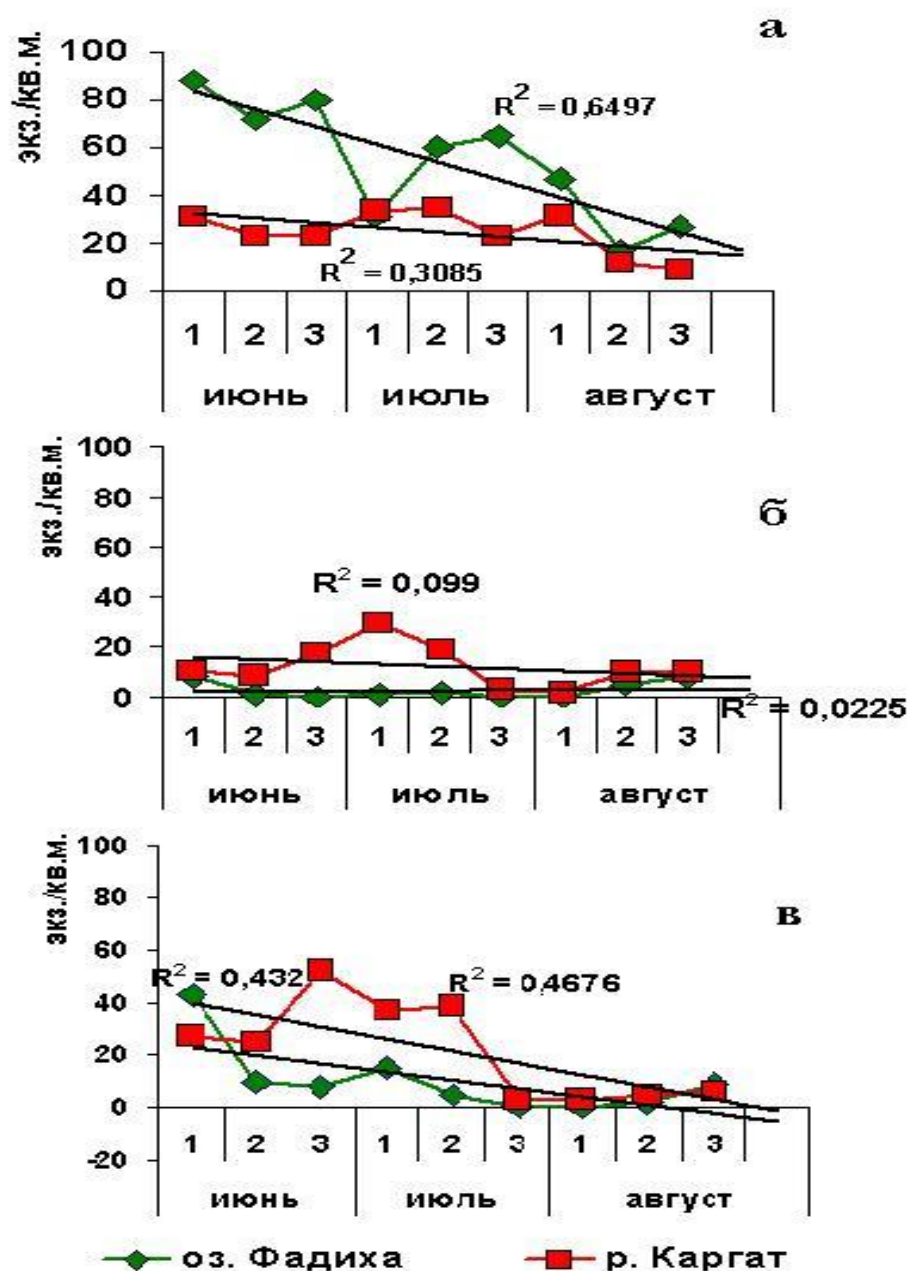


Рисунок 2. Сезонная динамика относительной численности большого болотного (а), малых болотных (б), ушковых (в) прудовиков в бассейне оз. Чаны, 2015 г.; Прямые линии на графике – линии тренда с величиной достоверности аппроксимации (R^2).

Анализ сезонной динамики численности большого болотного прудовика показал общую тенденцию ее снижения с июня к августу (примерно в 3 раза на обоих контрольных участках) (Рисунок 2а). Кривая численности моллюсков на оз. Фадиха имеет резкий спад с конца июня к началу июля и дальнейший плавный спад с конца июля до конца августа. Спад плотности на оз. Фадиха в

августе обусловлен естественной гибелью старшевозрастных особей в этот период, о чем свидетельствует размерный состав особей. В среднем, в августе доля особей с высотой раковины >30 мм снизилась относительно предыдущего месяца почти на 20%. Высокая численность моллюсков на оз. Фадиха в июне и второй половине июля обусловлена пополнением популяции за счет молодых особей первой (из кладок отложенных в конце июля прошлого года) и второй (майские кладки) генерации, соответственно. На р. Каргат в отличие от оз. Фадиха численность большого болотного прудовика с начала июня до августа изменялась в незначительных пределах, с начала по конец августа наблюдался спад численности моллюсков. При сохранении в течение августа в популяции большого болотного прудовика крупноразмерных особей (>40 мм), наблюдается снижение численности моллюсков, что объясняется отсутствием молоди. Отсутствие мелкоразмерных особей в этот период может иметь несколько причин: запоздание в размножении моллюсков весной, гибель кладок при неблагоприятных условиях, перемещение молоди с токами воды на другие участки, либо сочетание ряда факторов. Запоздание размножения и гибель кладок могут быть вызваны неблагоприятными погодными условиями, но температурный режим 2015 года, включая зимние температуры (не опускались ниже -7 и $-10,7^{\circ}\text{C}$), был мягким. Вероятно, в нашей ситуации имело место перемещение молоди во время колебаний уровня воды, обусловленных сгонно-нагонными ветрами.

Численность малых болотных прудовиков на оз. Фадиха на протяжении всего летнего сезона оставалась очень низкой и не превышала, а в конце июня и конце июля–начале августа снижалась до нуля (Рисунок 26). В сезонной динамике численности малых болотных прудовиков на контрольном участке р. Каргат наблюдался резкий спад с начала июля к концу августа, обусловленный естественной гибелью особей от старых генераций и отсутствием в конце июля–начале августа молоди (что так же, как и у *L. stagnalis* связано с перемещением молоди во время колебаний уровня воды).

В сезонной динамике численности ушковых прудовиков наблюдается тенденция снижения с июня к августу (Рисунок 2в). На контрольном участке оз. Фадиха в конце июля – начале августа ушковые прудовики не зарегистрированы. Вероятно, численность моллюсков сократилась из-за естественной гибели крупноразмерных моллюсков (высота раковины >15 мм), которые преобладали в выборках за предшествующие две декады (60–100%). На контрольном участке р. Каргат, также как и на оз. Фадиха, гибель старых моллюсков началась в конце июля, и основную долю в размерной структуре в этот период составляли моллюски с высотой раковины <15 мм. К концу августа среди ушковых прудовиков стала увеличиваться доля крупноразмерных особей (66%).

Итак, сезонные изменения численности моллюсков имеют 2 пика (Приложение 1), обусловленные приростом популяции за счет молодых особей, относящихся к двум генерациям, а спад в середине лета связан с естественной гибелью старых моллюсков. Сезонные изменения численности популяции отдельных видов моллюсков в целом регулируются многочисленными факторами, среди внешних факторов среды большое значение имеют циклические колебания уровня воды и связанное с этим уменьшение площади обитания, и как следствие, гибель моллюсков.

*Межгодовая динамика численности популяций моллюсков рода *Лутпаеа**

Межгодовая динамика численности моллюсков прослежена на трех контрольных участках (приустьевый участок р. Каргат, залив оз. М. Чан – Золотые Россыпи и прибрежная зона оз. Фадиха) с 2010 по 2015 гг.; исключение составили болотные прудовики, численность которых в зал. Золотые Россыпи была изучена в 2012–2015 гг. (Рисунок 3).

Среднегодовая численность популяции моллюсков большого болотного прудовика на оз. Фадиха с 2010 по 2013 гг. находилась примерно на одном уровне и составила, к 2014–2015 г. произошел значительный рост численности

популяции (Рисунок 3а). Численность популяции моллюсков в зал. Золотые Россыпи увеличилась в 2012–2013 гг. была ниже, чем в 2014–2015 гг. В р. Каргат в численности моллюсков наблюдалось три периода подъема – 2011, 2013 и 2015 гг., причем в 2015 г. она была достоверно выше по сравнению с предыдущими годами ($U > 2$; $p < 0,05$).

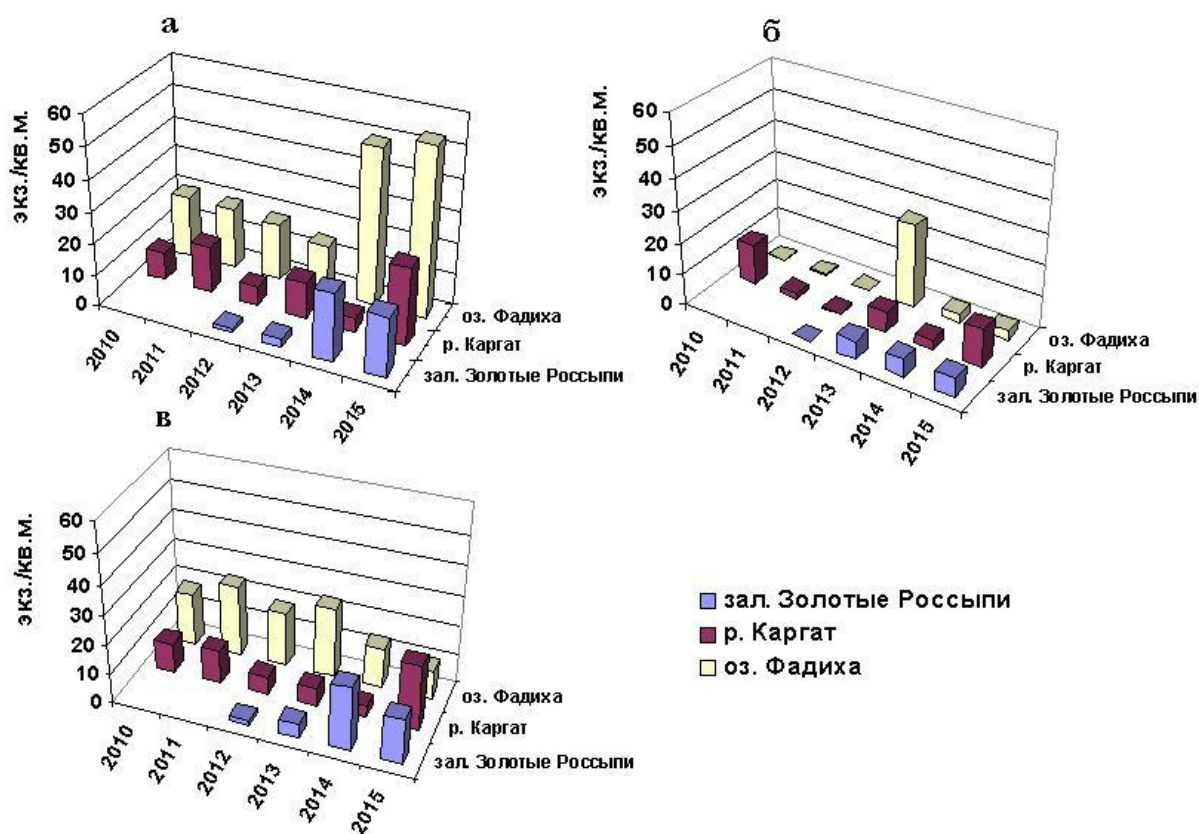


Рисунок 3. Межгодовые изменения численности большого болотного (а), малых болотных (б) и ушковых (в) прудовиков в бассейне оз. Чаны в 2010–2015 гг.

В межгодовой динамике численности малых болотных прудовиков на контрольном участке оз. Фадиха наблюдался один пик в 2013 г., в остальные годы исследования численность была очень низкой (Рисунок 3б). Межгодовые изменения численности моллюсков этой группы на р. Каргат характеризовались снижением от 2010 г. к 2012 г., незначительным ростом в 2013–2014 гг. и дальнейшим ростом в 2015 г. В зал. Золотые Россыпи болотные прудовики были

встречены в течение трех лет из четырех исследуемых, численность в эти три года оставалась на одном уровне.

Численность ушковых прудовиков на оз. Фадиха в 2010–2013 гг. не различалась, в 2014–2015 гг. последовало ее снижение (Рисунок 3в). На р. Каргат численность моллюсков имела тенденцию снижения с 2010 г. по 2014 г, а в 2015 г. значительно возрасла. В зал. Золотые Россыпи наблюдось увеличение численности данной группы моллюсков с 2012 г. к 2014 г. и незначительный спад в 2015 г.

Среднегодовая численность моллюсков *L. stagnalis* на контрольном участке оз. Фадиха была достоверно выше ($U=2,25$; $p<0,01$), чем на двух других участках; численность болотных прудовиков достоверно не различалась на исследуемых контрольных участках ($U<0,57$; $p>0,5$); численность моллюсков ушковых, так же как и болотного прудовика была выше на оз. Фадиха ($U=2,34$; $p<0,05$).

Таким образом, среднегодовая численность большого болотного прудовика на всех трех контрольных участках характеризуется ростом с 2013 г. к 2014–2015 гг.; в целом, аналогичная ситуация наблюдалась и для ушковых прудовиков. Среднегодовая численность малых болотных прудовиков была низкой практически во все годы исследования на всех контрольных участках, с незначительным ростом в 2013 г. на оз. Фадиха, а также в 2010 г. и 2015 г. на р. Каргат.

Размерная структура популяций моллюсков рода Lymnaea

Высота раковины большого болотного прудовика, обнаруженного нами на всех контрольных участках в годы исследования, варьировала от 0,45 до 55,00 мм (Приложение 2). На оз. Фадиха во все годы исследования преобладали особи размерных групп 30–35 и 36–40 мм, их доля (% от всех зарегистрированных размерных групп) составляла 21 и 27%, соответственно. Аналогичная ситуация наблюдалась и на контрольном участке р. Каргат: доля

моллюсков с высотой раковины 30–35 мм и 36–40 мм составляла по 26%. В зал. Золотые Россыпи доля моллюсков с высотой раковины 36–40 мм составляла 28%, 30–35 мм – 26%.

В годы исследования высота раковины малых болотных прудовиков варьировала от 5 до 30 мм на всех участках. На двух контрольных участках – (оз. Фадиха и р. Каргат) преобладали особи с высотой раковины 10–15 мм (25 и 29%) и 16–20 мм (49 и 44%) соответственно на оз. Фадиха и р. Каргат. В зал. Золотые Россыпи доминировали (60%) особи с высотой раковины 15–20 мм.

Высота раковины ушковых прудовиков на всех участках и во все годы исследования составляла 0,5–30 мм. На оз. Фадиха и в р. Каргат в размерной структуре преобладали особи среднеразмерных групп 10–15 мм (44 и 48%) и 15–20 мм (42 и 32%). В зал. Золотые Россыпи основная доля приходилась на моллюсков с высотой раковины 15–20 мм (52%).

Таким образом, в летний сезон во все годы исследования в популяциях исследованных лимнеид на всех контрольных участках доминировали особи репродуктивных размеров, что способствовало воспроизводству популяций моллюсков в условиях Чановской системы на протяжении всего теплого периода года.

3.2 Особенности биологии и динамика численности личинок стрекоз

Известно, что одним из важнейших компонентов водных экосистем является сообщество донных беспозвоночных – макрозообентос (Безматерных, 2005, 2007). В водоемах этот комплекс играет существенную роль в структуре трофических цепей, являясь кормовой базой для одних животных и хищниками для других (Визер, 2004), а также в трансформации вещества и энергии, процессах самоочищения водоемов (Безматерных, 2007). Кроме того, большинство представителей зообентоса являются участниками жизненных циклов многих видов трематод (Илюшина, 1975; Краснолобова, Илюшина, 1991;

Водяницкая, Юрлова, 2013). Представители зообентоса исследованы нами для выявления вторых промежуточных хозяев трематод сем. Plagiorchiidae.

В исследованных пробах зообентоса, собранных на всех контрольных участках, в 2013 г. зарегистрированы представители четырех классов: насекомые (Insecta), высшие раки (Malacostraca), малощетинковые черви (Clitellata) и моллюски (Gastropoda) (Рисунок 4). Максимальная доля по численности приходилась на хирономид (62%) и поденок (16%), остальные представители занимали менее 10% от численности всего зообентоса. По нашим данным (Юрченко, Растяженко, 2016) на контрольном участке в прибрежной тростниковой зоне оз. Фадиха в 2015 г. основная доля по численности принадлежала представителям класса Insecta (73%), где доминировали хирономиды (62%), а в русле р. Каргат – классу Gastropoda (81,5%). В период 2004–2006 гг. в тростниковой зоне оз. Фадиха основная доля по численности принадлежала также классу Insecta (60%) с доминированием двукрылых хирономидного комплекса (Diptera, Chironomidae, 27%) и стрекоз (Odonata, 25%) (Попова, Смирнова, 2010). В структуре зообентоса, изученного ранее в эстуарной зоне оз. Чаны ранее (Лялина, 2013), в отличие от наших данных, доминировали представители класса Insecta (92%), среди которых преобладали хирономиды (около 90%).

Из всех исследованных представителей зообентоса метацеркарии трематод р. *Plagiorchis* были обнаружены лишь у личинок стрекоз. Это согласуется с литературными данными – среди беспозвоночных животных именно они часто заражены метацеркариями разных видов трематод (Илюшина, 1975).

Личинки большинства видов стрекоз входят в фитофильные сообщества сильно зарастающих прибрежных мелководий, малых и временных водоемов и характеризуются агрегированным распределением и сильными межгодовыми колебаниями численности.

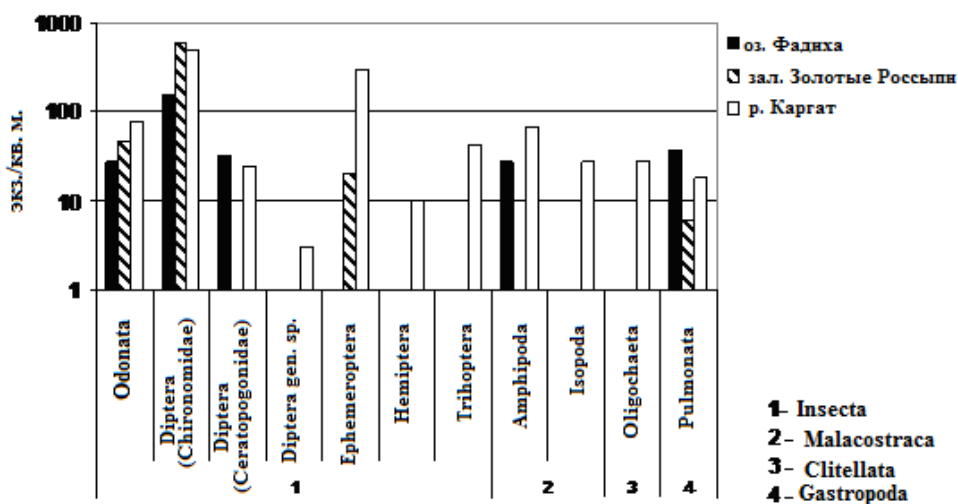


Рисунок 4. Состав и численность зообентоса в водоемах Чановской водной системы, 2013 г.

На исследованных участках нами обнаружены личинки девяти видов стрекоз: *Aeshna mixta* Latreille, 1805, *Ae. serrata* Hagen, 1856, *Enallagma cyathigerum* (Charp., 1840), *Libellula quadrimaculata* Fabricius, 1781, *Symptesta paedisca* Brauer, 1882, *Sympetrum danae* Sulzer, 1776, *S. flaveolum* (Linnaeus, 1758), *S. sanguineum* Muller, 1764, *S. vulgatum* (L., 1758).

Всего в бассейне оз. Чаны, согласно опубликованным данным, обитает 42 из 68 видов стрекоз, известных для Западно-Сибирской лесостепи (Попова, Харитонов, 2004; Popova, 2007).

Aeshna mixta – наиболее многочисленный представитель семейства Aeshnidae. Массовый вылет имаго происходит в конце лета. Личинки предпочитают мелкие, хорошо прогреваемые водоемы (здесь и далее: по Борисов и др., 2010). *Ae. serrata* – обычный вид. *Enallagma cyathigerum* – массовый вид. Личинки регистрируются с начала июня до середины августа. Гибкий жизненный цикл *E. cyathigerum* обеспечивает присутствие разновозрастных личинок в гидробиологических пробах. Личинки регистрируются в крупных озерах и реках. Наиболее ранний вылет имаго отмечено в начале июня. *Libellula quadrimaculata* – массовый вид на озерах и

обычный в реке. Стрекозам этого вида свойственны сильные колебания численности и массовые миграции в годы с высокой плотностью популяций. *Sympesma paedisca* – обычный вид, входящий в число доминантов. Для них характерно быстрое развитие преимагинальных фаз – за 2,5–3 месяца. Наиболее ранние даты выплода – середина июля, массовый выплод начинается с середины июля. Последние ювенильные особи отмечены в конце августа. *Sympetrum danae* – обычный, в отдельные годы массовый вид. Личинки обитают в разнообразных, в том числе пересыхающих водоемах. *S. flaveolum* – наиболее массовый вид среди представителей рода. Личинки развиваются в мелких, хорошо прогреваемых водоемах, преимущественно в пересыхающих. Период активности имаго начинается заметно раньше, чем у других видов рода. *S. sanguineum* – обычный вид, относительно стабильно встречающийся на протяжении сезона. *S. vulgatum* – относится к массовым видам. Наиболее многочисленен на пересыхающих водоемах.

Благодаря биологическим особенностям жизненного цикла различных видов стрекоз (присутствие в водоеме нескольких стадий одновременно) способствует сохранению популяции стрекоз. Перезимовывать стрекозы могут как в фазе яйца, так и в фазе личинки (Попова, 2010). Успешность перезимовки, а так же соотношение выживших личинок разных возрастов в первых апрельских пробах зависят от погодно-климатических условий в зимний период. Массовые вылеты большинства видов стрекоз в основном приходятся на конец июня – начало июля и/или в конце августа (Борисов и др., 2010).

Сезонная динамика численности личинок стрекоз

По нашим данным, на контрольном участке оз. Фадиха относительная численность личинок стрекоз (всех обнаруженных видов в сумме) в летний период (июнь–август) варьировала в пределах 0–29 экз./м² в 2012 г., 6–45 экз./м² в 2013 г., 0–36 экз./м² в 2014 г., 0–25 экз./м² в 2015 г. (Рисунок 5). На

контрольном участке в р. Каргат численность личинок стрекоз в 2013 г. изменялась от 22 до 121 экз./м², а в зал. Золотые Россыпи – от 26 до 71 экз./м².

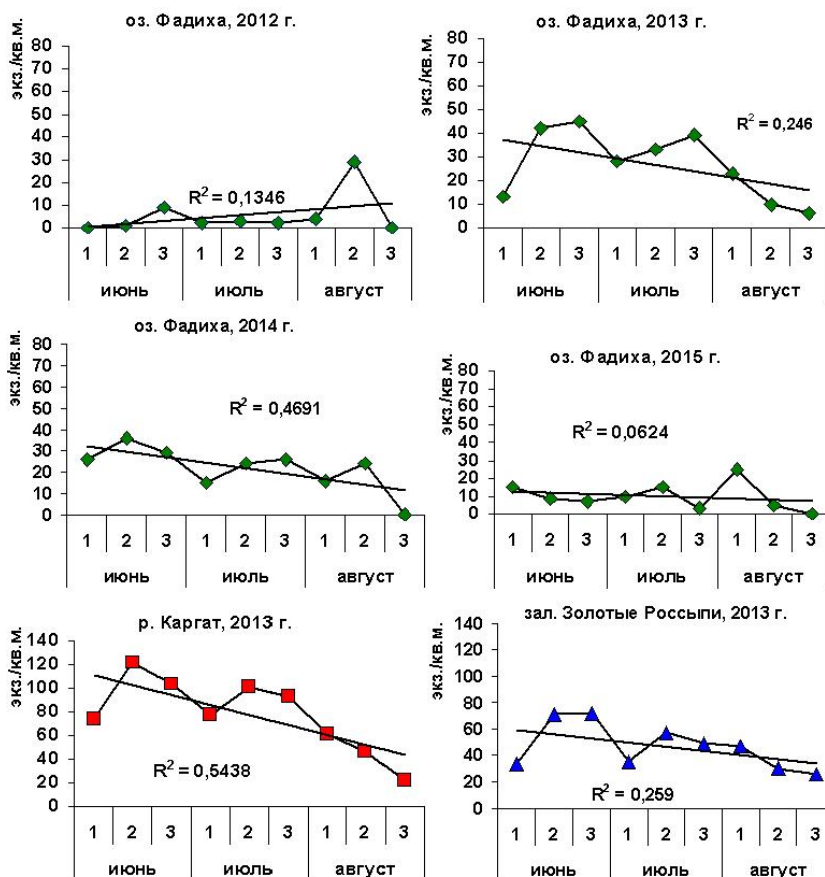


Рисунок 5. Сезонная динамика численности личинок стрекоз на исследованных участках в бассейне оз. Чаны, 2012–2015 гг. Линии на графике – линии тренда с величиной достоверности аппроксимации (R^2).

Полученные кривые численности личинок стрекоз имеют четкие периоды спада, наблюдаемые на всех участках во все исследуемые годы – в начале июля и в конце августа. Такая тенденция обусловлена биологией личинок стрекоз – переходом их в имаго, массовый вылет которых, как говорилось выше, приходится именно на эти периоды.

Годовая численность личинок стрекоз

В водоемах западно-сибирской лесостепи масса личинок стрекоз может достигать 130 г/м^2 и составлять половину и даже более общей зоомассы фитофильных сообществ (Харитонов, 1991).

По нашим данным среднегодовая численность личинок стрекоз (всех обнаруженных видов) на оз. Фадиха характеризуется достоверным ростом ($U=3,67$; $p=0,0026$) 2012 г. с 2012 г. к 2013 г., в 2014 г. последовало недостоверное ($U<2$; $p>0,1$) ее снижение, а к 2015 г. численность достоверно ($U=2,87$; $p=0,013$) сократилась (Рисунок 6).

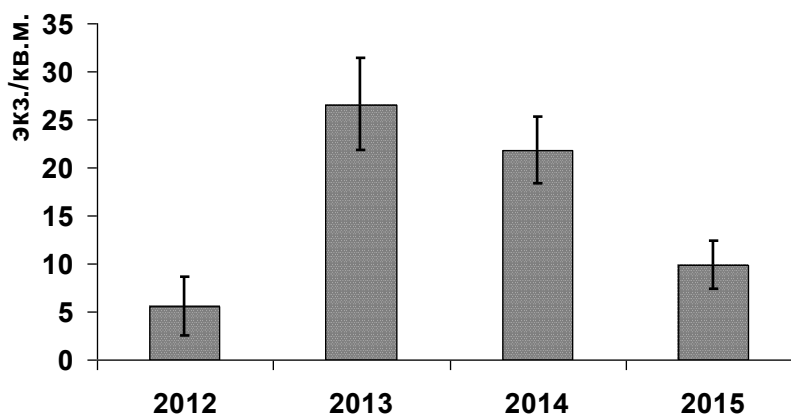


Рисунок 6. Средняя за сезон численность личинок стрекоз на контрольном участке оз. Фадиха, 2012–2015 гг. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения.

Установлена достоверная разница ($U=2,6-4,47$; $p=0,019-0,00038$) между среднегодовой численностью личинок стрекоз на разных участках (Рисунок 7). Так, в 2013 г. максимальная численность личинок стрекоз зарегистрирована в р. Каргат, а минимальная – на контрольном участке оз. Фадиха.

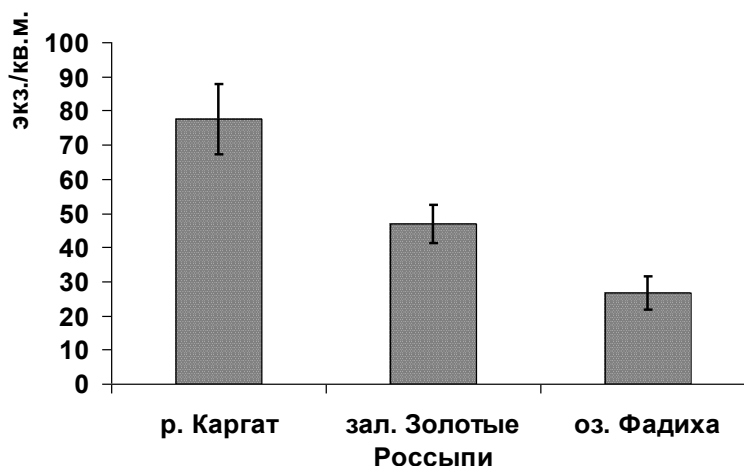


Рисунок 7. Среднегодовая численность личинок стрекоз на исследованных участках в бассейне оз. Чаны, 2013 г. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения.

Таким образом, на контрольных участках бассейна оз. Чаны обнаружены личинки девяти видов стрекоз, относящихся к обычным или массовым видам в районе исследования и предпочитающим мелкие хорошо прогреваемые водоемы. Сезонная динамика численности личинок стрекоз характеризуется двумя периодами спада, обусловленными их биологией – массовым вылетом имаго.

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

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

За период исследования в бассейне озера Чаны у большого болотного прудовика нами зарегистрированы партениты 17 видов трематод из 10 родов и шести семейств, у ушковых прудовиков – 10 видов трематод из семи родов и пяти семейств, у малого болотного прудовика – семь видов трематод пяти родов трех семейств:

Echinostomatidae Looss, 1902:

Echinoparyphium aconiatum Dietz, 1909 (большой болотный, малые болотные и ушковые прудовики),

E. recurvatum (Linstow, 1873) (большой болотный (единичный случай обнаружения), ушковые прудовики),

Echinostoma grandis Baschkirova, 1946 (большой болотный прудовик),

E. uralensis Skrjabin, 1915 (большой болотный прудовик),

Hypodereum conoideum (Bloch, 1872) (большой болотный прудовик),

Moliniella anceps (Molin, 1859) (большой болотный, малые болотные и ушковые прудовики);

Plagiorchiidae Lühe, 1901:

Plagiorchis elegans (Rudolphi, 1802) (большой болотный, малые болотные и ушковые прудовики),

P. multiglandularis (Semenov, 1927) (большой болотный, малые болотные и ушковые прудовики),

P. mutationis Рапова, 1927 (большой болотный, малые болотные и ушковые прудовики),

Opisthoglyphe ranae (Frohlich, 1791) (большой болотный, малые болотные и ушковые прудовики);

Notocotylidae Lühe, 1933: *Notocotylus* sp.; (большой болотный прудовик)

Diplostomatidae Poirier, 1886:

Diplostomum helveticum (Dubois, 1929) (большой болотный прудовик),

D. chromatophorum (Brown, 1931) (большой болотный и малые болотные прудовики),

D. volvens Nordmann, 1832 (большой болотный прудовик),

D. spathaceum (Rudolphi, 1819) (большой болотный прудовик);

Diplostomum sp. (ушковые прудовики).

Strigeidae Railliet, 1919:

Cotylurus cornutus (Rudolphi, 1809) (большой болотный и ушковые прудовики);

Schistosomatidae Looss, 1899:

Trichobilharzia szidati Neuhaus, 1952 (большой болотный прудовик);

Schistosomatidae gen. sp. (ушковые прудовики).

Общая характеристика зараженности отдельных групп моллюсков рода Lymnaea партеногенетическими поколениями трематод

Экстенсивность инвазии большого болотного прудовика в целом партеногенетическими личинками трематод на р. Каргат варьировала в отдельные годы между 13 и 22%, в зал. Золотые Россыпи между 4,5 и 42,0%, и на оз. Фадиха от 11 до 31%. Основная доля (процент зараженных особей партенитами конкретного семейства трематод от всех зараженных партенитами моллюсков) в сообществе партенит, ассоциированная с *L. stagnalis*, приходилась на два семейства: сем. Plagiorchiidae (56%, 71% и 52% соответственно в оз. Фадиха, р. Каргат и в зал. Золотые Россыпи) и сем. Echinostomatidae (30%, 24%, 27% соответственно в оз. Фадиха, р. Каргат, зал. Золотые Россыпи). На долю трематод остальных семейств (Notocotylidae, Diplostomatidae, Strigeidae,

Schistosomatidae) приходилось 14%, 5% и 21%, соответственно на контрольных участках в приустьевой зоне р. Каргат, тростниковой зоне проточного оз. Фадиха и зал. Золотые Россыпи.

Экстенсивность заражения ушковых прудовиков всеми зарегистрированными видами партенит трематод на р. Каргат изменялась в годы исследования в пределах 3–12%, в зал. Золотые Россыпи 1,0–5,6% и на оз. Фадиха 1–11%. Наибольшая доля в компонентном сообществе партенит приходилась на трематод семейств Plagiorchiidae и Echinostomatidae: 53 и 35% в устье р. Каргат, 59 и 33% в зал. Золотые Россыпи и 45 и 30% на оз. Фадиха, что согласуется с ранее полученными нами результатами для 2008 и 2009 гг. (Растяженко, Юрлова, 2012б).

Экстенсивность инвазии малых болотных прудовиков партенитами всех обнаруженных видов трематод на р. Каргат изменялась в разные годы в диапазоне 3–66%, в зал. Золотые Россыпи 15–22% и на оз. Фадиха 0–7%. Доля моллюсков, зараженных трематодами семейств Plagiorchiidae и Echinostomatidae также превышала долю моллюсков, зараженных трематодами из остальных семейств. На оз. Фадиха отмечено 54 и 46%, в устье р. Каргат 82 и 13% и в зал. Золотые Россыпи 77 и 17% представителей сем. Plagiorchiidae и сем. Echinostomatidae, соответственно.

Партениты трематод сем. Plagiorchiidae обнаруженные нами у большого болотного прудовика принадлежали к четырем видам (*P. elegans*, *P. multiglandularis*, *P. mutationis* и *O. ranae*), и были ранее отмечены у большого болотного прудовика из водоемов Азии (Белякова, 1981а, б), Западной и Восточной Европы (Фролова, 1975; Żbikowska et al., 2006; Faltýnková et al., 2007; Soldanova et al., 2010; Zhytova, 2010), Бурятии (Белякова, Тармаханов, 1985). Все указанные виды ранее зарегистрированы в бассейне озера Чаны (Юрлова, Водяницкая, 2008; Растяженко, Юрлова, 2013а). Выявленные нами партениты четырех видов трематод сем. Echinostomatidae (*E. aconiatum*, *E. recurvatum*, *M. anceps* и *H. conoideum*) ранее отмечены у *L. stagnalis* из водоемов Азии

(Белякова-Бутенко, 1971; Белякова, 1981а, б), Западной и Восточной Европы (Куприянова-Шахматова, 1961; Цукман, 1967; Фролова, 1975; Черногоренко, 1983; Loy and Haas, 2001; Faltýnková and Haas, 2006; Żbikowska et al., 2006; Faltýnková et al., 2007; Soldanova et al., 2010; Zhytova, 2010), в озерах среднего Прииртышья (Герасимова, 1969) и Бурятии (Тармаханов, 1985). Все указанные виды ранее зарегистрированы у *L. stagnalis* в бассейне озера Чаны (Юрлова, Водяницкая, 2008), исключением стал *E. grandis*, который в районе исследования впервые обнаружен у моллюска *L. stagnalis*.

Из четырех видов партенит трематод сем. Plagiorchiidae обнаруженных у ушковых прудовиков, три вида (*P. elegans*, *P. multiglandularis* и *O. ranae*) были зарегистрированы ранее у вышеуказанных прудовиков из водоемов Западной и Восточной Европы (Черногоренко, 1983; Faltýnková and Haas, 2006; Vaygynen et al., 2000; Soldanova et al., 2010), Бурятии (Белякова, Тармаханов, 1985), Камчатки (Буторина, Синебокова, 1987). Публикации по видовому составу партенит, паразитирующих у ушковых прудовиков в бассейне озера Чаны, практически отсутствуют, за исключением наших данных (Растяженко, Юрлова, 2012а, 2013б, 2014). Партениты *P. mutationis* впервые зарегистрированы нами у данной группы моллюсков. Из трех обнаруженных партенит трематод сем. Echinostomatidae, два вида (*E. aconiatum*, *E. recurvatum*) были ранее отмечены у ушковых прудовиков из водоемов Азии (Белякова-Бутенко, 1971), Западной и Восточной Европы (Фролова, 1975; Черногоренко, 1983; Toledo et al., 1998; Soldanova et al., 2010), озерах среднего Прииртышья (Герасимова, 1969) и Камчатки (Буторина, Синебокова, 1987). Имеются сведения о зараженности ушковых прудовиков в бассейне оз. Чаны партенитами *E. recurvatum* (Юрлова, Сербина, 1995), при этом публикаций о видовом составе партенит – отсутствуют. Партениты *M. anceps* впервые зарегистрированы нами у ушковых прудовиков.

Видовой состав трематод сем. Plagiorchiidae, выявленный нами у малых болотных прудовиков, полностью совпадает с полученным ранее для района исследования (Водяницкая, Юрлова, 2013). Виды *P. elegans*, *P. multiglandularis*

зарегистрированы также в водоемах Казахстана и Южной Карелии (Белякова 1981а, б; Фролова, 1975). Партениты двух видов трематод сем. Echinostomatidae (*E. aconiatum*, *M. anceps*), зарегистрированные нами у моллюска *L. saridalensis*, были обнаружены ранее в районе исследования (Водяницкая, Юрлова, 2013). Также оба вышеуказанных вида зарегистрированы в водоемах Германии, Казахстана, Среднего Поволжья, дельты р. Волга, Днепре (Куприянова-Шахматова, 1961; Гинецинская, Добровольский, 1962; Белякова 1981а, б; Черногоренко, 1983; Faltýnková & Naas, 2006).

В результате выполненного исследования установлено, что компонентное сообщество партенит трематод, развивающихся в моллюсках р. *Lymnaea* в пресноводных экосистемах бассейна оз. Чаны, включает 17 видов, кроме того, два вида были определены до рода и один до семейства. В сообществе партенит, ассоциированных с моллюсками р. *Lymnaea* основную долю (процент зараженных особей партенитами конкретного семейства трематод от всех зараженных партенитами моллюсков) составляют представители семейств Plagiorchiidae и Echinostomatidae.

Встречаемость в исследованных выборках моллюсков р. Lymnaea партенит и церкарий трематод отдельных видов семейств Plagiorchiidae и Echinostomatidae

Нами рассчитана встречаемость партенит и церкарий отдельных видов трематод сем. Plagiorchiidae и Echinostomatidae в исследованных выборках моллюсков рода *Lymnaea* за период 2010–2015 гг, на каждом из трех контрольных участков в бассейне оз. Чаны.

Все четыре вида сем. Plagiorchiidae, зарегистрированные нами у большого болотного прудовика, были найдены на всех трех исследованных участках. По характеру встречаемости зарегистрированные виды трематод сем. Plagiorchiidae мы объединяем в две группы: постоянно встречающиеся в течение периода исследования и эпизодически встречающиеся. К постоянно встречающимся

видам, зарегистрированным более чем в 20% выборок на каждом из трех участках были отнесены *P. elegans* и *P. multiglandularis*, к редко встречающимся ($\leq 20\%$) – *P. mutationis* и *O. ranae* (Таблица 6).

Таблица 6. Встречаемость партенит и церкарий отдельных видов трематод сем. Plagiorchiidae в выборках моллюсков рода *Lymnaea*, исследованных в 2010-2015 гг., % от общего количества исследованных выборок (n).

Виды партенит и церкарий	Оз. Фадиха			Р. Каргат			Зал. Золотые Россыпи		
	<i>L. stagnalis</i> n=36	Ушковые прудовики n=54	Малый болотный прудовик n=36	<i>L. stagnalis</i> n=54	Ушковые прудовики n=54	Малый болотный прудовик n=54	<i>L. stagnalis</i> n=36	Ушковые прудовики n=45	Малый болотный прудовик n=18
<i>P. elegans</i>	39	4	6	33	4	17	22	0	28
<i>P. multiglandularis</i>	58	4	3	28	0	13	36	7	28
<i>P. mutationis</i>	10	17	0	4	9	7	3	2	22
<i>O. ranae</i>	10	0	0	4	2	2	3	0	6

Все 4 вида партенит и церкарий трематод сем. Plagiorchiidae, обнаруженные у ушковых прудовиков на всех участках встречались редко.

У малого болотного прудовика каждый из четырех обнаруженных видов как на оз. Фадиха, так и в р. Каргат относился к редко встречающимся; на контрольном участке в зал. Золотые Россыпи к часто встречающимся видам относились *P. elegans*, *P. multiglandularis* и *P. mutationis*, а *O. ranae* встречался редко. По ранее полученным данными (Водяницкая, Юрлова, 2013) встречаемость плагиорхид в выборках малых болотных прудовиков варьировала в пределах 40–46% на контрольных участках в оз. Фадиха и на р. Каргат, а также 33–40% в заливе Золотые Россыпи.

Полученные данные показали, что партениты *P. multiglandularis* и *P. elegans* встречаются преимущественно у большого болотного прудовика, партениты *P. mutationis* у ушковых прудовиков в зал. Золотые Россыпи, а *O.*

ranae – редко встречающийся вид у всех исследованных групп прудовиков на всех участках.

Рассчитана доля выборок с наличием партенит и церкарий конкретного вида трематод от общего числа выборок партенит и церкарий отдельных видов трематод сем. Echinostomatidae, развивающихся в моллюсках р. *Lymnaea* на каждом из контрольных участков бассейна оз. Чаны, собранных с июня по август 2010–2015 гг.

За период исследования у большого болотного прудовика зарегистрированы партениты шести видов трематод сем. Echinostomatidae. Один вид – *E. aconiatum* встречался на всех контрольных участках (Таблица 7). К постоянно встречающемуся виду на всех трех участках относится только *E. aconiatum*; встречаемость партенит и церкарий остальных зарегистрированных видов трематод сем. Echinostomatidae не превышала 15%.

Таблица 7. Встречаемость партенит и церкарий отдельных видов трематод сем. Echinostomatidae в выборках моллюсков рода *Lymnaea*, исследованных в 2010-2015 гг., % от общего количества исследованных выборок (n).

Виды партенит и церкарий	Оз. Фадиха			Р. Каргат			Зал. Золотые Россыпи		
	<i>L. stagnalis</i> n=54	<i>L. группы Peregriana–Radix</i> n=54	<i>L. группы palustris</i> n=27	<i>L. stagnalis</i> n=54	<i>L. группы Peregriana–Radix</i> n=54	<i>L. группы palustris</i> n=36	<i>L. stagnalis</i> n=36	<i>L. группы Peregriana–Radix</i> n=36	<i>L. группы palustris</i> n=18
<i>E. aconiatum</i>	67	4	7	28	2	11	19	3	28
<i>E. recurvatum</i>	2	9	0	0	11	0	0	14	0
<i>E. grandis</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>E. uralense</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>H. conoideum</i>	7	0	0	6	0	0	0	0	0
<i>M. anceps</i>	15	2	7	11	2	6	0	0	6

Из трех зарегистрированных видов эхиностоматид у ушковых прудовиков чаще встречался *E. recurvatum* (доля от исследованных выборок составила 9–14%), специфическим хозяином для которого и служат ушковые прудовики. Встречаемость остальных двух видов, *E. aconiatum* и *M. anceps*, была крайне низкой.

У малых болотных прудовиков практически все обнаруженные виды партенит встречались редко, исключение составил лишь *E. aconiatum* – в зал. Золотые Россыпи. Согласно ранее полученным данным (Водяницкая, Юрлова, 2013), встречаемость эхиностоматид в выборках малых болотных прудовиков на трех исследуемых контрольных участках составила 33–40% на контрольном участке оз. Фадиха, 33–53% на р. Каргат и 27–40% в заливе Золотые Россыпи.

Таким образом, нами установлено, что партениты *E. aconiatum* встречаются преимущественно у большого болотного прудовика на всех участках и у малых болотных прудовиков в зал. Золотые Россыпи; остальные виды зарегистрированных эхиностоматид встречались редко у всех исследуемых групп прудовиков на всех контрольных участках.

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

В рамках изучения трансмиссивных процессов в системе «моллюск–трематода» в конкретной экосистеме важны сведения по сезонным изменениям в зараженности моллюсков партенитами исследуемых видов трематод.

Сезонные изменения зараженности моллюсков партенитами трематод семейств Plagiorchiidae и Echinostomatidae проанализированы на примере массовых представителей этих семейств – *P. multiglandularis*, *P. elegans*, ассоциированных с большим болотным прудовиком, а также *E. recurvatum* у ушковых прудовиков. Сезонные изменения прослежены по материалам ежедекадных сборов моллюсков, проведенных в 2014–2015 гг. на трех

контрольных участках (оз. Фадиха, приустьевый участок р. Каргат, залив оз. М. Чаны – Золотые Россыпи).

Трематоды семейства Plagiorchiidae

Партениты *P. multiglandularis*

Сезонные изменения экстенсивности инвазии (ЭИ) моллюсков партенитами *P. multiglandularis* рассмотрены на примере 2014 г. и 2015 г.

В 2014 г. на оз. Фадиха и в р. Каргат партенитами *P. multiglandularis* были заражены только большой болотный прудовик. В зал. Золотые Россыпи в трансмиссии партенит *P. multiglandularis* участвовали все три группы лимнейд (Рисунок 8), однако основной вклад в поддержание популяции внес большой болотный прудовик.

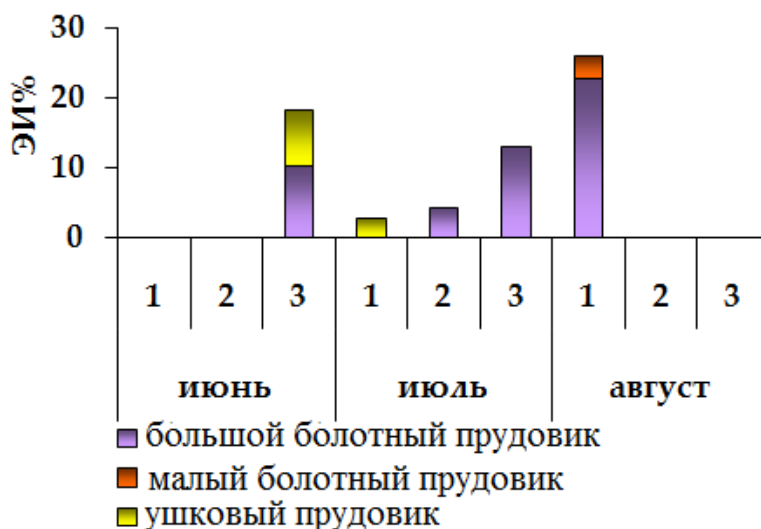


Рисунок 8. Сезонные изменения ЭИ моллюсков р. *Lymnaea* партенитами трематоды *P. multiglandularis* в зал. Золотые Россыпи, 2014 г.

В 2015 г., как и в 2014 г., на оз. Фадиха партениты *P. multiglandularis* были зарегистрированы только у большого болотного прудовика. В р. Каргат в трансмиссии церкарий *P. multiglandularis* на протяжении всего трансмиссивного периода также участвовал большой болотный прудовик, а лишь со второй декады августа также стали регистрироваться малые болотные прудовики, ЭИ которых не превышала $3,3 \pm 3,3\%$ (Рисунок 9а). В зал. Золотые Россыпи, в 2015 г.,

как и в 2014 г. партениты *P. multiglandularis* зарегистрированы у всех исследуемых групп лимнеид (Рисунок 9б). На протяжении трансмиссивного периода основной вклад в поддержание популяции партенит *P. multiglandularis* вносили большой болотный и малые болотные прудовики. Ушковые прудовики, зараженные партенитами *P. multiglandularis*, на вышеуказанном участке зарегистрированы только в середине июня.

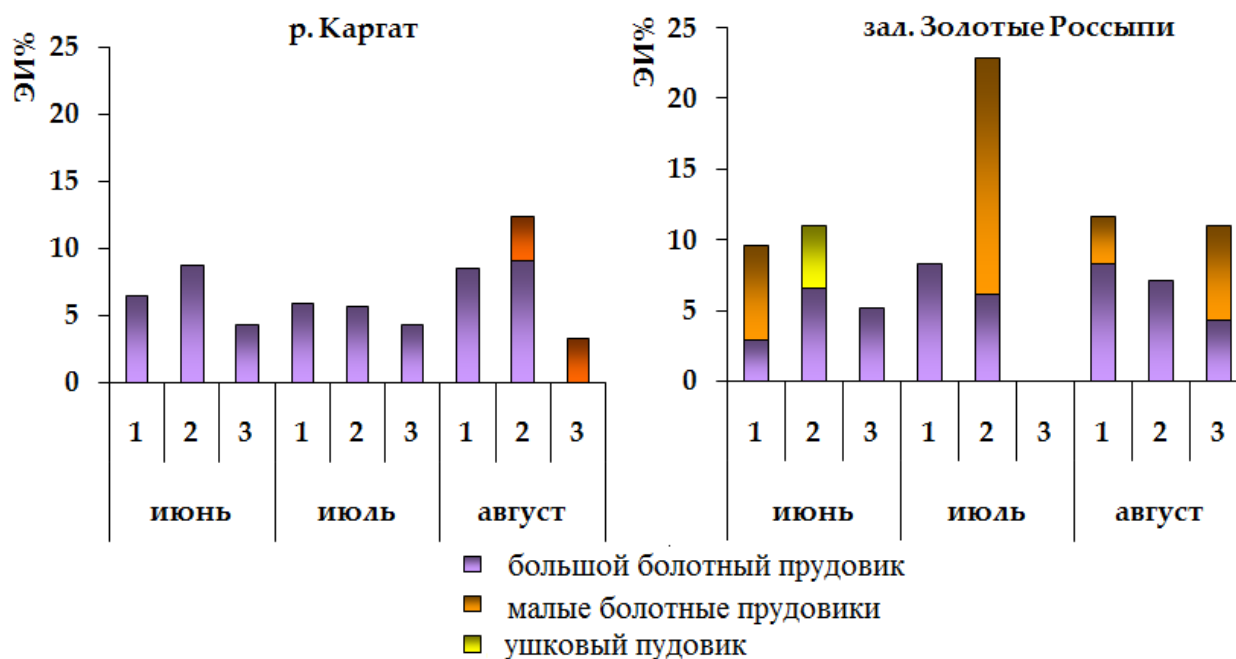


Рисунок 9. Сезонные изменения ЭИ моллюсков р. *Lymnaea* партенитами трематоды *P. multiglandularis*, 2015 г.

Сезонные изменения экстенсивности инвазии моллюсков партенитами *P. multiglandularis* рассмотрим на примере большого болотного прудовика (*L. stagnalis*) как основного их хозяина.

В 2014 г. на оз. Фадиха ход сезонной динамики зараженности моллюсков *L. stagnalis* партенитами *P. multiglandularis* (Рисунок 10а) характеризовался двумя пиками – в середине июня и в начале августа. В р. Каргат моллюски *L. stagnalis*, зараженные партенитами *P. multiglandularis*, встречались лишь в первой половине августа (Рисунок 10б). Отсутствие партенит *P. multiglandularis* на данном участке в июне–августе обусловлено, вероятно, низкой плотностью популяции моллюсков в этот период (<4 экз./м²). Ход сезонной динамики

зараженности моллюсков *L. stagnalis* партенитами *P. multiglandularis* в зал. Золотые Россыпи (Рисунок 10в) был схож с таковым на оз. Фадиха, только первый пик сдвинут на одну декаду вперед (конец июня), второй пик также приходился на начало августа.

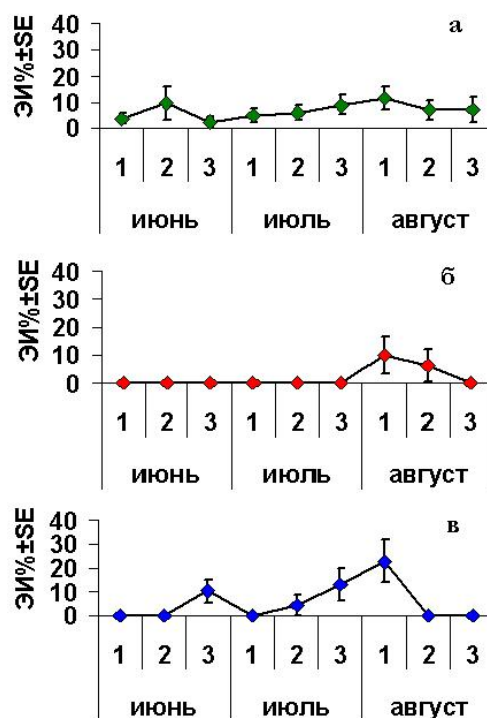


Рисунок 10. Сезонные изменения ЭИ моллюсков *L. stagnalis* партенитами трематоды *P. multiglandularis* в 2014 г. на контрольных участках оз. Фадиха (а), р.Каргат (б), зал. Золотые Россыпи (в), %. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения.

В 2015 г. на оз. Фадиха в сезонной динамике зараженности моллюсков *L. stagnalis* партенитами *P. multiglandularis* (Рисунок 11а) зарегистрировано два пика: первый пик – начало июля, второй – начало августа. Ход сезонной динамики зараженности моллюсков в р. Каргат также характеризовался двувёршинной кривой: первый пик зарегистрирован чуть раньше, чем в оз. Фадиха – в середине июня, второй чуть позже – в середине августа (Рисунок 11б). В зал. Золотые Россыпи, как и на оз. Фадиха, первый пик зараженности моллюсков *L. stagnalis* партенитами *P. multiglandularis* наблюдался в начале июля, второй – в начале августа (Рисунок 11в).

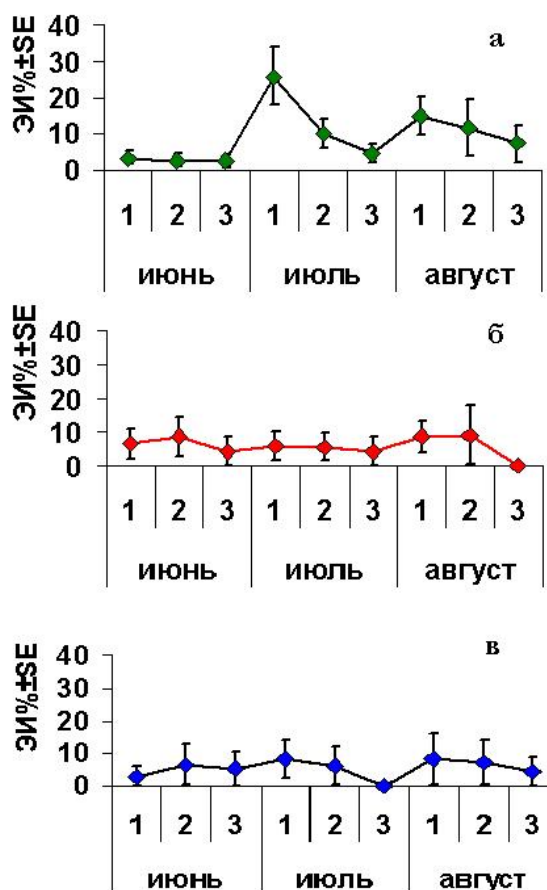


Рисунок 11. Сезонные изменения ЭИ моллюсков *L. stagnalis* партенитами трематоды *P. multiglandularis* в 2015 г. на контрольных участках оз. Фадиха (а), р. Каргат (б), зал. Золотые Россыпи (в), %. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения.

Партениты *P. elegans*

В 2014 г. на оз. Фадиха и в зал. Золотые Россыпи партениты *P. elegans* зарегистрированы у большого болотного и малых болотных прудовиков, на р. Каргат – только у малых болотных прудовиков (Рисунок 12). Встречаемость зараженных особей и той, и другой группы прудовиков на всех участках была крайне низкой (1–2 декады из 9 исследованных). Стоит отметить, что большой болотный прудовик поддерживал популяцию партенит *P. elegans* в начале сезона (июнь), а малые болотные прудовики – в основном во второй половине сезона (конец июля–август). Среднедекадные показатели экстенсивности инвазии моллюсков отдельных групп на конкретных участках в основном не превышала 5,0% ($U < 2$; $p > 0,05$). Низкая зараженность прудовиков партенитами *P. elegans* и

встречаемость этого вида в 2014 г. на исследуемых участках, вероятно, связаны с низким поступлением инвазионного начала (яиц) данного вида трематод в экосистему, поскольку влияния других значимых факторов, в частности, плотности промежуточных хозяев на зараженность прудовиков обнаружено не было ($U < 0,25$; $p > 0,5$).



Рисунок 12. Сезонные изменения ЭИ моллюсков р. *Lymnaea* партенитами *P. elegans*, 2014 г. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения.

В 2015 г. на оз. Фадиха на протяжении всего летнего сезона популяция партенит *P. elegans* была ассоциирована в основном с большим болотным прудовиком; малые болотные прудовики, как и ушковые, внесли существенный вклад в поддержание популяции паразита лишь в конце сезона (Рисунок 13а). На р. Каргат в распространении церкарий трематод *P. elegans* в этот год в основном участвовал большой болотный прудовик (Рисунок 13б). В зал. Золотые Россыпи наряду с большим болотным прудовиком партенитами *P. elegans* были заражены и малые болотные (Рисунок 13в).

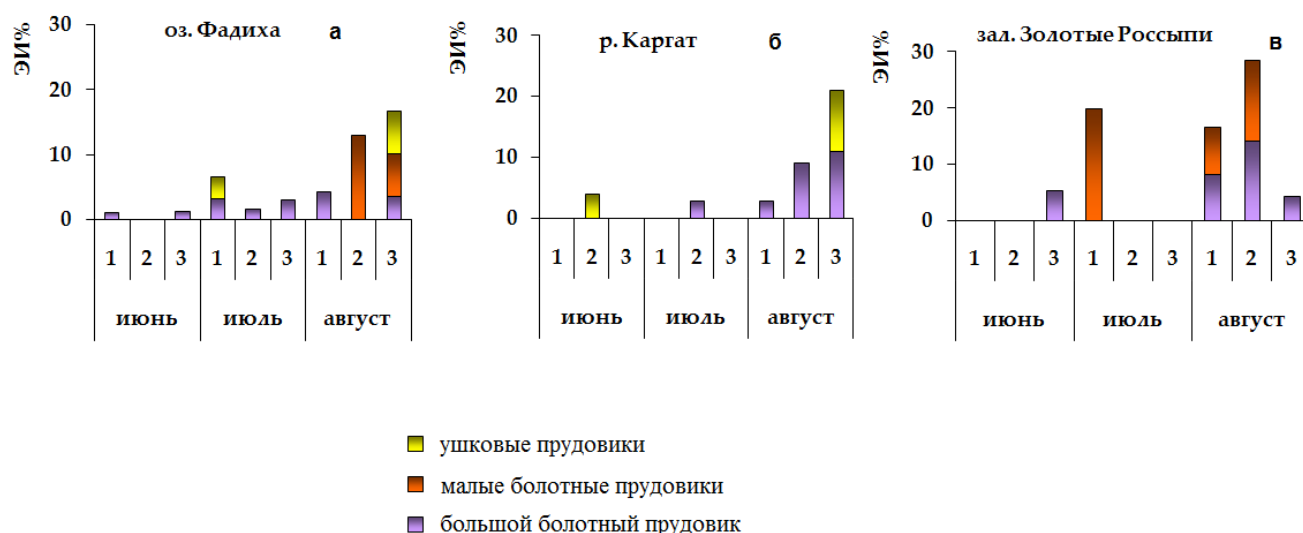


Рисунок 13. Сезонные изменения ЭИ моллюсков р. *Lymnaea* партенитами *P. elegans*, 2015 г.

Как и в случае с *P. multiglandularis*, основной вклад в поддержание популяции партенит *P. elegans* вносил большой болотный прудовик (*L. stagnalis*), поэтому сезонная динамика партенит данного вида трематод рассмотрена на примере системы «*P. elegans*–*L. stagnalis*» в 2015 г. (Рисунок 14а-в).

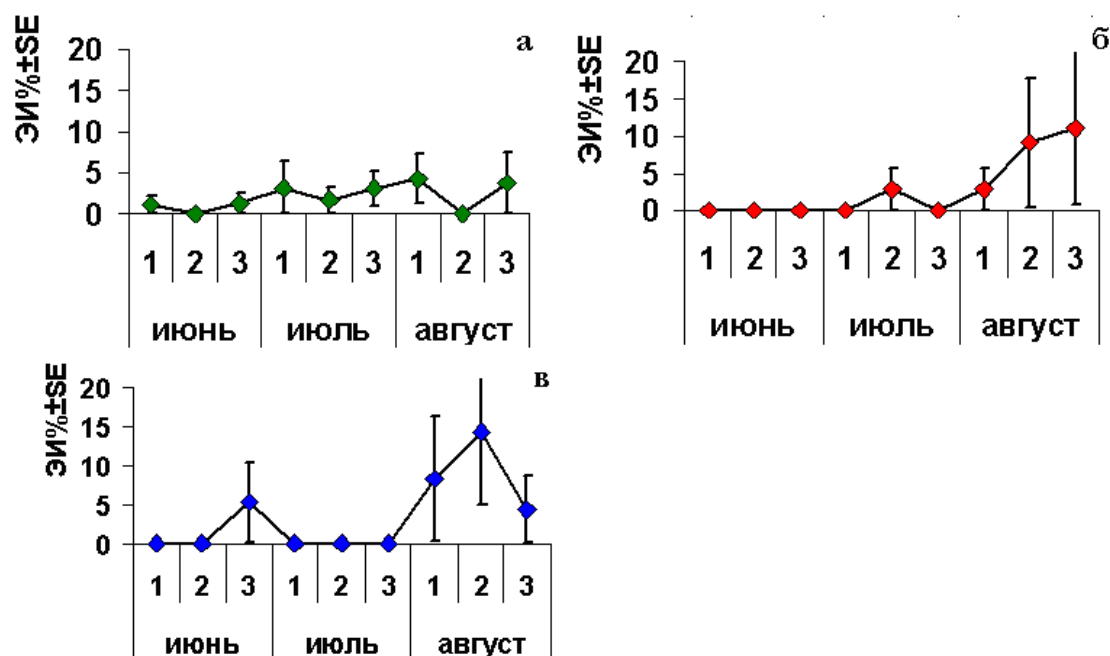


Рисунок 14. Сезонные изменения ЭИ моллюсков *L. stagnalis* партенитами трематоды *P. elegans* в 2015 г. на контрольных участках оз. Фадиха (а), р. Каргат (б), зал. Золотые Россыпи (в), %. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения.

В 2015 г. на оз. Фадиха в сезонной динамике зараженности моллюсков *L. stagnalis* партенитами *P. elegans* зарегистрировано три пика: первый – в начале июля, второй – в начале августа, третий пик зараженности зарегистрирован в конце августа (Рисунок 14а). В р. Каргат первые зараженные партенитами *P. elegans* моллюски обнаружены в середине июля и с этого периода до конца августа наблюдался рост зараженности прудовиков данным видом трематоды (Рисунок 14б). Ход сезонной динамики зараженности моллюсков партенитами *P. elegans* в зал. Золотые Россыпи характеризовался двумя пиками – в конце июня и в середине августа (Рисунок 14в).

Таким образом, установлено, что в поддержании стабильного существования популяции партенит р. *Plagiorchis*, в частности *P. multiglandularis* и *P. elegans*, в уловиях Чановской водной системы в основном участвует большой болотный прудовик. Для сезонной динамики зараженности партенитами *P. multiglandularis* и *P. elegans* в исследуемой Чановской водной системе характерны два пика: конец июня/начало июля и начало/середина августа. Эти пики обусловлены биологией самих трематод: в условиях Чановской водной системы трематодам свойственны две генерации церкарий – прошлогодняя, которая обеспечивает первый пик, и текущая, обеспечивающая второй пик зараженности моллюсков. Кроме того, для вышеуказанных видов партенит характерен выраженный спад зараженности моллюсков *L. stagnalis* в середине/конце июля, обусловленный естественной гибелью старых особей, которые являются основными носителями зрелых партенит.

Трематоды семейства Echinostomatidae

Партениты E. recurvatum

Партениты *E. recurvatum* в районе исследования в 2012–2015 гг. зарегистрированы нами у ушковых прудовиков в основном в июне–начале июля. Партениты *E. recurvatum* в районе исследования в 2012–2015 гг. зарегистрированы нами у ушковых прудовиков. Моллюски, зараженные

партенитами *E. recurvatum*, встречались редко, в основном в первой половине сезона (июнь–начало июля). В 2012 г. ушковые прудовики, зараженные партенитами *E. recurvatum* были обнаружены на оз. Фадиха и в р. Каргат (Рисунок 15); в 2013 г. – на оз. Фадиха и в зал. Золотые Россыпи ($\text{ЭИ}=11,1\pm2,1$ и $17\pm5,6\%$). В 2014 г. зараженные особи были обнаружены только в зал. Золотые Россыпи во второй половине июня, экстенсивность инвазии не превышала 5%.

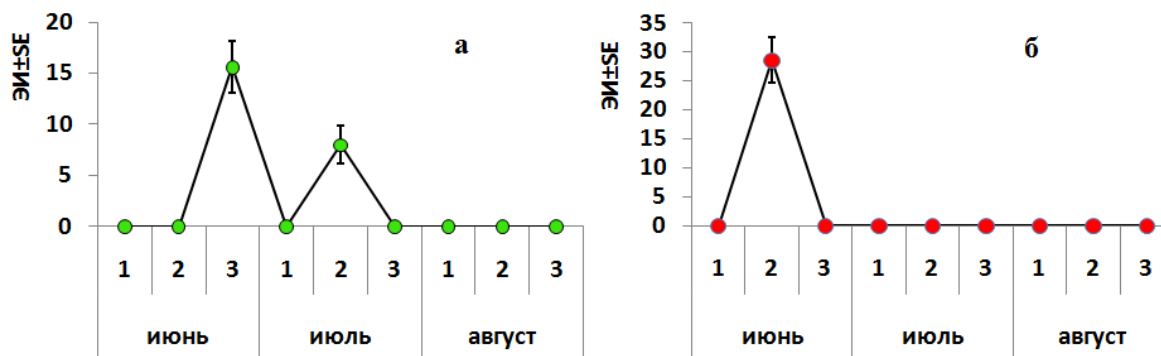


Рисунок 15. Сезонные изменения ЭИ ушковых прудовиков партенитами трематоды *E. recurvatum* в 2012 г на контрольных участках: оз. Фадиха (а), р. Каргат (б), %. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения.

В 2015 г., как и в 2014 г., в зал. Золотые Россыпи зараженные моллюски были обнаружены в июне (начало и конец июня) (Рисунок 16а–в). На оз. Фадиха в 2015 г. моллюски, зараженные партенитами *E. recurvatum*, встречались чуть позже, чем в заливе – в начале июля с экстенсивностью инвазии 6,6%. В р. Каргат моллюски, зараженные партенитами *E. recurvatum*, обнаружены в конце июня и начале июля с низкой экстенсивностью инвазии (менее чем по 3,0%).

Таким образом, партениты *E. recurvatum* в экосистемах бассейна оз. Чаны ассоциированы только с ушковыми прудовиками и встречаются в основном в первой половине трансмиссивного периода (июнь–начало июля).

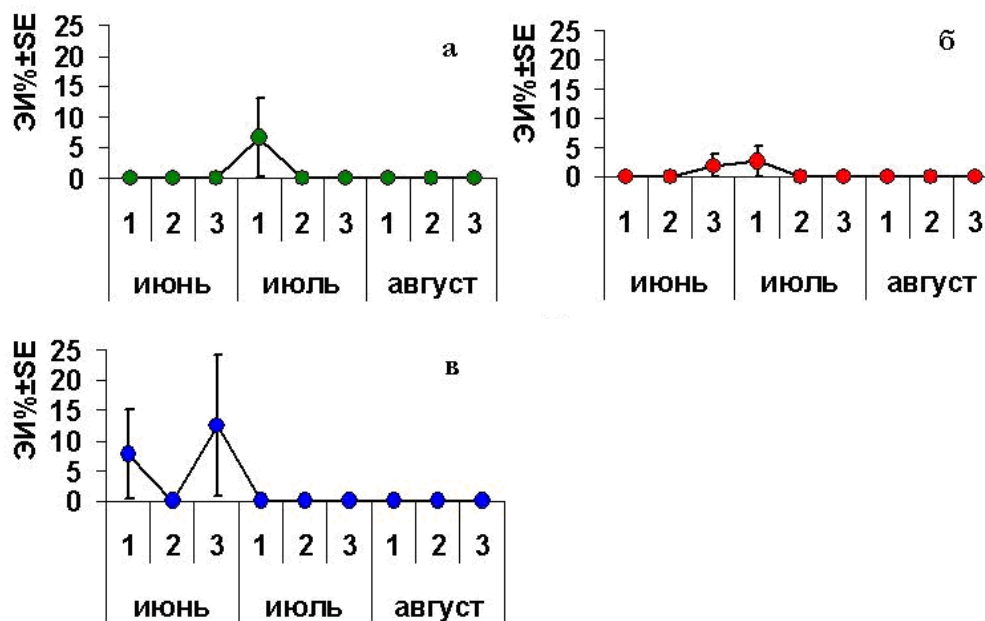


Рисунок 16. Сезонные изменения ЭИ ушковых прудовиков партенитами трематоды *E. recurvatum* в 2015 г. на контрольных участках оз. Фадиха (а), р. Каргат (б), зал. Золотые Россыпи (в), %. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения.

При анализе сезонной зараженности моллюсков партенитами трематод сем. Plagiorchiidae в условиях Чановской водной системы нами выявлены общие закономерности в их зараженности. Основной вклад в поддержание гемипопуляции партенит модельных видов трематод исследуемых семейств в течение трансмиссивного периода вносит большой болотный прудовик, меньший вклад принадлежит болотным и ушковым прудовикам. Исключение составляют партениты трематоды *E. recurvatum*, которые в районе исследования ассоциированы только с ушковыми прудовиками. Ход сезонной динамики зараженности прудовиков партенитами исследуемых видов трематод выражается двувёршинной кривой с первым пиком в первой половине лета и вторым – в конце лета, что обусловлено как биологией самих партенит (разные генерации), так и биологией моллюсков-хозяев (естественная гибель старшевозрастных высокзараженных особей в середине лета).

4.3. Зараженность моллюсков партенитами трематод в связи с факторами среды

Заражение первых промежуточных хозяев трематодами семейств (Echinostomatidae и Plagiorchiidae) происходит различными способами: у эхиностоматид созревание яиц проходит во внешней среде, и мирацидии выходят из яйца в воду, где активно проникают в моллюска-хозяина, в то время как у плагиорхид мирацидий развивается в яйце, и заражение хозяина происходит пассивно при заглатывании яйца моллюском. Однако независимо от пути проникновения в хозяина заражение хозяев партенитами трематод зависит от ряда абиотических и биотических факторов. К наиболее существенным абиотическим факторам относятся особенности станции обитания хозяев (глубина и размеры водоема, характер грунта и движение воды), к биотическим – плотность и размерно-возрастная структура популяции потенциальных хозяев, обилие и характер растительности (Гинецинская, 1968). Эти факторы тесно взаимосвязаны, что затрудняет разграничение степени их влияния.

В водоемах с высокой проточностью экстенсивность заражения моллюсков, как правило, ниже, чем в водоемах с низкой проточностью (Куприянова-Шахматова, 1961; Гинецинская, 1968). Исследуемые участки, расположенные в прибрежных зарослях макрофитов, характеризуются малой проточностью, что способствует контакту яиц / мирацидиев с хозяином-моллюском и подтверждается достаточно высоким процентом зараженности прудовиков партенитами трематод в местах исследования (зараженность партенитами трематод отдельных видов моллюсков на отдельных участках достигала 50%) (Водяницкая, Юрлова, 2013; Растяженко, Юрлова, 2013а, б; Растяженко, Юрлова, 2015а;). Кроме того, на исследуемых участках отсутствует прибой (Воронцов, 1982), что также увеличивает шансы на заражение трематодами первых промежуточных хозяев.

Нами проанализирована связь зараженности моллюсков партенитами трематод с факторами среды на контрольных участках. В первую очередь рассмотрен биотический фактор – численность моллюсков. По нашим данным, зараженность прудовиков партенитами как редиоидных (сем. Echinostomatidae), так и спороцистоидных (сем. Plagiorchiidae) трематод в районе исследования напрямую связана с численностью моллюска-хозяина в предшествующий месяц ($r=0,7-0,8$; $p<0,05$) (Рисунок 1) – после попадания яйца/мирацидия в тело хозяина до появления первых церкарий должно пройти около одного месяца (Гинецинская, 1968). Подобная зависимость нами выявлена на всех исследованных участках (Рисунок 17). (Растяженко, Юрлова, 2013а, б).

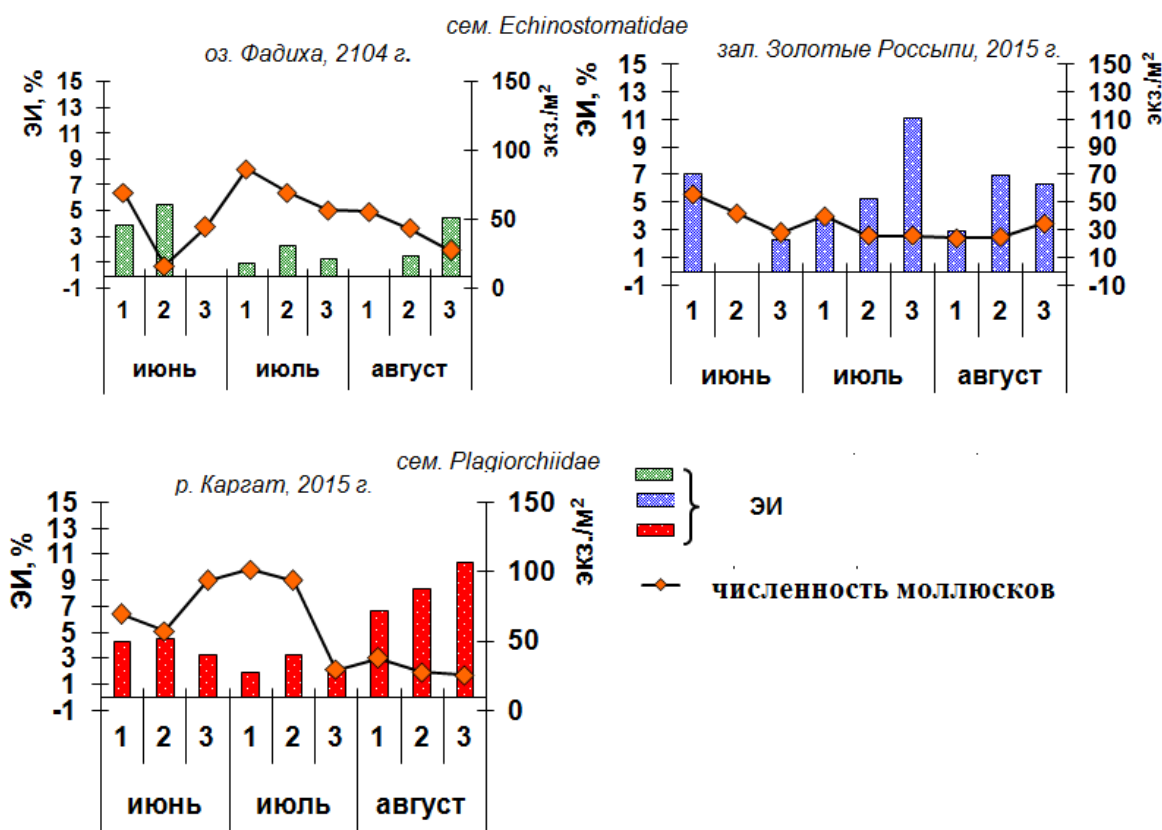


Рисунок 17. Связь зараженности партенитами трематод с численностью моллюсков р. *Лутнаеа* в бассейне оз. Чаны.

Далее нами изучена связь зараженности моллюсков партенитами трематод с абиотическими факторами. Большое влияние на заражение моллюсков

партенитами трематод оказывает температура среды (воды), как в случае активного, экз./м² так и пассивного заражения хозяина, поскольку она оказывает огромное влияние как на созревание яиц, так на и развитие мирацидов (Куприянова-Шахматова, 1961). На исследуемых участках бассейна оз. Чаны в разные годы среднесуточная температура воды колебалась в пределах от +11,3 до +28,2 °С. Установлена прямая зависимость зараженности моллюсков партенитами трематод как сем. Echinostomatidae ($r>0,7$; $p<0,05$), так и сем. Plagiorchiidae ($r=0,65$; $p=0,053$) от температуры воды в предшествующие 20–30 дней (Рисунок 18), что подтверждает полученные ранее данные (Растяженко, Юрлова, 2013а).

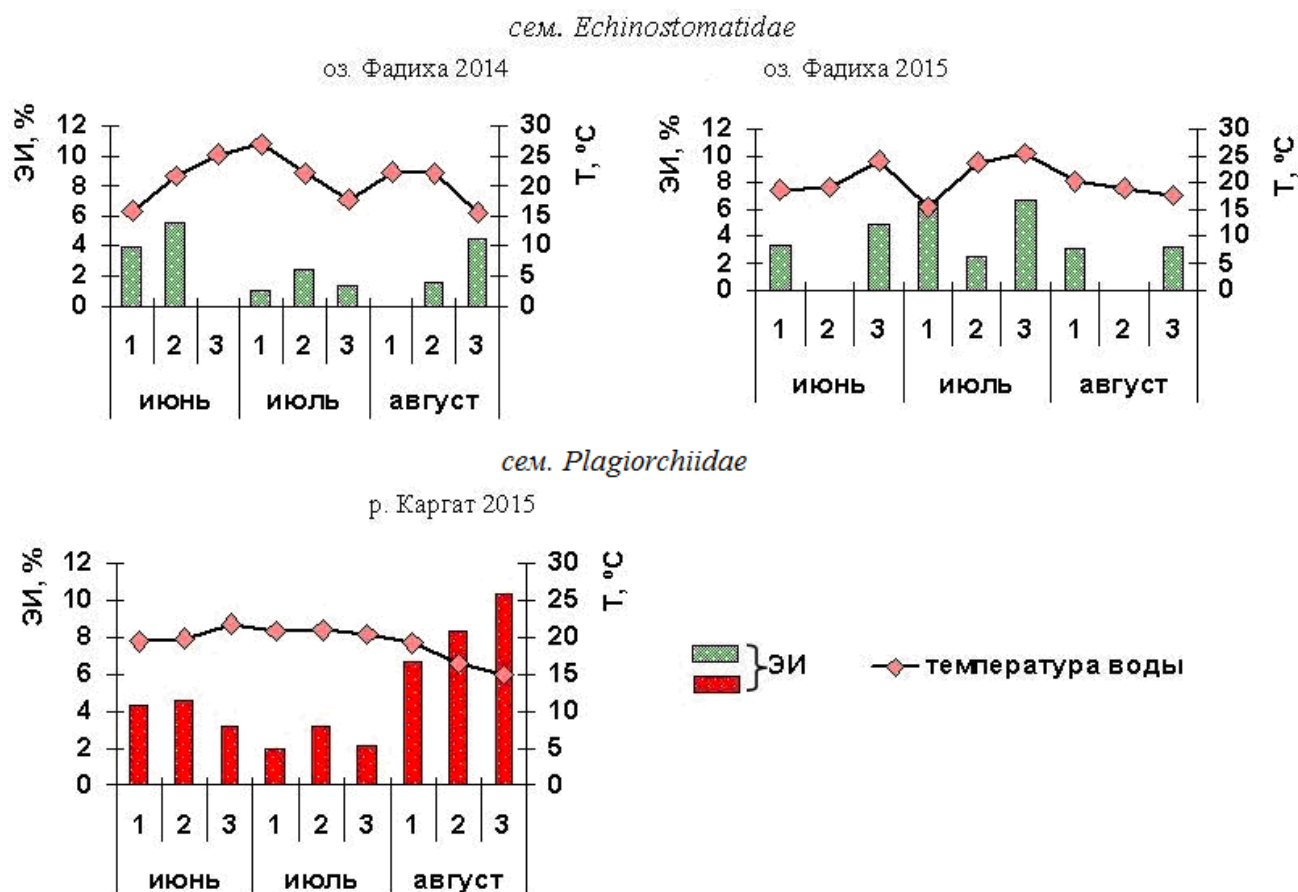


Рисунок 18. Связь зараженности моллюсков р. *Lymnaea* партенитами трематод сем. Echinostomatidae и сем. Plagiorchiidae с температурой воды.

Между сезонными изменениями минерализации воды на конкретном участке и зараженностью моллюсков партенитами не выявлено связи ($0,5 < r < 0,7$).

0,5; $p > 0,05$). В литературе имеются сведения, что суточные перепады солености при небольших амплитудах положительно влияют на состояние самих моллюсков – ускоряют их рост, снижают смертность, а также повышают их плодовитость (Константинов и др., 2007).

Также не выявлена зависимость зараженности моллюсков партенитами изучаемых видов трематод с рН воды ($0,5 < r < -0,5$; $p < 0,05$); в некоторых случаях прослеживается тенденция увеличения зараженности моллюсков партенитами с повышением рН воды в предыдущий месяц, причем как спороцистоидными ($r = 0,6$; $p = 0,054$), так и редиоидными трематодами ($r = 0,68$; $p = 0,052$). (Рисунок 19). В литературе показано, что рН воды влияет на вылупление мирацидиев (Mattes, 1926 по Гинецинской, 1968), на эмбриональное и постэмбриональное развитие промежуточных хозяев трематод – прудовиков (Константинов и др., 2015).

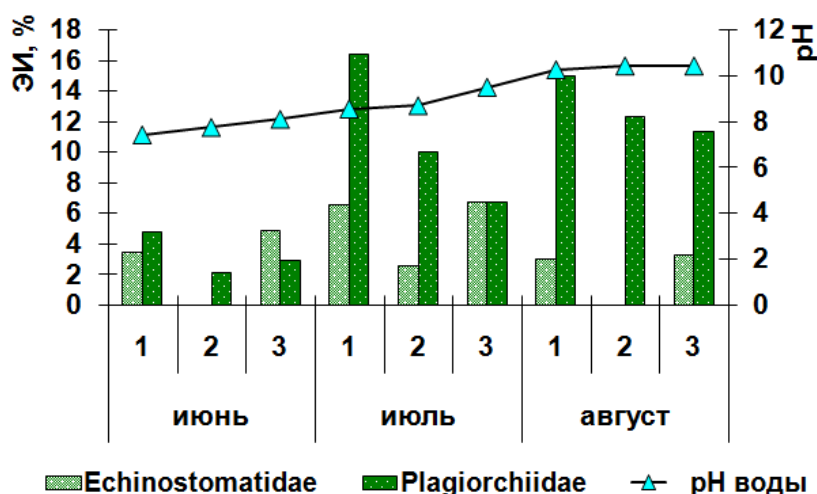


Рисунок 19. Зараженность моллюсков р. *Lymnaea* партенитами трематод и рН воды, оз. Фадиха, 2015.

В поверхностных водах в бассейне оз. Чаны содержание растворенного кислорода подвержено не только сезонным, а и значительным суточным колебаниям (0,009–7,900 мг/л). Поскольку этот показатель столь нестабилен даже в течение коротких промежутков времени – это не дает нам возможности определить степень влияния кислорода воды на зараженность моллюсков партенитами трематод. Однако установлено, что в условиях дефицита кислорода

происходит торможение в развитии яиц многих видов трематод (Campbell, 1961 и Griffiths, 1939 – по Гинецинской, 1968).

Выявленные связи зараженности моллюсков партенитами трематод с факторами среды были аналогичны на всех исследуемых участках. Объяснением служит схожесть участков: по химическому составу воды, грунту, растительности, наличию как промежуточных, так и окончательных хозяев. К тому же, значения изучаемых факторов находились в оптимальных границах обитания прудовиков – промежуточных хозяев личинок трематод. Логичным продолжением было исследование по изучению зараженности прудовиков партенитами трематод исследуемых видов на контрольных участках, в результате которого достоверных различий нами выявлено не было ($t > 1$; $p > 0,3$ и $t < 0,57$; $p > 0,57$, соответственно для сем. Echinostomatidae и сем. Plagiorchiidae).

Таким образом, анализ зараженности моллюсков – первых промежуточных хозяев трематод в пресноводных экосистемах озера Чаны показал высокую частоту встречаемости (до 50%) партенит, что обусловлено как благоприятными условиями внешней среды для развития промежуточных хозяев и развивающихся в них партеногенетических личинок трематод, так и наличием окончательных хозяев – источника инвазионного начала – яиц трематод. Основными факторами, определяющими зараженность моллюсков партенитами трематод исследованных видов, являются плотность и возрастная структура популяции моллюсков-хозяев, температурный режим воды.

4.4. Межгодовая динамика зараженности моллюсков партенитами трематод

Межгодовая динамика зараженности первых промежуточных хозяев модельными видами трематод сем. Plagiorchiidae и сем. Echinostomatidae прослежена с 2010 г. по 2015 г. на трех контрольных участках.

Среднесезонная зараженность прудовиков партенитами трематоды семейства рассмотрена на примере двух видов: *P. multiglandularis* и *P. elegans*.

Партениты *P. multiglandularis*

На оз. Фадиха зараженность малых болотных и ушковых прудовиков партенитами *P. multiglandularis* изучалась нами с 2010 по 2015 гг., а большого болотного – с 2012 по 2015 гг. Итак, на оз. Фадиха среднесезонная зараженность большого болотного прудовика партенитами имела тенденцию увеличения с 2012 к 2015 г. (Рисунок 20а). Партениты данного вида трематоды у малых болотных прудовиков были зарегистрированы только в 2014 г. средняя за сезон ЭИ была ниже 1%. Ушковые прудовики, зараженные партенитами, встречены нами в 2012–2013 гг. среднесезонная зараженность моллюсков составила менее 2%.

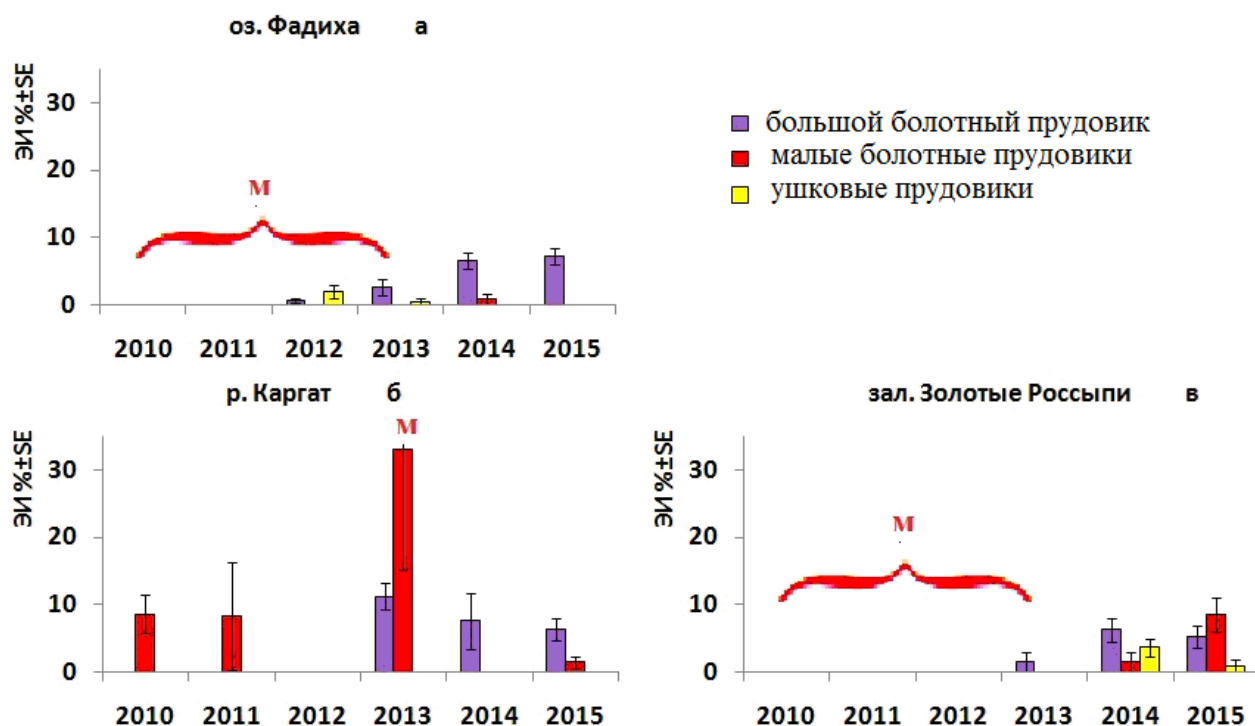


Рисунок. 20. Межгодовые изменения зараженности моллюсков рода *Lymnaea* партенитами *P. multiglandularis* в бассейне Чаны, 2010–2015 гг. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения.

Примечание: м – малая выборка малых болотных прудовиков (менее 10 экз).

На р. Каргат зараженность исследуемых групп моллюсков рода *Lymnaea* партенитами *P. multiglandularis* изучалась с 2010 по 2015 гг. (Рисунок 20б).

Зараженные особи большого болотного прудовика начали фиксироваться с 2013 г. с последующим плавным снижением экстенсивности инвазии к 2015 г. ($U < 2$; $p > 0,05$). Малые болотные прудовики, зараженные партенитами, встречены в 2010–2011 г., 2013 г. и 2015 г. Минимальное значение среднесезонной ЭИ зафиксировано в 2015 г. ($1,4 \pm 0,9\%$), максимальное – в 2013 г. ($33,0 \pm 17,7\%$), но поскольку выборка моллюсков в последний год была низкой, мы не можем говорить о достоверности данного значения. У ушковых прудовиков на данном контрольном участке партениты *P.multiglandularis* не обнаружены.

В зал. Золотые Россыпи зараженность исследуемых групп партенитами *P.multiglandularis* изучалась с 2010 по 2015 гг. (Рисунок 20в). У большого болотного прудовика партениты зарегистрированы с 2013 по 2015 гг. Минимальная среднесезонная ЭИ моллюсков зафиксирована в 2013 г. ($1,5 \pm 1,5\%$) и была ниже, чем в последующие годы ($U > 2,0$; $p < 0,01$). У малых болотных прудовиков партениты зарегистрированы в 2014–2015 гг., среднесезонная зараженность возросла с 1,5 до 8,5%. Ушковые прудовики, зараженные партенитами, встречались на данном контрольном участке в 2014 и 2015 гг., среднесезонная зараженность составила 3,6 и 0,9% соответственно.

Партениты *P. elegans*

На оз. Фадиха зараженность малого болотного и ушковых прудовиков партенитами *P. elegans* изучалась нами с 2010 по 2015 гг., а большого болотного – с 2012 по 2015 гг. (Рисунок 21а). Моллюски *L. stagnalis* зараженные партенитами на данном участке обнаружены в 2012 г., 2014–2015 гг., среднесезонная зараженность в эти годы достоверно не отличалась ($U < 2$; $p > 0,05$) и не превышала 2,5%. Малые болотные прудовики, зараженные партенитами данного вида трематоды, зафиксированы нами лишь в 2015 г. со среднесезонной зараженностью $4,4 \pm 1,7\%$. Зараженные партенитами ушковые прудовики встречались лишь в последний год исследования, их среднесезонная зараженность составила $2,1 \pm 1,2\%$.

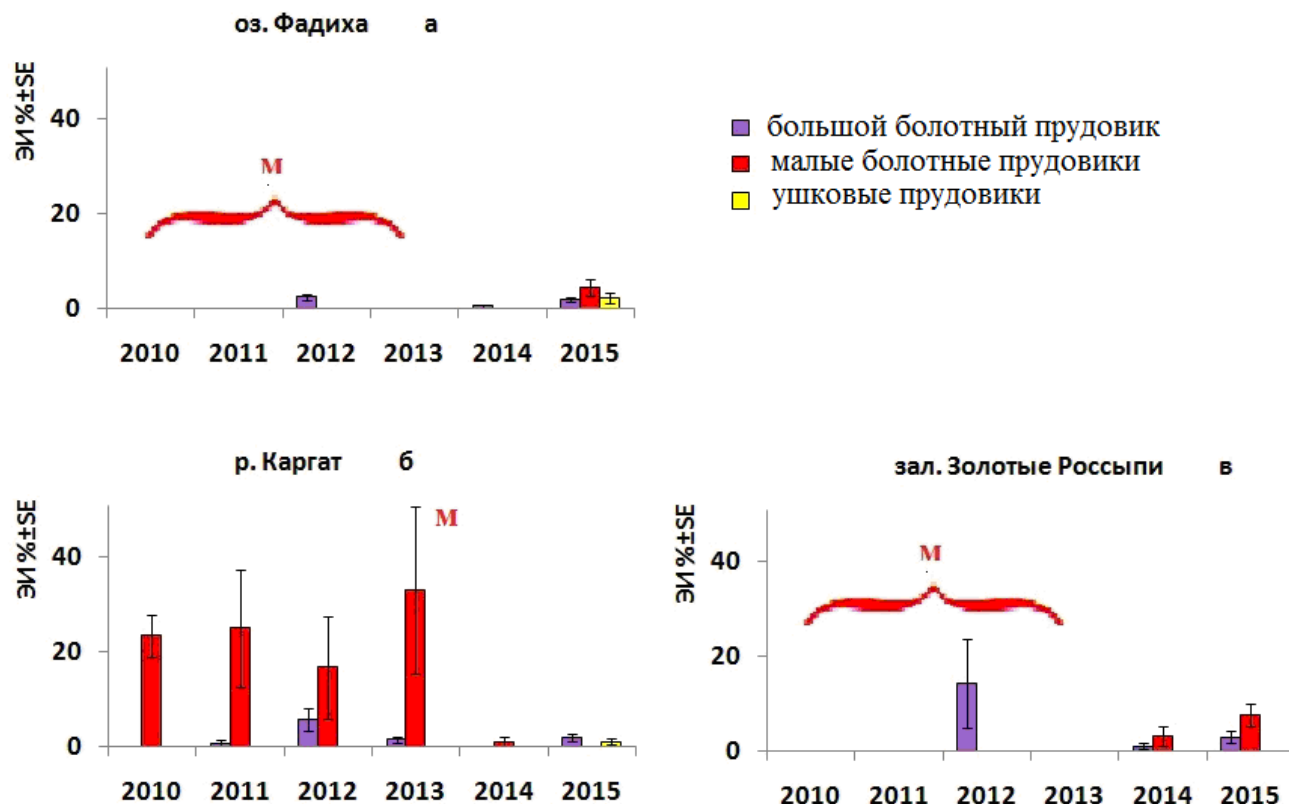


Рисунок 21. Межгодовые изменения зараженности моллюсков рода *Lymnaea* партенитами *P. elegans* в бассейне Чаны, 2010–2015 гг. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения.

Примечание: м – малая выборка исследованных малых болотных прудовиков.

На р. Каргат зараженность исследуемых групп моллюсков рода *Lymnaea* партенитами *P. elegans* изучалась с 2010 по 2015 гг. (Рисунок 21б). У моллюсков *L. stagnalis* партениты обнаружены в 2011–2013 и 2015 гг. Максимальное значение среднесезонной зараженности моллюсков зафиксировано в 2012 г. ($5,7 \pm 2,5\%$), в остальные годы значения не имели достоверных различий ($U < 2$; $p > 0,05$) и не превышали 2%. Зараженность малых болотных прудовиков партенитами данного вида трематоды сохранялась на высоком уровне с 2010 по 2013 г. (от 17 до 33%; $U < 1,9$; $p > 0,01$). В 2014 г. происходит снижение ($U > 1,5$; $p < 0,06$) зараженности до полного отсутствия зараженных моллюсков в 2015 г. Ушковые прудовики, зараженные партенитами *P. elegans*, обнаружены лишь в 2015 г. (ЭИ $0,89 \pm 0,62\%$).

В зал. Золотые Россыпи зараженность исследуемых групп моллюсков рода *Lymnaea* партенитами *P. elegans* изучалась с 2010 по 2015 гг. (Рисунок 21в).

Моллюски *L. stagnalis*, зараженные партенитами, обнаружены в 2012, 2014–2015 гг. Максимальное значение среднесезонной зараженности зафиксировано в 2012 г ($14,3 \pm 9,4\%$); с 2014 по 2015 гг. наблюдается плавное повышение зараженности, после полного отсутствия ее в 2013 г. У малых болотных прудовиков партениты были зарегистрированы лишь в 2014–2015 гг., среднесезонная зараженность возрасла с 3,0 до 7,6%. Ушковые прудовики, зараженные партенитами, за исследуемый период не обнаружены.

Партениты *E. recurvatum*

В районе исследования для модельного вида трематод *E. recurvatum* в качестве первого промежуточного хозяина нами выявлены только ушковые прудовики во все годы исследования.

На контрольном участке оз. Фадиха партениты трематоды *E. recurvatum* зарегистрированы в 2011–2013 и 2015 гг. (Рисунок 22), среднесезонная зараженность моллюсков была невысокой (0,45–3,45%), и в 2012 г. – была достоверно выше, чем в остальные годы ($U=2,2$; $p<0,01$). На контрольном участке оз. Фадиха партениты трематоды *E. recurvatum* зарегистрированы в 2011–2013 гг. и 2015 г., среднесезонная зараженность моллюсков была невысокой (0,45–3,45%), и в 2012 г. была достоверно выше, чем в остальные годы ($U=2,2$; $p<0,01$).

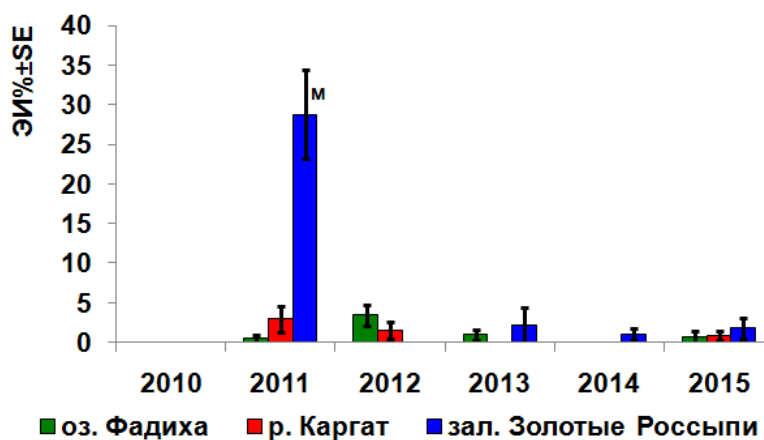


Рисунок 22. Межгодовые изменения зараженности ушковых прудовиков партенитами *E. recurvatum* в бассейне оз. Чаны, 2010–2015 гг. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения.

Примечание: м – данные только по второй декаде июля.

В приустьевой зоне р. Каргат партениты *E. recurvatum* были зарегистрированы в 2011–2012 гг. и 2015 г. Среднесезонная экстенсивность инвазии моллюсков так же не превышала 3% и не имела достоверных различий в разные годы исследования ($U < 1,1$; $p > 0,2$).

В зал. Золотые Россыпи среднесезонные значения зараженности моллюсков партенитами *E. recurvatum* с 2013 по 2015 гг. не превышали 2% ($U < 1$; $p > 0,2$). Отметим, что партениты *E. recurvatum* также обнаружены в 2011 г., но поскольку значение экстенсивности инвазии получено лишь за одну декаду при малой выборке особей моллюсков (28%) – мы не берем его во внимание.

Примечательно, что партениты *E. recurvatum* не обнаружены нами в 2010 г. ни на одном из контрольных участков. Также «беден» на наличие партенит данного вида трематод был 2014 г., когда личинки были обнаружены лишь на одном из контрольных участков – зал. Золотые Россыпи. В целом, за все исследуемые годы на всех участках среднесезонная зараженность ушковых прудовиков партенитами *E. recurvatum* была низкой и не превышала 3,5%.

Исходя из анализа среднесезонной динамики зараженности моллюсков рода *Lymnaea* партенитами модельных видов трематод сем. Plagiorchiidae (*P. multiglandularis*, *P. elegans*) и сем. Echinostomatidae (*E. recurvatum*) в условиях Чановской водной системы нами установлено:

-основной вклад в поддержание гемипопуляции партенит модельных видов партенит трематод *P. multiglandularis*, *P. elegans* в периода исследования период (2010–2015 гг.) на контрольном участке оз. Фадиха вносит большой болотный прудовик. Наблюдается общая тенденция роста среднесезонной зараженности моллюсков с 2010 по 2005 гг. На контрольном участке р. Каргат у большого болотного и малых болотных прудовиков наблюдается общая тенденция снижения среднесезонной зараженности моллюсков с 2010 к 2005 гг. В зал. Золотые Россыпи в поддержании популяции модельных видов трематод на

стадии партенит участвовали большой болотный, малые болотные и ушковые прудовики.

-для партенит *E. recurvatum* на протяжении всего периода исследования на всех контрольных участках в качестве первого промежуточного хозяина зарегистрированы только ушковые прудовики. Наблюдается общая тенденция снижения среднесезонной зараженности моллюсков данным видом трематод с 2011 по 2015 гг. на всех исследуемых участках. В 2010 г. партениты *E. recurvatum* не были обнаружены вообще.

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

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

Зараженность моллюсков р. *Lymnaea* метацеркариями *E. recurvatum* изучалась в период с 2012 по 2015 гг. на трех контрольных участках Чановской водной системы (оз. Фадиха, приустьевый участок р. Каргат, зал. Золотые Россыпи). Вторыми промежуточными хозяевами для трематоды *E. recurvatum* в районе исследования нами зарегистрированы большой болотный и ушковые прудовики.

В 2012 г. на оз. Фадиха метацеркарии *E. recurvatum* у большого болотного прудовика выявлены с июля по середину августа (ЭИ 13–36%); в середине июля наблюдался рост в зараженности (Рисунок 23а). У ушковых прудовиков метацеркарии данного вида трематоды встречались с конца июня по конец июля (ЭИ 14–39%), в начале и конце июля наблюдался спад зараженности. На р. Каргат метацеркариями *E. recurvatum* был заражен только ушковые прудовики и только в конце июня (3,3%). В зал. Золотые Россыпи партениты *E. recurvatum* в данный год не обнаружены.

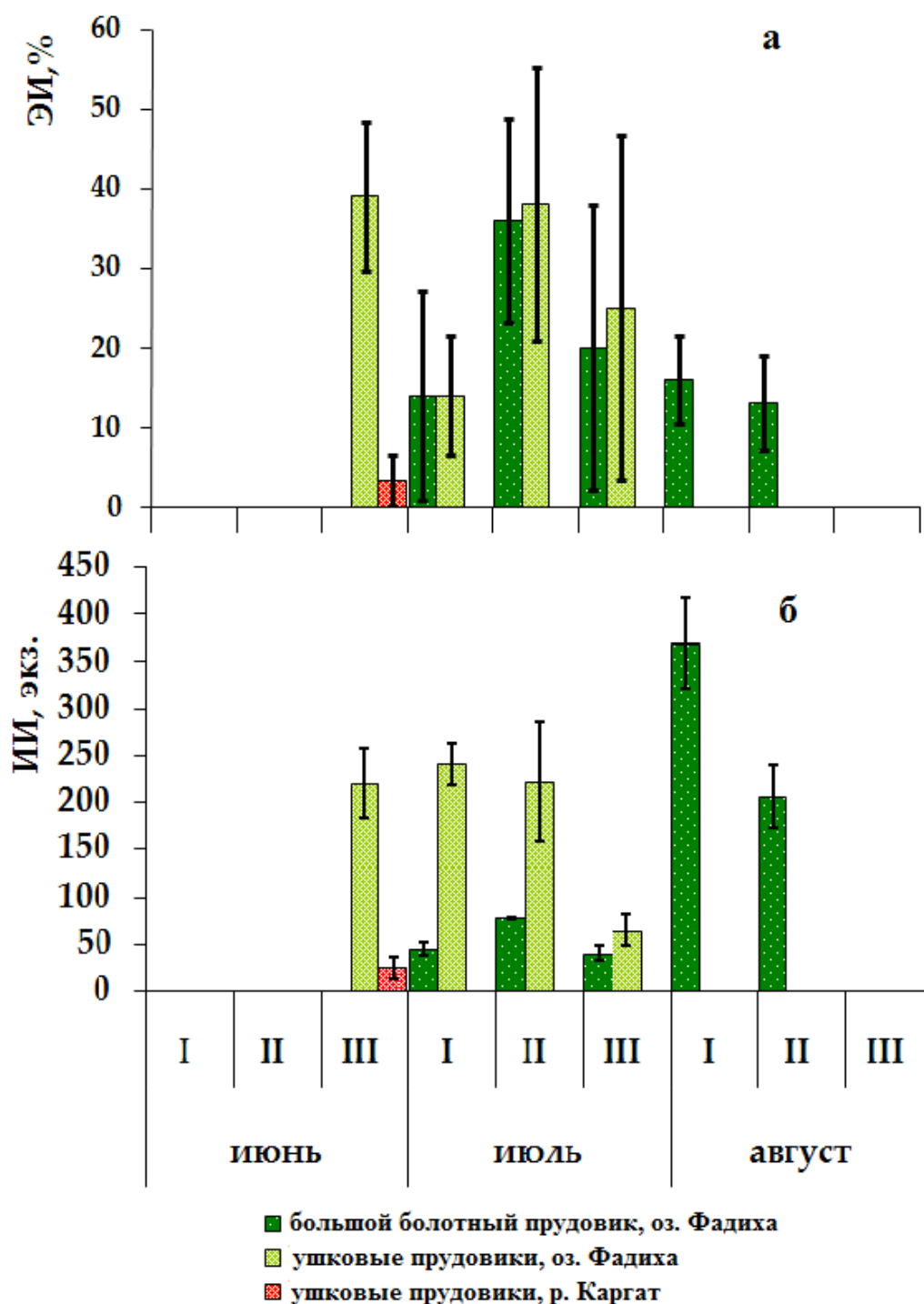


Рисунок 23. Сезонные изменения ЭИ (а) и ИИ (б) моллюсков рода *Lymnaea* метацеркариями трематоды *E. recurvatum*, 2012 г. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения.

Высокая доля встречаемости выборок с моллюсками зараженных метацеркариями *E. recurvatum* (процент от общих годовых выборок) на оз. Фадиха (66%), в отличие от р. Каргат (11%), связана с большей численностью

моллюсков-хозяев и большей встречаемостью на этом участке моллюсков, продуцирующих церкарий. Так численность большого болотного и ушковых прудовиков на оз. Фадиха составляла в среднем за сезон 18 ± 3 и 18 ± 4 экз./м² соответственно, и в р. Каргат 6 ± 2 и 6 ± 4 экз./м² соответственно ($U=2,98$; $p=0,005$). Зараженность первых промежуточных хозяев – ушковых прудовиков на озере Фадиха (3,4%) недостоверно превышала ($U=1,15$; $p>0,05$) таковую на р. Каргат (1,5%). Несмотря на низкую разницу в экстенсивности инвазии моллюсков-хозяев партенитами *E. recurvatum* на разных участках, большая плотность вторых промежуточных хозяев на оз. Фадиха по сравнению с р. Каргат обеспечивает большую долю встречаемости этих метацеркарий на данном участке.

Максимальная интенсивность инвазии (370 экз.) большого болотного прудовика метацеркариями *E. recurvatum* наблюдалась на оз. Фадиха в первой декаде августа (Рисунок 23б). У ушковых прудовиков высокий показатель ИИ был зарегистрирован с конца июня по середину июля (221–241 экз.). В обоих случаях этому способствовали высокие температуры воды в данный период ($r>0,65$; $p<0,05$).

В 2013 году нами не выявлено моллюсков, зараженных метацеркариями *E. recurvatum* ни на одном участке. Отсутствие зараженных моллюсков в р. Каргат объясняется отсутствием в этом году моллюсков, продуцирующих церкарий *E. recurvatum*, в зал. Золотые Россыпи – низкой плотностью вторых промежуточных хозяев-моллюсков на этом участке (<15 экз./м²), на оз. Фадиха – низкой зараженностью моллюсков партенитами данного вида трематод (0,94 в 2013 г. против 3,45% в 2012 г).

В 2014 г. большие болотные прудовики, зараженные метацеркариями *E. recurvatum*, встречались в начале июня и начале августа, соответственно, на оз. Фадиха и в зал. Золотые Россыпи; зараженные ушковые прудовики встречались единожды в зал. Золотые Россыпи в начале августа; экстенсивность инвазии разных групп моллюсков на отдельных участках не превышала 5%.

Интенсивность инвазии большого болотного прудовика была менее 5 экз., ушковых – около 30 экз.

В 2015 году, как видно из Рисунка 24а, зараженные партениты *E. recurvatum* встречались редко и были обнаружены у большого болотного (на двух участках) и ушковых прудовиков (на трех участках). Экстенсивность заражения разных групп моллюсков на разных участках не превышала 16%.

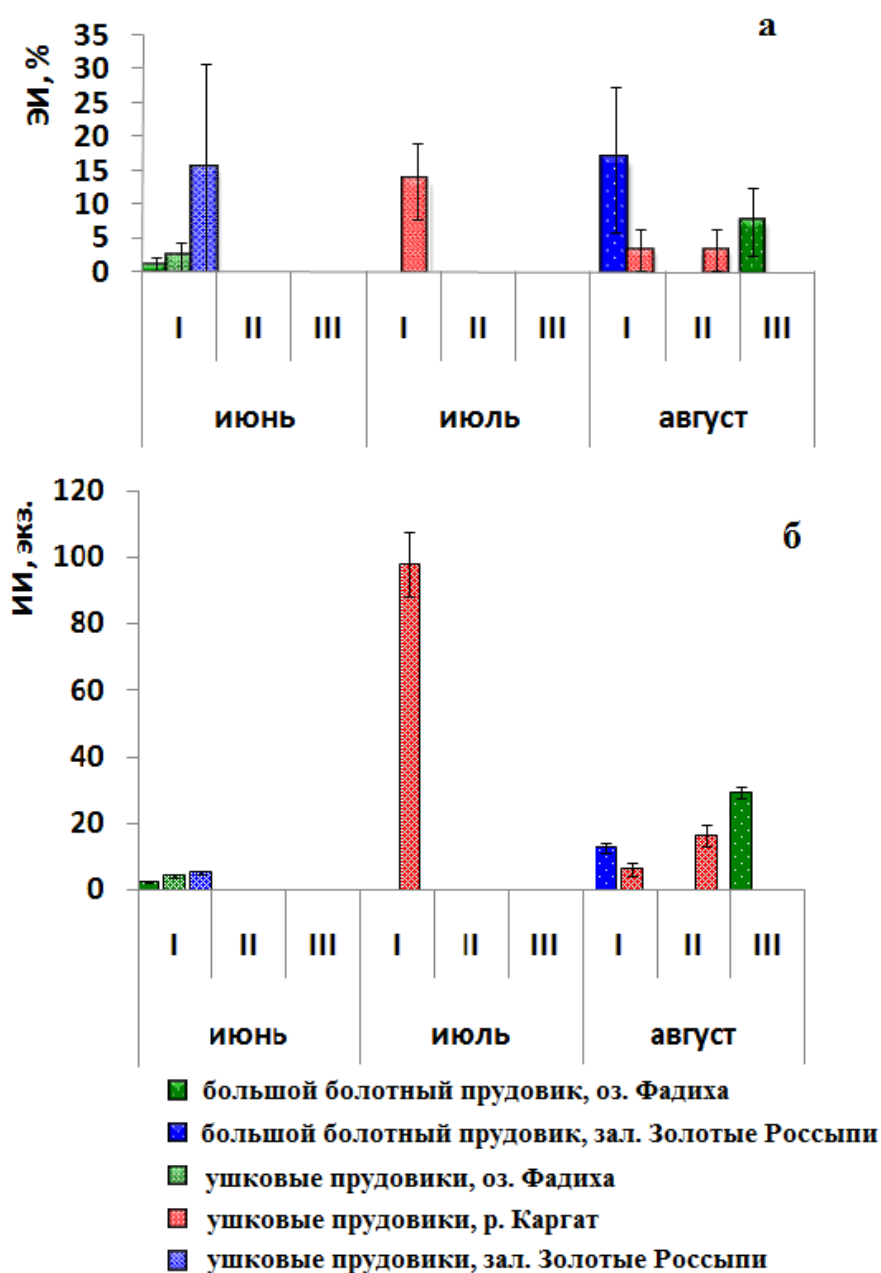


Рисунок 24. Сезонные изменения ЭИ (а) и (ИИ) моллюсков рода *Lymnaea* метацеркариями трематоды *E. recurvatum* в 2015 г. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения.

Интенсивность инвазии моллюсков метацеркариями *E. recurvatum* варьировала от 2 до 100 экз. (Рисунок 24б).

5.2. Зараженность личинок стрекоз метацеркариями трематод рода *Plagiorchis*

Являясь ценными кормовыми объектами для большинства видов рыб, птиц, амфибий, рептилий и насекомоядных грызунов, стрекозы служат также основным источником заражения этих позвоночных различными гельминтами, развивающимися в них, среди которых наиболее широкое распространение имеют трематоды сем. Plagiorchiidae (Илюшина, 1975).

Из 9 обнаруженных видов стрекоз (личинки) на оз. Фадиха 4 вида были заражены метацеркариями р. *Plagiorchis*. Личинки стрекоз относятся к подотряду Разнокрылых стрекоз (Anisoptera): *S. vulgatum*, *S. flaveolum*, *S. sanguineum*, *Aeshna serrata* (Рисунок 25). Наибольшая доля зараженных личинок стрекоз зарегистрирована среди *S. vulgatum* (68%), для *S. flaveolum* она составила 18%, на оставшиеся два вида (*S. sanguineum*, *Aeshna serrata*) приходилось менее чем по 10%.

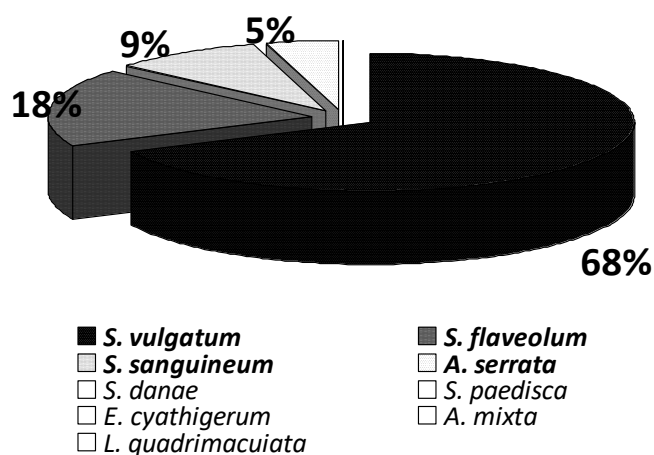


Рисунок 25. Доля личинок отдельных видов стрекоз зараженных метацеркариями рода *Plagiorchis* среди всех зараженных в 2015 г на оз. Фадиха.

Такое распределение в зараженности различных видов стрекоз, вероятно, связано с численностью видов на данном участке. Чем выше численность конкретного вида стрекоз, тем больше вероятности встречи церкарий с их личинками. Так на оз. Фадиха по численности преобладали *S. vulgatum* (47% от общей численности всех видов), *S. flaveolum* (24%), *S. sanguineum* (16%) (Рисунок 26). Доля по численности остальных видов стрекоз от общей численности всех видов составила 13%.

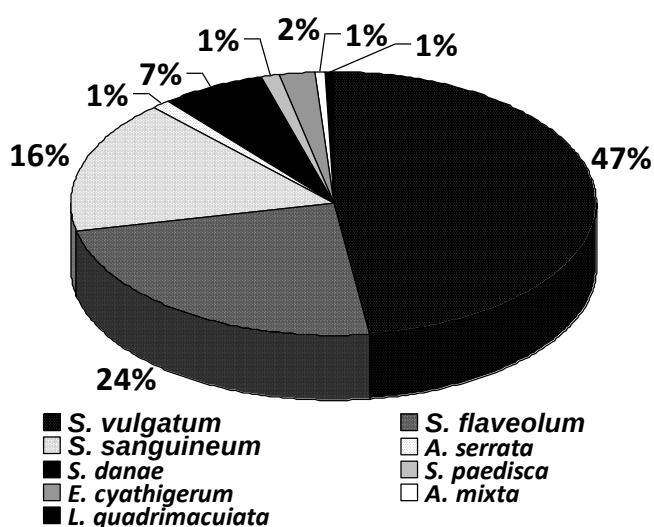


Рисунок 26. Доля разных видов стрекоз в исследуемом сообществе, оз. Фадиха, 2015 г.

В зависимости от возраста личинок их зараженность метацеркариями трематод также различалась. Более 70% от всех зараженных стрекоз составляли личинки старшего возраста, 24% – среднего возраста и всего 5% – личинки младшего возраста (Рисунок 27).

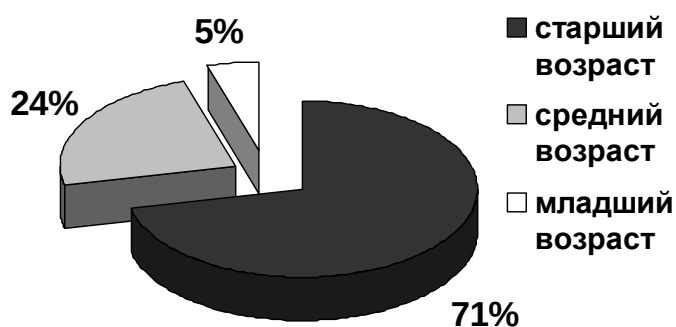


Рисунок 27. Доля зараженных метацеркариями рода *Plagiorchis* личинок стрекоз разного возраста (от всех зараженных) , оз. Фадиха, 2015 г.

Также отметим, что интенсивность заражения личинок стрекоз метацеркариями трематод увеличивалась с их возрастом: так у личинок младшего и среднего возрастов она не превышала значения 1 экз., а у личинок старшего возраста варьировала от 1 до 8 экз. Вероятнее всего, это обусловлено увеличением времени контакта личинок стрекоз и церкарий трематод, с одной стороны, и большей площадью контакта, с другой стороны, что способствует аккумуляции метацеркарий в теле второго промежуточного хозяина в течение сезона.

В 2014 г. зараженные метацеркариями трематод рода *Plagiorchis* личинки стрекоз встречались с начала июня по начало августа, за исключением конца июня (Рисунок 28а). С июня к началу–середине июля наблюдался рост ($t > 2$; $p < 0,01$) зараженности личинок стрекоз метацеркариями рода *Plagiorchis*, в конце июля-начале августа зарегистрирован незначительный спад ($U < 2$; $p > 0,01$). Максимальная интенсивность заражения стрекоз метацеркариями трематод рода *Plagiorchis*, как и экстенсивность инвазии, зафиксирована в первой декаде июля (Рисунок 28б). Нами не выявлено прямой связи зараженности личинок стрекоз метацеркариями с их плотностью ($r = -0,1$; $p > 0,05$), а также с зараженностью первых промежуточных хозяев партенитами рода *Plagiorchis* ($r = 0,1$; $p > 0,05$). Но стоит отметить, что отсутствие зараженных личинок стрекоз в конце июня

совпадает с минимальной зараженностью моллюсков партенитами рода *Plagiorchis*.

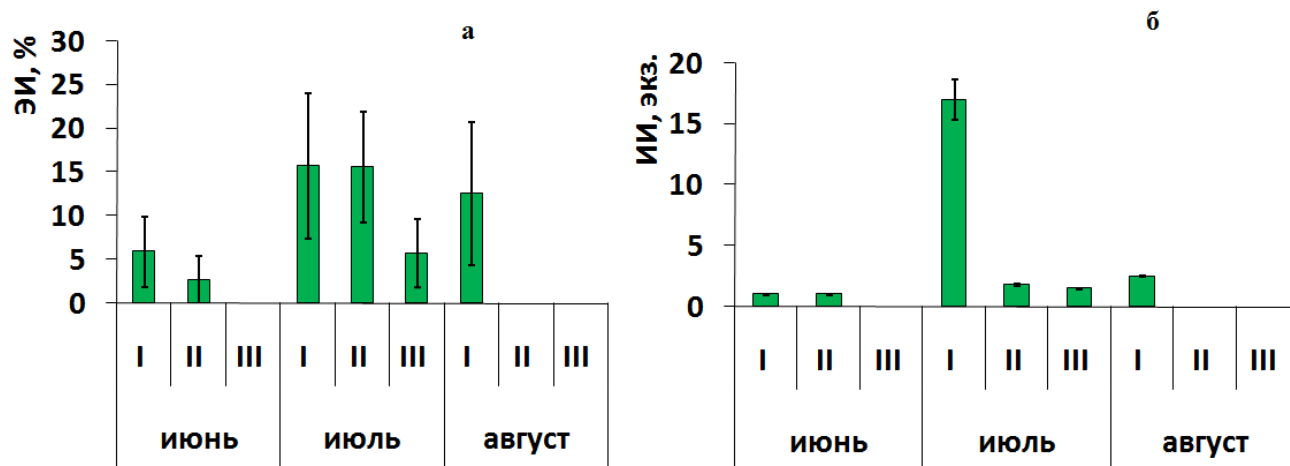


Рисунок 28. Сезонная динамика зараженности личинок стрекоз (Odonata) метацеркариями трематоды рода *Plagiorchis* на оз. Фадиха, 2014 г.; а – ЭИ, б – ИИ. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения.

В 2015 г. зараженные метацеркариями рода *Plagiorchis* личинки стрекоз обнаружены с начала июня по середину июля и в начале августа, экстенсивность инвазии варьировала от 3,3 до 45,5% и в начале августа была достоверно выше ($U=2,1$; $p<0,01$), чем в остальные периоды (Рисунок 29а). Интенсивность заражения личинок стрекоз не превышала 4 экз. (Рисунок 29б). Установлена прямая связь зараженности личинок стрекоз метацеркариями рода *Plagiorchis* с плотностью популяции личинок стрекоз ($r=0,83$; $p<0,005$), не выявлено связи с зараженностью первых промежуточных хозяев партенитами рода *Plagiorchis* ($r=0,4$; $p>0,1$).

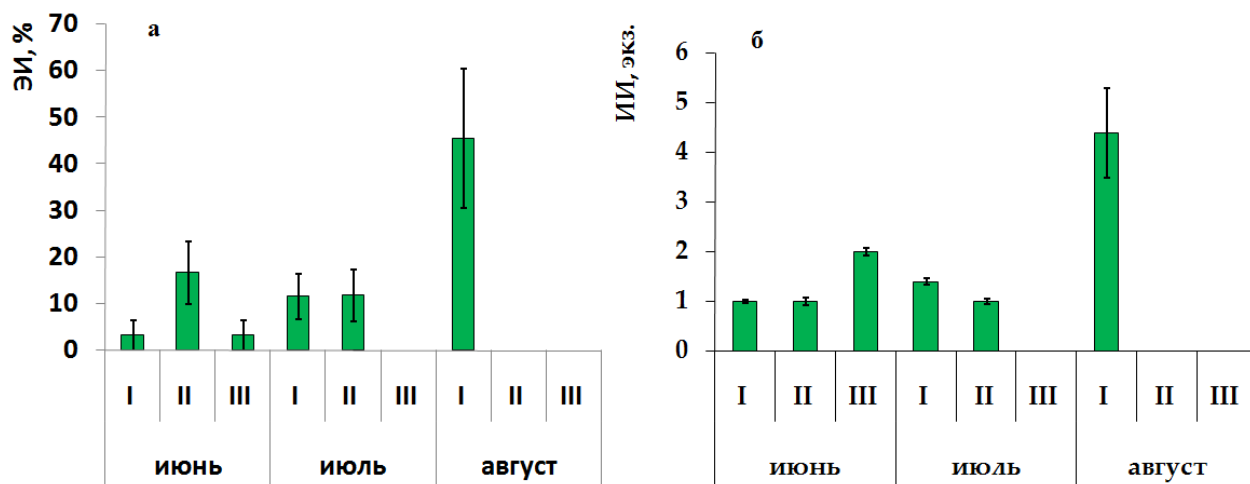


Рисунок 29. Сезонная динамика зараженности личинок стрекоз (*Odonata*) метацеркариями трематоды рода *Plagiorchis* на оз. Фадиха, 2015 г., а – ЭИ, б – ИИ. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения.

Следует отметить, что в исследуемые годы личинки стрекоз, зараженные метацеркариями рода *Plagiorchis* не регистрировались после первой декады августа, что, очевидно, связано с резким сокращением числа личинок стрекоз, связанным с их вылетом.

Средняя за сезон экстенсивность инвазии личинок стрекоз метацеркариями рода *Plagiorchis* в 2015 году ($11,5 \pm 5,5\%$) была выше ($U=0,6$; $p>0,1$), чем в 2014 году ($6,5 \pm 2,9\%$), а средняя за сезон интенсивность инвазии в оба года была низкой и составила 4 и 2 экз. соответственно в 2014 г. и 2015 г.

Очевидно, на показатели зараженности стрекоз метацеркариями трематод рода *Plagiorchis* оказывает влияние сочетание комплекса факторов: наличие трансмиссивных личинок-церкарий, доступность для них личинок стрекоз и их сезонные особенности биологии (вылеты стрекоз), аккумуляция (накопление личинок трематод на протяжении сезона) метацеркарий в теле животных-хозяев, а также оптимальный температурный режим как для церкарий, так и для личинок стрекоз.

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

6.1. Суточная эмиссия церкарий трематод

Для количественной оценки потока церкарий любых видов трематод необходимы сведения по эмиссиям церкарий. Количественная оценка эмиссии личинок трематод подразумевает изучение суточного ритма, среднесуточного выхода церкарий, а также изучение факторов, определяющих величину продукции. Исследования по эмиссии и продукции церкарий пресноводных трематод немногочисленны (Шигин, 1978; Юрлова, 1989, 1990, 2016; Сербина 2008а; 2008б). Также сведения по эмиссии церкарий сем. Plagiorchiidae ограничиваются лишь несколькими работами (Краснолобова, 1982; Белякова, Жальцанова, 1987; Lowenberger, Raу, 1994), а для видов, реализующих свой цикл в водоемах юга Западной Сибири, подобные данные, за исключением наших (Растяженко и др., 2014а, б; Растяженко и др., 2015а) вообще отсутствуют.

Ниже представлены данные по эмиссии церкарий трематод сем. Plagiorchiidae (*P. elegans*, *P. mutationis*, *P. multiglandularis*, *O. ranae*) и сем. Echinostomatidae (*E. recurvatum*, *E. aconiatum*). Подробно влияние различных факторов на выход церкарий изучен нами на примере трематод из сем. Plagiorchiidae. Наши исследования показали, что величина среднесуточного выхода церкарий *P. elegans* из моллюска *L. saridalensis* варьирует в пределах от 182 ± 42 до 918 ± 217 церкарий/сутки у моллюсков с высотой раковины 16 и 18 мм соответственно; *P. mutationis* из моллюсков *L. saridalensis* от 255 ± 123 до 17515 ± 2304 ц/сут. у моллюска с высотой раковины 20 и 33 мм соответственно; *P. multiglandularis* из моллюсков *L. stagnalis* – от 4641 ± 1829 ц/сут. у моллюска с высотой раковины 29 мм до 14022 ± 5198 ц/сут. у особи с высотой раковины 44 мм; *O. ranae* – от 113 ± 26 до 264 ± 65 ц/сут. у моллюска с высотой раковины

18 мм и 16 мм соответственно. Анализ литературных данных также показал существование широких границ варьирования величины среднесуточного выхода церкарий у разных видов трематод сем. Plagiorchiidae. Так, среднесуточный выход церкарий *Plagiorchis mutationis* из моллюска *Lymnaea ovata* был равен 1000 ц/сут. (Краснолобова, 1982), *P. elegans* из *Stagnicola elodes* — до 318000 ц/сут. (Lowenberger, Rau, 1994), *P. multiglandularis* из *L. stagnalis* — от 1112 до 6420 ц/сут. (Беякова, Жальцанова, 1987).

По многочисленным литературным данным, рассмотренным в Главе 1 «Обзор литературы» установлено, что число выходящих из моллюсков личинок находится под воздействием различных факторов внешней и внутренней среды. Ниже мы приводим результаты, полученные нами в ходе исследования по влиянию различных факторов на процесс выхода церкарий.

Величина суточного выхода церкарий у каждого из исследуемых видов трематод из моллюсков одного размера варьировала в пределах одного порядка и имела как достоверные, так и недостоверные различия (*O. ranae* и *P. multiglandularis* – $p \geq 0,37$, *P. mutationis* и *P. elegans* – $p \leq 0,01$, $p \leq 0,2$). Различия в величине суточного выхода церкарий у моллюсков одинаковых размеров, очевидно, могут быть объяснены варьированием возрастной структуры дочерних спороцист внутри разных особей моллюсков (Галактионов, 1992; Галактионов, Добровольский, 1998; Николаев, 2012).

Нами установлено, что величина среднесуточного выхода церкарий *P. Plagiorchis* возрастает ($r=0,53$, $p=0,4$; $r=0,86$; $p \leq 0,001$; $r=0,73$; $p \leq 0,001$ соответственно у *P. elegans*, *P. mutationis* и *P. multiglandularis*) с увеличением высоты раковины моллюска-хозяина (Рисунок 30а–в), а вот у *O. ranae* (Рисунок 30г) такого увеличения не наблюдается ($r=-0,2$, $p=0,85$), что, вероятно, связано с небольшим варьированием в размере моллюсков и малой выборкой. Наши данные согласуются с ранее полученными по другим видам трематод (Loker, 1983; Lo, Lee, 1996; Thieltges et al., 2008) и подтверждают мнение о том, подобная зависимость обуславлена наличием большего

пространства и большего энергетического ресурса у крупных моллюсков по сравнению с мелкими, что способствует успешному развитию партенит и высокой продукции свободноживущих личинок — церкарий (Thieltges et al., 2008).

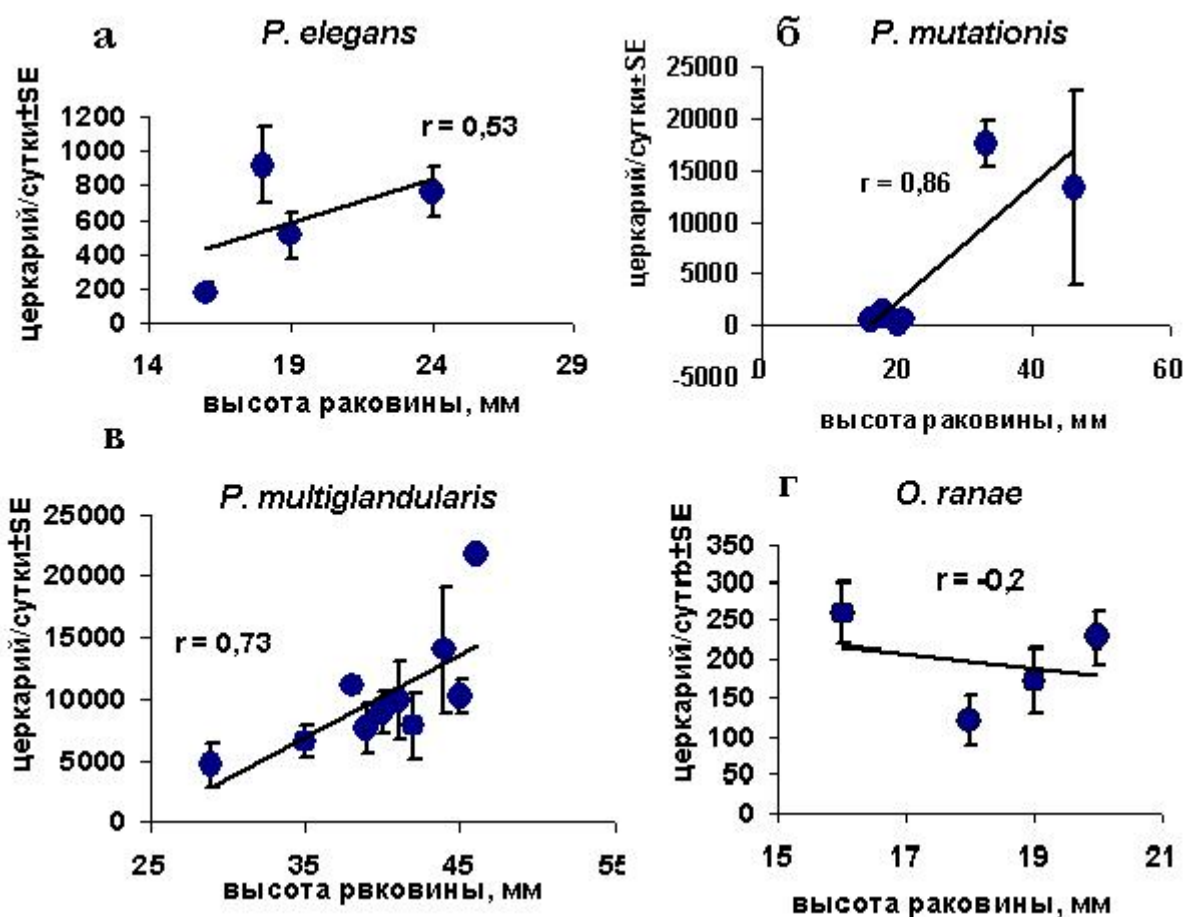


Рисунок 30. Среднесуточный выход церкарий сем. Plagiorchiidae. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения, линии на графике – линии тренда с коэффициентом корреляции.

Среднесуточные выходы церкарий *P. mutationis* и *P. elegans* из моллюсков одинакового размера были сходны ($p \geq 0,1$) между собой, в то время как среднесуточный выход церкарий *P. multiglandularis*, также как и *O. ranae*, достоверно отличался от выхода церкарий *P. mutationis* и *P. elegans* ($p \leq 0,02$, $p < 0,01$ соответственно у *P. multiglandularis* и *O. ranae*) (Рисунок 31).

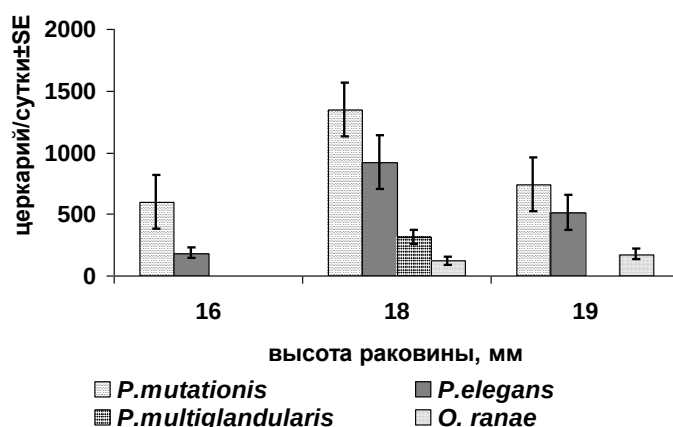


Рисунок 31. Среднесуточный выход церкарий трематод сем. Plagiorchiidae (с ошибкой среднего $\pm$ SE). На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения.

Мы полагаем, что подобные различия в среднесуточном выходе церкарий разных видов из моллюсков одинаковых видов и размеров могут быть связаны с размером самих церкарий. Наши данные показали, что длина тела церкарий *P. mutationis* равна $0,199 \pm 0,011$ мм, *P. elegans* — $0,262 \pm 0,021$ мм, *P. multiglandularis* — $0,290 \pm 0,040$ мм, *O. ranae* — $0,423 \pm 0,040$ мм. В результате анализа данных нами выявлена обратная зависимость суточного выхода от размера церкарий ($r = -0,89$; $p \leq 0,05$), что согласуется с результатами, полученными ранее для морских видов трематод (McCarthy et al., 2002; Thieltges et al., 2008).

При двойном заражении моллюсков партенитами *P. elegans* и *O. ranae* суточный выход церкарий имеет свою специфику – *P. elegans* при двойной инвазии был ниже, чем выход этих же церкарий из моллюсков при моноинвазии ($p = 0,003$) (Рисунок 32), в то время как выход церкарий *O. ranae* при одинарном и двойном заражении не имел достоверных различий ($p = 0,7$).

Ограниченность ресурсов моллюска-хозяина объясняет подобное снижение выхода церкарий одного и/или второго вида трематод при двойном заражении, когда пространство и ресурсы распределяются уже между двумя потребителями. И, вероятнее всего, можно ожидать снижение выхода церкарий

одного и/или другого вида при увеличении размера первого и/или второго вида церкарий.

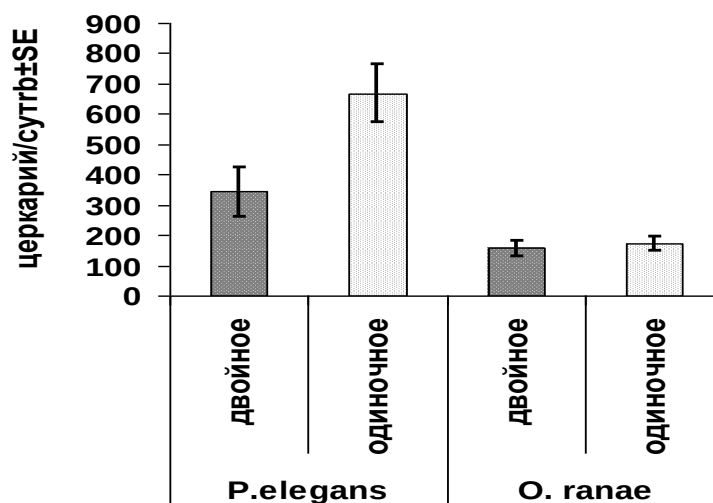


Рисунок 32. Среднесуточный выход церкарий *P. elegans* и *O. ranae* при одиночном и двойном заражении моллюсков партенитами трематод в размерной группе 15–25 мм. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения.

На примере системы «*L. stagnalis*–*P. multiglandularis*» нами показано, что количество церкарий, выходящих из моллюсков в светлое время суток (9.00—21.00) в 3 раза выше ($U=3,36$; $p=0,0057$), чем в ночные и ранние утренние часы (21.00—9.00) (Рисунок 33).

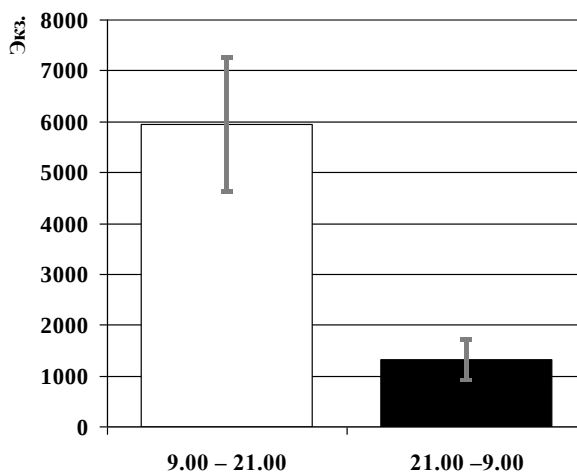


Рисунок 33. Количество церкарий *P. multiglandularis*, поступающих из *L. stagnalis* в дневные (9.00—21.00) и ночные (21.00—9.00) часы. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения.

Полученные нами данные по зависимости выхода церкарий от освещенности подтверждают результаты, полученные для многих видов трематод (Белякова, Жальцанова, 1987; Lo, Lee, 1996; Umadevi, Madhavi, 1997; Krishnasamy, 2001; Buddhadeb, Narayan, 2003; Fingerut, 2003; Phongsasakulchoti, 2005). Очевидно, что суточная активность выхода церкарий совпадает с периодом высокой активности второго промежуточного хозяина, то есть в нашем случае – с активностью личинок стрекоз, поденок, хирономид и других водных насекомых (Илюшина, 1975; Краснолобова, 1982). Такое поведение церкарий повышает успешность передачи трематоды в звене «первый–второй промежуточный хозяин».

Изучение влияния температуры воды на выход церкарий было проведено нами на примере церкарий *P. multiglandularis* из *L. stagnalis*. Моллюски, зараженные партенитами трематоды, содержались при температуре воды от +20,0° до +24,5 °С. Данные значения входят в оптимальный диапазон температур как для пресноводных моллюсков, обитающих в умеренных широтах (Березкина, Старобогатов, 1988), так и для связанных с ними личинок трематод (Гинецинская, 1968). В ходе исследования установлено, что при изменении среднесуточной температуры воды от +20 до +23°С не происходит достоверного ($p \geq 0,3$) роста в выходе церкарий (Таблица 8). В то же время установлена высокая достоверная связь количества выходящих за сутки церкарий с температурой воды ($r=0,98$; $p \leq 0,01$), при возрастании ее от +23,3° до +24,5°С.

Существует гипотеза (Poulin, 2006), что температурно-обусловленное повышение выхода церкарий различно в разных широтах и наиболее выражено в водоемах из низких широт, для которых характерны высокие температуры.

Таблица 8. Связь суточного выхода церкарий (СВЦ) *P. multiglandularis* из моллюска *L. stagnalis* с температурой воды, июль–август 2013 г.

№ моллюска	Высота раковины, мм	Границы варьирования среднесуточной температуры воды в период наблюдения, °С	СВЦ ± SE, ц/сут.	Коэффициент корреляции между СВЦ и температурой воды	Достоверность коэффициента корреляции (p)
1	40	20,0—23,0	8202 ± 1950	–0,5	0,3
2	42	22,3—23,0	7409 ± 1827	–0,3	0,4
3	44	23,3—24,5	15947 ± 3061	0,9	0,01
4	45	22,3—23,0	9355 ± 1742	–0,4	0,5
5	45	22,3—23,0	11050 ± 2070	0,5	0,3

Наши данные позволяют предположить, что в условиях озера Чаны (54° с.ш.) в границах оптимальных температур выхода церкарий (от +20,0° до +24,5 °С) существует диапазон (от +23,0° до +24,5°С), в пределах которого наблюдается температуро-обусловленный рост количества выходящих церкарий. За пределами оптимального температурного диапазона идет ингибирование выхода личинок (Morley, Lewis, 2013).

Увеличение количества выходящих из моллюска-хозяина личинок на фоне возрастания температуры среды (воды) можно объяснить повышением метаболической активности моллюска и, как следствие, увеличением его энергии, которую может использовать паразит для существования и развития церкарий (Poulin, 2006). Мы полагаем, что для каждой конкретной широты, в которой существует ассоциация «моллюск–трематода» свойственны свои

температурные диапазоны, в границах которых наблюдается значимое увеличение суточного выхода церкарий. Это подтверждает важность естественного теплового режима в стимуляции выхода личинок в условиях конкретного региона (Poulin, 2006).

Таким образом, при анализе данных по эмиссии церкарий трематод сем. Plagiorchiidae установлено: величина среднесуточного выхода церкарий всех исследованных видов трематод сем. Plagiorchiidae изменяется в широких границах; среднесуточный выход церкарий исследованных видов трематод сем. Plagiorchiidae прямо пропорционален высоте раковины моллюска-хозяина и обратно – размеру самих церкарий; при двойном заражении происходит снижение выхода церкарий одного и/или второго вида трематод; значительная часть церкарий *P. multiglandularis* выходит из моллюска в дневные часы; в диапазоне температур от +23,0°C до +24,5 °C происходит температурно-обусловленное увеличение в суточном выходе церкарий *P. multiglandularis*.

Из представителей трематод сем. Echinostomatidae эмиссия церкарий в прибрежных экосистемах бассейна озера Чаны изучена для массового вида – *E. aconiatum* (Юрлова, Растяженко, 2013, 2015; Yurlova, 2016).

По нашим данным (Юрлова, Растяженко, 2013, 2015; Yurlova, Rastyazhenko, 2015), среднесуточный выход церкарий *E. aconiatum* из моллюска *L. stagnalis* варьировал в пределах 331–2020 ц/сут. у моллюсков разных размеров. Между суточным выходом личинок данного вида трематод и размером раковины моллюска-хозяина установлена прямая зависимость (Юрлова, Растяженко, 2013, 2015; Yurlova, Rastyazhenko, 2015; Yurlova., 2016); Н. И. Юрловой установлено, что выход церкрий *E. aconiatum* из моллюсков *L. stagnalis* температурозависим: при увеличении температуры воды выше +23°C наблюдается тенденция роста выхода церкарий у крупноразмерных особей и достоверное снижение – у мелкоразмерных (Юрлова, 2016).

Среднесуточный выход церкарий *E. recurvatum* из ушковых прудовиков варьировал от 60±6 ц/сут. у особей с высотой раковины 18 мм до 950±74 ц/сут у

моллюсков с высотой раковины 20 мм. Выявлена высокая положительная связь величины суточного выхода церкарий с высотой раковины моллюсков ($r=0,9$; $p \leq 0,001$) (Рисунок 34), что соответствует результатам, полученным нами по эмиссии церкарий трематод сем. Plagiorchiidae и объясняется наличием большего пространства и больших энергетических ресурсов у крупных особей для развития и продуцирования церкарий.

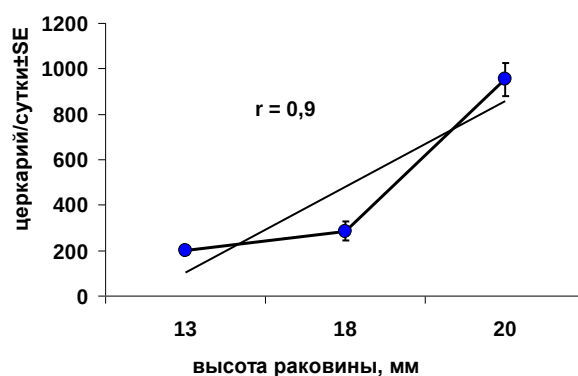


Рисунок 34. Связь среднесуточного выхода церкарий *E. recurvatum* с высотой раковины моллюска-хозяина. На графике обозначены планки погрешностей со стандартными ошибками среднего значения, линии на графике — линия тренда с коэффициентом корреляции.

Величина суточного выхода церкарий *E. recurvatum* из моллюсков одинакового размера, как и в случае с трематодами сем. Plagiorchiidae, изменялась в пределах одного порядка ($U=24$; $p < 0,001$), что также может быть связано с варьированием возрастной структуры дочерних спороцист внутри разных особей моллюсков (Галактионов, 1992; Галактионов, Добровольский, 1998; Николаев, 2012).

Таким образом, анализ данных по эмиссии церкарий трематод сем. Echinostomatidae показал, что величина среднесуточного выхода церкарий *E. recurvatum* изменяется в широких границах и возрастает с увеличением высоты раковины моллюска-хозяина.

Таким образом, из анализа среднесуточного выхода церкарий нами установлено, что величина суточной эмиссии спороцистоидных (р. *Plagiorchis*) трематод выше ($t > 2$ $p < 0,05$), чем редиодной (*E. recurvatum*). Редиями, как

правило, производится меньше церкарий (крупные), чем спороцистами (мелкие). Поскольку внутренние ресурсы моллюсков ограничены – подобный механизм может рассматриваться как trade-off между размером церкарий и их количеством, что способствует сохранению ресурсов для поддержания жизни своего хозяина, а как следствие – для развития самого паразита.

6.2. Потоки церкарий и метацеркарий трематод

Большая часть жизненного цикла трематод ассоциирована с моллюсками – первыми промежуточными хозяевами. В теле моллюска происходит развитие первого и последующего партеногенетических поколений, в которых формируются свободноживущие личинки – церкарии, выходящие из моллюска во внешнюю среду (воду). Церкарии осуществляют трансмиссию трематод от первого промежуточного хозяина ко второму, а для некоторых трематод – к окончательному хозяину. Исследования по численности церкарий в естественных экосистемах сопряжены со сложностью количественной оценки паразитических организмов обычными экологическими методами, и поэтому остаются единичными (Шигин, 1978; Юрлова, 2016; Thieltges et al., 2008).

Большинство авторов выражают потоки трематод в единицах массы (Юрлова, Растяженко, 2013; 2015; Kuris et al., 2008; Yurlova et al., 2015; Yurlova, 2016) и энергии (Thieltges et al., 2008). В выполненных исследованиях показано, что продукция биомассы церкарий сопоставима с биомассой свободноживущих бентосных беспозвоночных (Юрлова и др., 2013; Юрлова, Растяженко, 2015; Юрлова, 2016; Thieltges et al., 2008; Preston et al., 2013) и даже сравнима с биомассой птиц (Kuris et al., 2008).

Нами проведена количественная оценка потока церкарий, поступающего за трансмиссивный период на единицу площади (1 м^2). Составляющими потока церкарий являются: плотность зараженной части популяции моллюсков-хозяев, которая зависит от плотности и структуры популяций, доля зараженных

моллюсков, среднесуточный выход церкарий, размерная структура моллюсков, участвующих в трансмиссии, а также продолжительность периода трансмиссии.

Поток церкарий трематод сем. Plagiorchiidae

Поток церкарий трематод *P. multiglandularis* и *P. elegans* рассчитан нами с использованием материалов собранных в 2014–2015 гг. на трех контрольных участках (Таблица 9).

Таблица 9. Поток церкарий *P. multiglandularis* и *P. elegans* из моллюсков р. *Лутнаеа* в бассейне оз. Чаны, 2014–2015 г., церкарий/м²/трансмиссивный период.

Год исследования и водоем	<i>P. multiglandularis</i>	<i>P. elegans</i>
2015 год		
оз. Фадиха	3407181	856733
р. Каргат	1094999	221329
зал. Золотые Россыпи	719052	300372
2014 год		
оз. Фадиха	3382956	1006887
р. Каргат	13455	3705
зал. Золотые Россыпи	175831	48649

В трансмиссии церкарий *P. multiglandularis* в эти годы на всех контрольных участках участвовали большой болотный и малые болотные прудовики (последние не принимали участие на оз. Фадиха в 2015 г. и р. Каргат в 2014 г.). В зал. Золотые Россыпи кроме упомянутых выше видов в трансмиссии участвовали ушковые прудовики.

В трансмиссии церкарий трематоды *P. elegans* в годы исследования на всех участках принимали участие *L. stagnalis*. Малые болотные прудовики участвовали в трансмиссии церкарий *P. elegans* в 2014 г. на р. Каргат и в зал. Золотые Россыпи, а также в 2015 г. на оз. Фадиха и в зал. Золотые Россыпи, а ушковые прудовики – только в 2015 г. на оз. Фадиха и р. Каргат.

Поток церкарий *P. multiglandularis* изменялся на разных контрольных участках в оба года от 13, 5 тыс. до 3,8 млн. церкарий на м² за сезон, а *P. elegans* от 3,7 тыс. до 1 млн. церкарий на м² за трансмиссивный период. Нами не выявлено достоверных различий в потоке церкарий между двумя исследуемыми видами трематод сем. Plagiorchiidae ($t=1,6$ $p=0,07$). К тому же не обнаружено достоверных различий в потоке церкарий как *P. multiglandularis*, так и *P. elegans* между 2014 г. и 2015 г. ($t<0,8$ $p>0,2$).

Полученные результаты показали, что основная доля (97,5%) трансмиссивного потока церкарий *P. multiglandularis* и *P. elegans* была связана с популяцией большого болотного прудовика. Вклад малых болотных (2,0%) и ушковых прудовиков в трансмиссивный поток плагиорхидных церкарий был минимальным (0,5%).

Наши результаты согласуются с данным полученным по другому виду спороцистоидной трематоды – *Diplostomum spathaceum*. За всю жизнь один моллюск *L. stagnalis* выделяет примерно 13,5 млн. церкарий (Шигин, 1978), и за теплый сезон года на 1 м³ воды приходится 7,38 млн. церкарий из всех моллюсков (Шигин, 1997).

Поток церкарий трематоды E. recurvatum

Продукция церкарий *E. recurvatum* рассчитана нами по данным 2012–2015 гг. собранным на трех контрольных участках (Таблица 10).

Таблица 10. Поток церкарий *E. recurvatum* ассоциированных с ушковыми прудовиками в бассейне оз. Чаны, 2012–2015 гг., церкарий/м²/трансмиссивный период.

<i>Год</i>	<i>Оз. Фадиха</i>	<i>Р. Каргат</i>	<i>Зал. Золотые Россыпи</i>
2015	852	2710	4392
2014	0	0	19278
2013	5076	0	2550
2012	31050	8100	0

В эмиссии церкарий *E. recurvatum* в исследуемые годы на всех участках принимали участие только ушковые прудовики, что объясняется высокой специфичностью этой трематоды по отношению к первому промежуточному хозяину-моллюску.

Поток церкарий *E. recurvatum* варьировал от 850 до 19,3 тыс. церкарий на м² за трансмиссивный период. Церкарии *E. recurvatum* отсутствовали в р. Каргат в 2013–2014 гг., на оз. Фадиха в 2014 г. и зал. Золотые Россыпи в 2015 г.

Нами установлено, что поток церкарий *E. recurvatum* в разные годы различался в 6–36 раз на оз. Фадиха, в 3 раза на р. Каргат и в 4–7 раз в зал. Золотые Россыпи.

В сравнении с годовой продукцией другого представителя рода *Echinoparyphium* – массового вида *E. aconiatum* ($6,27 \times 10^4$ – $1,89 \times 10^6$ церкарий на м² за трансмиссивный период), рассчитанной на контрольной точке оз. Фадиха (Yurova, 2016) годовая продукция церкарий *E. recurvatum* была на два порядка ниже ($4,7 \times 10^4$ церкарий на м² за сезон), что может быть объяснено меньшим среднесуточным выходом церкарий трематод этого вида, а также численностью первых промежуточных хозяев, которыми в районе исследования служат только ушковые прудовики.

Таким образом, установлено, что в эмиссии церкарий *P. multiglandularis* и *P. elegans* на исследуемых участках принимали участие все группы моллюсков рода *Lymnaea*, а церкарий *E. recurvatum* – только ушковые прудовики. Годовой поток церкарий исследуемых спороцистоидных видов трематод (*P. multiglandularis* и *P. elegans*) выше ($t > 2,6$ $p < 0,005$), чем редиоидной (*E. recurvatum*). Выявленные различия в продукции церкарий плагиорхид и эхиностоматид мы связываем с более высокой долей ($t > 2$ $p < 0,05$) заражения моллюсков-хозяев партенитами исследуемых видов трематод р. *Plagiorchis*, большим видовым разнообразием и численностью их моллюсков-хозяев, а также

высокой среднесуточной эмиссией церкарий ($t > 2$ $p < 0,05$) по сравнению с *E. recurvatum*.

Поток метацеркарий трематод

Для оценки успеха трансмиссии трематод от первого ко второму промежуточному хозяину мы рассчитали количество метацеркарий на единицу площади (1 м^2), связанных со вторыми промежуточными хозяевами за сезон.

Составляющими потока метацеркарий являются среднегодовые показатели экстенсивности и интенсивности инвазии и плотность популяции вторых промежуточных хозяев.

При оценке потока метацеркарий трематод *P. multiglandularis* и *P. elegans* была рассчитана их суммарная численность, поскольку эти виды трудно дифференцируемы на стадии метацеркарий. Численность метацеркарий указанных видов плагиорхид, ассоциированных с личинками стрекоз, была изучена на оз. Фадиха и составила 6 экз./м² в 2014 г. и 2 экз./м² в 2015 г.

Поток метацеркарий *E. recurvatum*, ассоциированный с моллюсками р. *Лутнаеа*, рассчитан также на контрольном участке оз. Фадиха в 2012, и 2015 гг. Численность метацеркарий *E. recurvatum* в 2012 г. составил 1315 экз./м², а в 2015 – всего 10 экз./м². Такое низкое значение потока метацеркарий в 2015 г., по сравнению с 2012 г., обусловлено низкими показателями зараженности вторых промежуточных хозяев в этот год, что, в свою очередь, вероятно связано с меньшим поступлением в экосистему инвазионных личинок – церкарий (поток церкарий в 2015 г. 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"

Исследования, посвященные определению успеха трансмиссии от одного хозяина к другому, остаются единичными, как в пресноводных (Шигин, 1978;

Юрлова, 2016; Hairston, 1965; Dronen, 1978), так и в морских экосистемах (Николаев, 2012). Подобная ситуация связана, прежде всего, со сложностью количественной оценки трансмиссивных потоков на разных фазах жизненного цикла.

Оценка успеха трансмиссии трематод *P. multiglandularis*, *P. elegans* от первого ко второму промежуточному хозяину (Рисунок 35) была проведена с использованием полученных нами данных по годовым потокам метацеркарий и церкарий этих видов трематод и по их соотношению на контрольном участке оз. Фадиха в 2014 и 2015 гг.

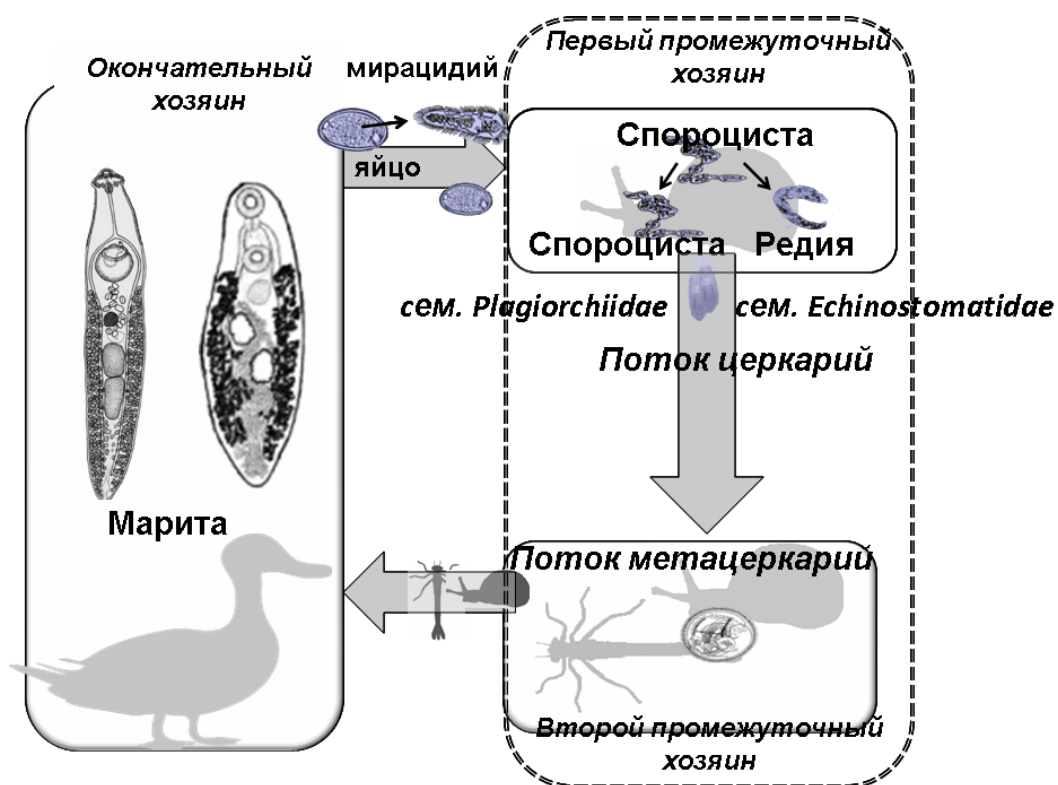


Рисунок 35. Схема жизненного цикла трематод сем. Plagiorchiidae и сем. Echinostomatidae

Нами установлено, что успех трансмиссии *P. multiglandularis* и *P. elegans* в 2014 г. и 2015 г. на оз. Фадиха был очень низким и составлял $1,4 \times 10^{-4}\%$ и $0,47 \times 10^{-4}\%$ соответственно. Аналогичный результат, а именно, низкий успех трансмиссии церкарий плагиорхид ко второму промежуточному хозяину – личинкам стрекоз (0,08–0,1%) был показан ранее для другого вида из

сем. Plagiorchiidae – *H. coloradensis* из прудов округа Сьерра, штат Нью-Мексико, США (Dronen, 1978).

Успех трансмиссии *E. recurvatum* от первого ко второму промежуточному хозяину оценен по данным 2012 и 2015 гг. и составил 4,2% и 1,17%, соответственно. Таким образом, успех трансмиссии в звене "первый–второй промежуточный хозяин" у редиоидной трематоды *E. recurvatum* был на четыре порядка выше, чем у спороцистоидных трематод *P. multiglandularis* и *P. elegans*.

Несмотря на то, что годовая продукция церкарий у представителей сем. Plagiorchiidae была на несколько порядков выше ($p=0,005$), чем у сем. Echinostomatidae, последние успешнее осуществляют трансмиссию в звене "первый–второй промежуточный хозяин". Возможно, наиболее высокий успех трансмиссии трематод из сем. Echinostomatidae по сравнению с трематодами сем. Plagiorchiidae связан с особенностями биологии вторых промежуточных хозяев. Невысокая подвижность, высокая плотность популяций и крупные размеры моллюсков – вторых промежуточных хозяев трематод сем. Echinostomatidae увеличивают их контакт с церкариями. У плагиорхид, наоборот, вторые промежуточные хозяева – личинки стрекоз отличаются большой активностью и низкой плотностью популяций, что ведет к уменьшению их доступности для церкарий. К тому же, мелкие активно плавающие церкарии (род *Plagiorchis*) имеют меньшую продолжительность жизни по сравнению с крупными и менее подвижными (род *Echinoparyphium*) (Галактионов, Добровольский, 1998), что увеличивает время контакта со вторыми промежуточными хозяевами у последних. Кроме того, первый промежуточный хозяин эхиностоматид одновременно может служить и вторым промежуточным хозяином для вышедших из него личинок, а также, при неблагоприятных условиях церкарии могут инцистироваться в теле первых промежуточных хозяев. К тому же, расселительные свободноживущие личинки – церкарии элиминируются беспозвоночными животными, так элиминация церкарий *P. multiglandularis* была в два и более раза выше, чем *E. aconiatum*.

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 ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Алекин О. А. Основы гидрохимии / О. А. Алекин. –Л., 1970. – 443 с.
2. Баглаева Н. И. Природные условия бассейна озера Чаны / Н. И. Баглаева // В кн.: Экология озера Чаны. (Отв. ред. Б. Г. Иоганзен, Г. М.Кривошеков). – Новосибирск: Наука, Сиб. отделение, 1986. – С. 57–63.
3. Базилевич, Н. И. Типы засоления природных вод и почв Барабинской низменности / Н. И. Базилевич // Тр. Почв. Ин-та им. В. В. Докучаева, 1953. – Т. XXXVI. –С. 172–429.
4. Безматерных, Д. М. Состав, структура и количественная характеристика зообентоса озера Чаны в 2001 году / Д. М. Безматерных // Сибирский экологический журнал. – 2005. – № 2. – С. 249–254.
5. Безматерных, Д. М. Зообентос как индикатор экологического состояния водных экосистем Западной Сибири (аналитич. обзор). Новосибирск, 2007.
6. Белякова, Ю. В. Динамика взаимоотношений между личинками трематод, моллюсками и факторами внешней среды в Кургальджинских озерах / Ю. В. Белякова // Паразиты — компоненты водных и наземных биоценозов Казахстана. Алма-Ата, 1981а. — С. 59–77.
7. Белякова, Ю. В. Церкарии Кургальджинских озер / Ю. В. Белякова // Паразиты – компоненты водных и наземных биоценозов Казахстана. Наука Казахской ССР. Алма-Ата, 1981б. – С. 28–58.
8. Белякова, Ю. В. Роль моллюсков в формировании гельминтоценоза водоема-охладителя Гусиноозерской ГРЭС. / Ю. В. Белякова, Г. Д. Тармаханов. // Гельминты животных в экосистемах Казахстана, 1985. – С. 202–208.
9. Белякова-Бутенко, Ю. В. Личинки трематод в пресноводных моллюсках Ирғиз-Турғая / Ю. В. Белякова-Бутенко // Труды Института зоологии АН КазССР. Алма-Ата, 1971. – Т. 31. – С. 74–87.

10. Белякова, С. Д. Суточный ритм эмиссии и биология церкарий *Plagiorchis multiglandularis* Semenov, 1927 / Ю. В. Белякова, Д. С. Д. Жальцанова // Известия АН КазССР, Сер. Биология. – 1987. – № 4. – С. 89–90.

11. Березкина, Г. В. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков / Г. В. Березкина и Я. И. Старобогатов // Труды Зоологического института АН СССР, 1988. – Т. 174. – С. 1–306.

12. Беэр, С.А. К вопросу о локальном распространении биотопов моллюсков *Bithynia inflata* – первых промежуточных хозяев описторхисов в Обской пойме / С. А. Беэр // Проблемы общей и прикладной гельминтологии. – 1973. – Р. 186–190.

13. Борисов, С. Н. Животный мир. Макрозообентос. Стрекозы / С. Н. Борисов, О. Н. Попова, А. Ю. Харитонов // В кн. «Биоразнообразие Карасукско-Бурлинского региона (Западная Сибирь)», Е. Н. Ядренкина [и др.]; отв. ред. Ю. С. Равкин. – Рос. Акад. наук, Сиб.отд-ние, ин-т сисит. и экол. животных [и др.]. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. – 273 с.

14. Буторина, Т. Е. К фауне личинок трематод из пресноводных моллюсков Камчатки / Т. Е. Буторина, М. Б. Синебокова // Гельминты и вызываемые ими заболевания, Владивосток, 1987. – С. 66–77.

15. Быховская-Павловская, И. Е. Фауна сосальщиков птиц Западной Сибири и ее динамика / И. Е. Быховская-Павловская // Паразитол. сборник. –М. – Л. : Наука, 1953. – Т. 15. – С. 5–116.

16. Быховская-Павловская, И. Е. Трематоды птиц фауны СССР / И. Е. Быховская-Павловская – М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. – 407 с.

17. Визер, Л. С. Динамика кормовой базы озера Чаны / Визер Л. С., Наумкина Д.И. // Сибирская зоологическая конференция: тез. докл. всерос. конф., посвящ. 60-летию ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск, 2004.

18. Винарский М. В. Прудовики (MOLLUSCA, GASTROPODA, LYMNAEIDAE) Западной Сибири: систематика, зоогеография, формирование

фауны: автореф. Дис. ... канд. биол. наук: 03.04.02 / Винарский Максим Викторович. – Томск, 2003. – 25 с.

19. Винарский, М. В. Легочные моллюски (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeiformes) водоемов Урала и Западной Сибири : дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.04 / Винарский Максим Викторович. – Омск, 2014. – 547 с.

20. Винарский, М. В. Распределение и количественные характеристики популяций массовых видов прудовиков под родов *Peregriana* и *Radix* (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeidae) в водоемах юга Западной Сибири / М. В. Винарский, Е. А. Сербина // Биология внутренних вод. – 2012 – № 2. – С. 37–44.

21. Водяницкая, С. Н. Влияние зараженности партенитами трематод на рост и форму раковины брюхоногого моллюска *Lymnaea (Stagnicola) palustris* (Muller, 1774) / С. Н. Водяницкая // Сибирская зоологическая конференция посвященная 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН, Россия, Новосибирск, 15–22 сентября. Материалы конференции, 2004. – С. 362.

22. Водяницкая, С. Н. Плодовитость моллюсков *Lymnaea saridalensis* (Gastropoda: Pulmonata) и влияние на нее трематодной инвазии / С. Н. Водяницкая // Седьмое (шестнадцатое) совещание по изучению моллюсков, посвященное памяти выдающихся российских малакологов И. М. Лихарева и Я. И. Старобогатова «Морские, пресноводные и наземные моллюски: Современные результаты исследований в области таксономии, экологии и филогении», Россия, Санкт-Петербург, 14–17 ноября Материалы конференции, 2007а. – С. 63–65.

23. Водяницкая, С. Н. Сезонно-возрастная динамика зараженности *Lymnaea saridalensis* (Gastropoda, Pulmonata) партенитами трематод сем. Plagiorchiidae в бассейне оз. Чаны / С. Н. Водяницкая // Актуальные проблемы экологии и природопользования в Казахстане и сопредельных территориях. Казахстан, Павлодар, 2007б. – С. 285–288.

24. Водяницкая, С. Н. Зараженность птиц трематодами сем. Plagiorchiidae в бассейне оз. Чаны (юг Западной Сибири) / С. Н. Водяницкая, Е. А. Сербина //

Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов. Россия, Москва, 2008. – С. 60–62.

25. Водяницкая, С. Н. Партениты и церкарии трематод из моллюска *Lymnaea saridalensis* (Gastropoda, Pulmonata) в бассейне озера Чаны (юг Западной Сибири). / С. Н. Водяницкая, Н. И. Юрлова // Сибирский экологический журнал. – 2013. – Т. 20. – №1. – С. 17–25.

26. Воронцов Ф. Ф. Режим ветрового волнения плесов / Воронцов Ф. Ф. // В кн.: Пульсирующее озеро Чаны. – Л.: Наука, 1982. – С. 161–168.

27. Воронцова, Я. Л. Влияние церкарий трематод на генерацию активированных кислородных метаболитов в гемолимфе моллюсков *Lymnaea stagnalis* L / Я. Л. Воронцова, И. А. Слепнева, Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова, В. В. Глухов // Новые знания о паразитах. Материалы V межрегиональной конференции «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке». Россия, Новосибирск, 2015. – С. 27–28.

28. Воскобойников, В. А. Общий очерк ихтиофауны озера Чаны / В. А. Воскобойников, А. Н. Гундризер, Б. Г. Иоганзен, С. Ф. Кононов, В. М. Крайнов, Г. М. Кривошеков, Н. А. Нестеренко, Ю. Ф. Малышев, М. И. Феокистов, В. А. Щенев // В кн.: Экология озера Чаны. (Отв. ред. Б. Г. Иоганзен, Г. М. Кривошеков). – Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1986. – с. 158—197.

29. Галактионов, К. В. Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем (опыт анализа на примере представителей семейства Microphalidae) / К. В. Галактионов. – Апатиты, 1993. – 190 с.

30. Галактионов, К. В. Сезонная динамика возрастного состава гемипопуляций дочерних спороцист группы *Pygmaeus* (Trematoda: Microphallidae) в литоральных моллюсках *Littorina saxatilis* Баренцева моря / К. В. Галактионов // Паразитология. – 1992. – Т. 26. – № 6. – С. 462–469.

31. Галактионов, К. В. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод / К. В. Галактионов, А. А. Добровольский. – СПб.: Наука, 1998. – 402 с.

32. Герасимова, Г. Н. Роль моллюсков в эпизоотологии трематодозов / Г. Н. Герасимова // Вопросы малакологии Сибири. Материалы конференции. Россия, Томск, 1969. – С. 163–165.

33. Гинецинская, Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. / Т. А. Гинецинская – Ленинград : Наука, 1968. – 410 с.

34. Гинецинская, Т. А. К фауне личинок трематод из пресноводных моллюсков дельты Волги. I. Фуркоцеркарии семейства Strigeidae и Diplostomatidae / Т. А. Гинецинская, А. А. Добровольский // Труды Астраханского заповедника. – 1962. – Т. VI. – С. 45–91.

35. Гинецинская, Т. А., Добровольский А. А. К фауне личинок трематод из пресноводных моллюсков дельты Волги. II. Эхиностоматидные церкарии (сем. Echinostomatidae) / Т. А. Гинецинская, А. А. Добровольский // Труды Астраханского заповедника. – 1964. – Т. IX. – С. 64–104.

36. Гранович, А. И. Воздействие пресса паразитов на репродуктивную структуру популяций моллюска *Littorina saxatilis* / А. И. Гранович // В кн. «Паразиты и болезни водных беспозвоночных». – М, 1986. – 37 с.

37. Гранович, А.И. Паразитарная система как отражение структуры популяции паразитов: концепция и термины / А.И. Гранович // Труды Зоологического института РАН. – 2009. – Т. 313. – № 3. – С. 329–337.

38. Григорьев, О. В. Земноводные и пресмыкающиеся побережья озера Чаны / О. В. Григорьев // В кн.: Экология озера Чаны. (Отв. ред. Б. Г. Иоганзен, Г. М. Кривошеков). – Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1986. – с. 197–199.

39. Долгин, В. Н., Пресноводные моллюски Северо-Восточной Сибири / В. Н. Долгин // Состояние водных экосистем и перспективы их использования, 1998. – С. 284–286.

40. Долгин, В. Н. Пресноводные моллюски Субарктики и Арктики Сибири: (фауна, экология, зоогеография): автореф. дис. д-ра биол. наук: 03.00.08 / Долгин Владимир Николаевич. – Томск, 2001. – 55 с.

41. Долгин В.Н. Эколого-морфологическая характеристика новых и малоизвестных пресноводных моллюсков севера Западной Сибири / В. Н. Долгин, Б. Г. Иоганзен // Новые данные о флоре и фауне Сибири. – 1979. – С. 47–61.
42. Дулькейт, Г. Д. Барабинские озера и их рыбное хозяйство / Г. Д. Дулькейт, В. Н. Башмаков, А. Я. Башмакова // Тр. Зап.-Сиб. отд. ВНИИОРХ. – 1935. – Т. 2. – С. 18–148.
43. Ермолаева, Н. И. Влияние минерализации на зоопланктон озера Чаны / Н. И. Ермолаева, О. С. Бурмистрова // Сибирский экологический журнал. – 2005. – № 2. – С. 235–247.
44. Жадин, В. И. Методы гидробиологического исследования / В. И. Жадин. – М.: Высш. шк., 1960. – 190 с.
45. Жехновская, Л. Ф. Особенности гидрохимии оз. Чаны / Л. Ф. Жехновская // В кн.: Пульсирующее озеро Чаны. – Л. : Наука, 1982. – с. 198–215.
46. Иванов, Н. М. Зоопланктон / Н. М. Иванов, Е. С. Макарецова // В кн.: Пульсирующее озеро Чаны. – Л. : Наука, 1982. – С. 260–271.
47. Ивантер Э. В. Основы биометрии: введение в статистический анализ биологических явлений и процессов / Э. В. Ивантер, А. В. Коросов, 1992. – 168 с.
48. Илюшина, Т. Я. Роль водных насекомых в жизненном цикле трематод / Т. Я. Илюшина // Паразиты в природных комплексах Северной Кулунды. Новосибирск: Наука СО, 1975. – С. 53—94.
49. Иоганзен, Б. Г. Некоторые итоги изучения пресноводных моллюсков Западной Сибири / Б. Г. Иоганзен, Е. А. Новиков // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования, 1973. – С. 203–204.
50. Иоганзен, Б. Г. Пресноводные моллюски водоемов средней Оби / Б. Г. Иоганзен, Е. А. Новиков // Проблемы экологии. – 1971. – С. 47–52.
51. Карпенко, С. В. Гельминтофауна воробьиных птиц — обитателей озерных котловин северо-кулундинской лесостепи / С. В. Карпенко // Паразиты в

природных комплексах Северной Кулунды. Новосибирск: Наука, 1975. – С. 143—153.

52. Карпенко, С. В. Экспериментальное исследование жизненного цикла трематоды *Plagiorchis elegans* (Luhe, 1899). / С. В. Карпенко // Новые знания о паразитах. Материалы V Межрегиональной конференции «Паразитологические исследования в Сибири. Россия, Новосибирск, 14–16 сентября. – 2015. – 57–58.

53. Катанская, В. М. Высшая водная растительность / В. М. Катанская // В кн.: Пульсирующее озеро Чаны. – Л. : Наука, 1982. – С. 216–234.

54. Киприянова, Л. М. Современное состояние водной и прибрежно-водной растительности Чановской системы озер / Л. М. Киприянова // Сибирский экологический журнал. – 2005. № 2. – С. 193–200.

55. Кириллов, А. А. Трематоды (Trematoda) рукокрылых (Chiroptera) Среднего Поволжья. / А. А. Кириллов, Н. Ю. Кириллова, В. П. Вехник // Паразитология. – 2012. – Т.46. – №5. – С. 225–239.

56. Кириллов, В. В. Лимнология озера Чаны / В. В. Кириллов, Д. М. Безматерных, С. Я. Двуреченская, Н. И. Ермолаева, Н. И Кириллова, Н. М. Ковалевская, К. В. Марусин, Е. Ю. Митрофанова, Р. Е. Романов, Н. И. Юрлова // В книге «Обзор экологического состояния озера Чаны (Западная Сибирь)» под ред. Васильева О. Ф., Вейн Я. – Новосибирск, изд-во «Гео», 2015. – С. 78–116.

57. Кириллова, Н. Ю. Трематоды (Trematoda) мелких млекопитающих Среднего Поволжья / Н. Ю. Кириллова, А. А. Кириллов // Паразитология. – 2009. – Т. 43. – №3. – С. 225–239.

58. Конивец, В. В. Зообентос / В. В. Конивец // В кн.: Пульсирующее озеро Чаны. – Л.: Наука, 1982. – С. 277–278.

59. Константинов, А. С. Влияние колебаний солености воды на рост, размножение и плодовитость большого прудовика *Lymnaea stagnalis* L. / А. С. Константинов, В. А. Кузнецов, Т. Н. Костоева // Успехи современной биологии. – 2007. – Т. 127. – № 3. – С. 316 – 321.

60. Константинов, А. С. Влияние колебаний pH на развитие, рост и плодовитость большого прудовика *Lymnaea stagnalis* L. (Lymnaeidae, Gastropoda) / А. С. Константинов, В. А. Кузнецов, Т. Н. Костоева // Поволжский экологический журнал. – 2015. – № 2. – С. 173–182.

61. Королюк, А. Ю. Растительность района озера Чаны / А. Ю. Королюк, Л. М. Киприянова, Х. И. Дрост, Н. М. Ковалевская, Д. Хангану, И. Григораш // В кн. «Обзор экологического состояния озера Чаны (Западная Сибирь)» под ред. Васильева О. Ф., Вейн Я. – Новосибирск, из-во «Гео», 2015. – С. 117–135.

62. Краснолобова, Т. А. Принципы систематики третатод рода *Plagiorchis* Luhe, 1899 / Т. А. Краснолобова // Цестоды и трематоды. Труды ГЕЛАН. – 1977. – Т. XXVII. – С. 65–110.

63. Краснолобова, Т. А. Обзор жизненных циклов трематод рода *Plagiorchis* и близких к нему родов *Plagioglyphe* и *Metaplagiorchis* (Trematoda, Plagiorchiidae). / Т. А. Краснолобова // Труды Гельминтол. лаб. АН СССР. – 1982. – Т 31 – С. 23—60.

64. Краснолобова, Т. А. Стрекозы как промежуточные хозяева гельминтов / Т. А. Краснолобова, Т. Л. Илюшина // Гельминты животных. Труды ГЕЛАН. – 1991. – Т. 38. – С. 59–71.

65. Круглов, Н. Д. Моллюски семейства прудовиков (Lymnaeidae, Gastropoda, Pulmonata) Европы и северной Азии. / Н. Д. Круглов – Смоленск, Изд-во СГПУ, 2005. – 507 с.

66. Крюкова, Н. А. Влияние личиночных форм трематод (*Plagiorchis mutationis*) на клеточный иммунный ответ моллюска *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda, Pulmonata) / Н. А. Крюкова, Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова // Современные проблемы общей паразитологии. Материалы Международной научной конференции. Россия, Москва, 2012. – С. 179–18.

67. Куприянова-Шахматова, Р. А. Некоторые наблюдения по экологии личинок трематод / Р. А. Куприянова-Шахматова // Helminthologia. – 1961. – Т. III. – С. 193–200.

68. Лазарева, А. И. О систематике прудовиков Казахстана из группы *Lymnaea palustris* Müller (Gastropoda, Pulmonata) / А. И. Лазарева // Зоол. журнал. – 1967. – Т. 46. – № 9. – С.1340–1348.
69. Лакин, Г. Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин // М.: «Высшая школа», 1990. – 350 с.
70. Лялина М. И. Динамика численности и биомассы макрозообентоса в эстуарной зоне озера Чаны в летний период (Западная Сибирь) / М. И. Лялина // Институт систематики и экологии животных СО РАН. – 2011.
71. Мисейко, Г. Н. Видовой состав и динамика зообентоса оз. Чаны / Г. Н. Мисейко // Гидробиологический журнал. – 1982. – Т. 18. – Вып. 5 – С. 72–77.
72. Мисейко, Г. Н. Экология озера Чаны / Г. Н. Мисейко, Л. Л. Сипко, В. В. Крыжановский. – Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1986. – С. 128–147.
73. Михеев, В. Н. Моноксенные и гетероксенные паразиты рыб по-разному манипулируют поведением хозяев. / В. Н. Михеев // Журнал общей биологии. – 2011. – Т. 72. – № 3. – С. 183–197.
74. Москвитина Н. С. Островная фауна млекопитающих озера Чаны / Н. С. Москвитина // В кн.: Экология озера Чаны. (Отв. ред. Б. Г. Иоганзен, Г. М.Кривошеков). – Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1986. – С. 204–217.
75. Николаев, К. Е. Особенности реализации жизненных циклов трематод семейств Echinostomatidae и Renicolidae в литоральных экосистемах Кандалакшского залива Белого моря: автореф. Дис. ... канд. биол. наук : 03.02.11 / Николаев Кирилл Евгеньевич. – СПб., 2012. – 24 с. соискание ученой степени кандидата биологических наук. СПб. 24 с.
76. Новиков, Е. А. О некоторых интересных малакофаунистических находках в среднем Приобье / Е. А. Новиков // Вопросы малакологии Сибири. – 1969. – С. 43–45.
77. Новиков, Е.А. Пресноводные моллюски бассейна среднего течения реки Оби: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Новиков Евгений Алексеевич. – Томск, 1971. – 18 с.

78. Панов, В. В. Динамика популяции куторы обыкновенной — *Neomys fodiens* (Mammalia: Soricidae) и ее гельминтофауны в Северной Барабе. / В. В. Панов С. В. Карпенко // Паразитология. –2004. – Т. 38. – Вып. 5. – С. 448–456.

79. Панфилова, А. С. Влияние паразитирования трематод на жизненный цикл моллюска-хозяина *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda, Lymnaeidae). / А. С. Панфилова // Материалы XLII Международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс». Биология. Россия, Новосибирск, 2004. – С. 191–194.

80. Пересадько, Л. В. Трематоды куликов юга Западной Сибири / Л. В. Пересадько // Экология и морфология гельминтов Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. – С. 114–130.

81. Пономарева Н. М. Роль личинок стрекоз в реализации жизненных циклов трематод рода *Plagiorchis* в бассейне оз. Чаны / Пономарева Н. М., Попова О. Н., Юрлова Н. И. // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Материалы VI межрегиональной научной конференции паразитологов Сибири и Дальнего Востока, посвященной 70-летию со дня рождения профессора Владимира Дмитриевича Гуляева, 4–6 сентября 2019 г. – Новосибирск: изд-во «Гарамонд», 2019. – С. 117–120.

82. Попов, П. А. Рыбы озера Чаны / П. А. Попов, В. А. Воскобойников, В. А. Щенев // Сибирский экологический журнал. – 2005. – № 2. – С. 279–291.

83. Попова, О. Н. Население личинок стрекоз (Odonata) временного водоема / О. Н. Попова // Евразийский энтомологический журнал. – 2010. – Т.9. – №.2. – С.239–248.

84. Попова, О. Н. Население водных насекомых лесостепных озер Барабы (юг Западной Сибири) / О. Н. Попова, Ю. А. Смирнова // Сиб. экол. журн. – 2010. – Т.17. – №.1. – С.69–74.

85. Попова, О. Н. Фауна стрекоз (Insecta, Odonata) западносибирской лесостепи / О. Н. Попова, А. Ю. Харитонов // Вестн. Том. гос. ун-та. – Томск: Изд-во Том. гос. ун-та, 2004. – С. 75–79.

86. Радев, В. Жизненный цикл *Isthmiophora melis* (Trematoda: Echinostomatidae) по материалам из Юго-Восточной Европы / В. Радев, И. Канев, Д. Хрусанов, Б. Фрид // Паразитология. – № 6. – Т. 43 – 2009. – С. 445–453.

87. Размашкин, Д. А., Личинки трематод некоторых видов моллюсков в озере Малое Миассово Челябинской области / Д. А. Размашкин // Вопросы малакологии Сибири. Россия, Томск: Изд-во ТГУ, 1969. – С. 174–176.

88. Растяженко, Н. М. Зараженность моллюска *Lymnaea tumida* партенитами трематод в бассейне озера Чаны (Юг Западной Сибири) / Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова // Всероссийская научная конференция «Актуальные проблемы современной териологии»: Тезисы докладов. Россия, Новосибирск, 2012а – С. 206.

89. Растяженко, Н. М. Темпы роста молоди от моллюска *Lymnaea stagnalis* зараженного трематодами *Plagiorchis mutationis* / Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова // Всероссийская научная конференция «Актуальные проблемы современной териологии»: Тезисы докладов. Россия, Новосибирск, 2012б. – С. 207.

90. Растяженко, Н. М. Сезонные изменения зараженности моллюска *L. stagnalis* трематодами рода *Plagiorchis* и их связь с плотностью популяции моллюска и с температурой воды / Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова // Материалы V Съезда Паразитологического общества при РАН: Всероссийская конференция с международным участием. Россия, Новосибирск, 2013а. – С. 154

91. Растяженко, Н. М. Зараженность популяции *Lymnaea tumida* (Gastropoda, Pulmonata) партенитами трематод сем. Plagiorchiidae в бассейне озера Чаны / Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова // VII всероссийская научно-практическая конференция с международным участием: «Проблемы биологической науки и образования в педагогических ВУЗах». Россия, Новосибирск, 2013б. – С. 32–33.

92. Растяженко Н. М. Популяционная динамика трематоды *Eschinoparyphium recurvatum* (ECHINOSTOMATIDAE) в первом и втором промежуточных хозяевах-моллюсках в бассейне озера Чаны, юг Западной

Сибири / Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова // VII Всероссийский Конгресс молодых биологов «СИМБИОЗ-РОССИЯ 2014», 2014. – С. 215–217.

93. Растяженко, Н. М. Зараженность *Lymnaea stagnalis* партеногенетическими личинками трематод в бассейне озера Чаны / Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова // Проблемы биологии и биологического образования в педагогических ВУЗах. Материалы IX Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Россия, Новосибирск, 2015а. – С. 74–77.

94. Растяженко, Н. М. Сезонная динамика биомассы ушковых прудовиков (Pulmonata, Lymnidae) в бассейне озера Чаны (юг Западной Сибири) / Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова // «Функционирование и динамика водных экосистем в условиях климатических изменений и антропогенных воздействий». Материалы 5-й Международной конференции, посвященной памяти выдающегося гидробиолога, члена-корреспондента АН СССР, профессора Г. Г. Винберга. Россия, С.-Петербург, 2015б. – С. 221–222.

95. Растяженко, Н. М. Успех трансмиссии редиоидных и спороцистоидных трематод в звене «первый-второй промежуточный хозяин» в пресноводных экосистемах озера Чаны (юг Западной Сибири) / Растяженко Н. М., Юрлова Н. И. // Современные проблемы теоретической и морской паразитологии: Сборник научных статей / ред.: К. В. Галактионов, А. В. Гаевская. – Севастополь : Изд-ль Бондаренко Н. Ю., 2016. – С. 227–228.

96. Растяженко, Н. М. Продукция церкарий трематод семейства Plagiorchiidae и ее связь с размером моллюска-хозяина и размером церкарий / Н. М. Растяженко, С. Н. Водяницкая, Н. И. Юрлова // Труды центра паразитологии. Центр паразитологии института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. Систематика и экология паразитов/ (отв. Ред.: С. О. Мовсесян). – 2014а. – Т. XLVIII. – С. 256–258.

97. Растяженко, Н. М. Эмиссия церкарий *Plagiorchis multiglandularis* (Plagiorchiidae) из *Lymnaea stagnalis* (GASTROPODA, PULMONATA) и ее связь с

размером моллюска-хозяина. / Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова, П. С. Кузнецова // Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием: «Зоологические чтения». Россия, Новосибирск, 2014б. – С. 89—92.

98. Растяженко, 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. – 2015а. – Т. 49. – Вып. 3. – С. 190—199.

99. Растяженко, Н. М.. Приживаемость трематод сем. *Opisthorchidae* во вторых промежуточных хозяевах-рыбах // Новые знания о паразитах / Н. М. Растяженко, Е. А. Сербина, Е. Н. Ядренкина, Н. И. Юрлова // Материалы V межрегиональной конференции «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке». Россия, Новосибирск, 2015б. – С. 85–86.

100. Савкин, В. М. Основные гидролого-морфометрические и гидрохимические характеристики озера Чаны / В. М. Савкин, С. Я. Двуреченская, Я. В. Сапрыкина, К. Марусин // Сибирский экологический журнал. – 2005. – № 2. – С. 183–192.

101. Савкин, В. М. Гидрология / В. М. Савкин, Г. А. Орлова, О. Ф. Васильев, С. Я. Двуреченская, О. В. Кондакова, Я. В. Сапрыкина, В. С. Кусковский // В кн. «Обзор экологического состояния озера Чаны (Западная Сибирь)» под ред. Васильева О. Ф., Вейн Я. – Новосибирск, из-во «Гео», 2015. – С. 42–77.

102. Сафонова, Т. А. Водоросли системы озера Чаны / Т. А. Сафонова, В. И. Ермолаев // Новосибирск: Наука. Сиб. Отделение, 1983. – 152 с.

103. Сербина, Е. А. Динамика зараженности *Codiella troscheli* (Paasch, 1842) метацеркариями *Echinoparyphium aconiatum* (Dietz, 1909) / Е.А. Сербина // Экологический мониторинг паразитов. II Съезд Паразитол. общества РАН, 1997. – С. 98–99.

104. Сербина, Е. А. Особенности сезонного развития *Schistogonimus rarus* (Trematoda: Prosthogonimidae). Опыт количественной оценки трематод в экосистеме озера Малые Чаны (юг Западной Сибири) / Е. А. Сербина // Паразитология. – 2008а. – Т. 42. – № 1. – С. 53–65.
105. Сербина Е. А. Численность трематоды *Psilotrema tuberculata* (Psilostomatidae) в экосистеме оз. Чаны (юг Западной Сибири) / Сербина Е. А. // Материалы IV Всероссийского Съезда Паразитологического общества при Российской академии наук «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения», Россия, Санкт-Петербург, 2008б. Т. 3. – № 3. – С. 139 – 142.
106. Сербина, Е. А. Влияние партенит трематод на темпы роста моллюска-хозяина (Gastropoda, Pectinibranchia, Bithyniidae) / Е.А. Сербина // Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения (IV Съезд Паразитологического общества при РАН). Россия, С-Пб, 2008в. – Т. 3 – С.142–146.
107. Сербина, Е. А. Опыт изучения темпов роста пресноводных брюхоногих моллюсков семейства Bithyniidae по раковине / Е. А. Сербина // Сибирский экологический журнал. – 2010. – №1. – С. 29–39.
108. Сербина, Е. А. Влияние метацеркарий трематод на индивидуальную плодовитость *Bithynia troscheli* (Gastropoda: Bithyniidae) / Е. А. Сербина // Паразитология. – Вып. 1. – Т. 48 – 2014. – С. 3–19.
109. Сербина, Е. А. Брюхоногие моллюски / Е. А. Сербина, С. Н. Водяницкая // В кн. Биоразнообразие Карасукско-Бурлинского региона (Западная Сибирь). Макрозообентос. Под ред. д.б.н. Ю. С. Равкина. – Новосибирск, Из-во СО РАН, 2010. – С. 124–131.
110. Сербина, Е.А. Роль *Bithynia tentaculata* (Gastropoda: Prosobranchia) в циркуляции трематод в речной системе бассейна озера Чаны / Е. А. Сербина, Н. М. Растяженко, Е. Н. Ядренкина, Н. И. Юрлова // Новые знания о паразитах. Материалы V межрегиональной конференции «Паразитологические

исследования в Сибири и на Дальнем Востоке». Россия, Новосибирск, 2015. – С. 97–98.

111. Сербина, Е.А. Роль *Bithynia troscheli* (Gastropoda: Prosobranchia) в циркуляции трематод в речной системе бассейна озера Чаны / Сербина Е. А., Пономарева Н. М., Ядренкина Е. Н., Юрлова Н. И. // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Материалы VI межрегиональной научной конференции паразитологов Сибири и Дальнего Востока, посвященной 70-летию со дня рождения профессора Владимира Дмитриевича Гуляева, 4–6 сентября 2019 г. – Новосибирск: изд-во «Гарамонд», 2019. – С. 140–142.

112. Сергутина, Ю. О. Влияние зараженности партеногенетическими стадиями развития трематод на плодовитость моллюска *Planorbis planorbis* (Pulmonata, Planorbidae) / Ю. О. Сергутина, Н. М. Растяженко, Н. И. Юрлова // Современное состояние водных биоресурсов: Материалы 2-ой международной конференции/под ред. Е. В. Пищенко, И. В. Моружи. Россия, Новосибирск, 2010. – С 280.

113. Смирнова Н. П. Водный баланс / Н. П. Смирнова // В кн.: Пульсирующее озеро Чаны. – Л. : Наука, 1982. – С. 77–98.

114. Стадниченко, А. П. О зараженности брюхоногих моллюсков (Gastropoda) водоемов западных областей УССР личинками трематод / А. П. Стадниченко // Проблемы паразитологии. – 1967. – С. 197–199.

115. Судариков, В. Е. К методике работы с метацеркариями трематод отряда Strigeidida / В. Е. Судариков, А. А. Шигин // Тр. ГЕЛАН. – 1965. – Т. 15. – С. 159–165.

116. Судариков, В. Е. Метацеркарии трематод — паразиты пресноводных гидробионтов России. Отв. ред. В. И. Фрезе / В. Е. Судариков, А. А. Шигин, Ю. В. Курочкин, В. В. Ломакин, Р. П. Стенько, Н. И. Юрлова. –М.: Наука, 2002. – Т. 1. – 298 с.

117. Федоров, К. П. Гельминты грызунов в Северо-Кулундинской лесостепи / К. П. Федоров // Паразиты в природных комплексах Северной Кулунды. Труды Биол. ин-та СО АН СССР. – 1975. – Т. 7. – С. 153–179.
118. Федоров, К. П. Закономерности пространственного распределения паразитических червей / К. П. Федоров. – Новосибирск: Наука, 1986. – 255 с.
119. Фролова, Е. Н. Личинки трематод в моллюсках озер Южной Карелии / Е. Н. Фролова. – Ленинград: Наука, 1975. – 184 с.
120. Харитонов, А. Ю. Бореальная фауна и экологические факторы географического распространения стрекоз: автореф. дис. д-ра биол. наук: 03.00.09 / Анатолий Юрьевич Харитонов. – М., 1991. – 34 с.
121. Хохуткин, И. М. Моллюски Урала и прилегающих территорий. Семейство Прудовиковые Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes). Часть 1. Под ред. И.А.Васильевой / И. М. Хохуткин, М. В. Винарский, М. Е. Гребенников. — Екатеринбург: Голицынский, 2009. – 162 с.
122. Цукман, Н. Я. К зараженности моллюсков бассейна нижнего течения Днестра личиночными формами трематод / Н. Я. Цукман. – Киев. – 1967. – С. 207–208.
123. Черногоренко, М. И. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ / М. И. Черногоренко. – Киев: Наукова Думка. – 1983. – 212 с.
124. Чертопруд, М. В. Экологические группировки пресноводных Gastropoda центра Европейской России: влияние типа водоема и субстрата / М. В. Чертопруд, А. А. Удалов // Зоологический журнал РАН. – 1996. – Т. 75. – № 5. – 664–676.
125. Шигин, А. А. О роли свободноживущих стадий развития трематод в биоценозах / А. А. Шигин // Паразитология. – 1978. – Т. XII. – № 3. – С. 193–200.
126. Шигин, А. А. Морфологические критерии вида у церкарий рода *Diplostomum* (Trematoda: Diplostomatidae) и методы их изучения / А. А. Шигин // Паразитология. – 1996. – Т. 30. – № 5. – С. 425–439.

127. Шигин, А. А. О месте и роли трематод в биосфере / А. А. Шигин // Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. – 1997. – С. 192—208.
128. Шнитников, А. В. Изменчивость климатических и гидрологических условий в бассейне оз. Чаны в текущем столетии / А. В. Шнитников. М. Сморякова А, Л. И. Седова // В кн.: Пульсирующее озеро Чаны. – Л.: Наука, 1982. – С. 45–60.
129. Юрлов, А. К. Позвоночные животные озера Чаны и Причановского участка лесостепи / А. К. Юрлов, В. Г. Телепнев, В. М. Чернышов, А. П. Яновский, Я. Вейн, Г. К. Буре // В книге «Обзор экологического состояния озера Чаны (Западная Сибирь)» под ред. Васильева О. Ф., Вейн Я. – Новосибирск, изво «Гео», 2015. – с. 162–203.
130. Юрлова, Н. И. Моллюски промежуточные хозяева трематод оз. Малый Чан (юг Западной Сибири) / Н. И. Юрлова // IX конференция Украинского паразитологического общества. Украина, Киев, 1980. – С. 197–199.
131. Юрлова, Н.И. Моллюски - промежуточные хозяева трематод оз. Малый Чан (юг Западной Сибири) /Н.И. Юрлова //Киев. – 1981.
132. Юрлова, Н. И. Сезонная динамика зараженности моллюсков озера Малый Чан метацеркариями трематод семейства Echinostomatidae / Н. И. Юрлова // Паразиты и болезни водных беспозвоночных. – 1986а. – С. 157–158.
133. Юрлова, Н.И. Возрастная динамика зараженности моллюсков *Lymnaea stagnalis* метацеркариями трематод *Echinostoma revolutum* в районе оз. Малый Чан (Новосибирская область) / Н. И. Юрлова // X научная конференция УРНОП, Ч.2. – Киев, 1986б. – С. 81–82.
134. Юрлова, Н.И. Эколого-популяционный анализ жизненного цикла трематоды *D.chromatophorum* / Н. И. Юрлова // В кн. Популяционная биология гельминтов. – М. – МГУ, 1987. – С. 50–51.
135. Юрлова, Н.И. Биология трематоды *Diplostomum chromatophorum* (Brown, 1931) в условиях оз. Чаны / Н. И. Юрлова // В кн. Экология гельминтов позвоночных Сибири. Новосибирск. – Наука. – 1989а. – С. 64–76.

136. Юрлова, Н.И. Зараженность моллюсков рода *Lymnaea* партенитами *Diplostomum volvens* в бассейне оз. Чаны / Н. И. Юрлова // В кн. Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Новосибирск. – Наука. – 1989б. – С. 99–107.

137. Юрлова, Н.И. Ведение интенсивного рыбного хозяйства на оз. Чаны с учетом очага инвазии трематод рода *Diplostomum* / Н. И. Юрлова, Р. В. Бабуева, Ю. Ф. Малышев // В кн. Экология гельминтов позвоночных Сибири. Новосибирск. – Наука. – 1989. – С. 77–86.

138. Юрлова, Н.И. Зараженность моллюсков р. *Lymnaea* партенитами *D. volvens*, Nordmann, 1832 в бассейне оз. Чаны / Н. И. Юрлова // В кн. Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Новосибирск. – Наука. – 1990 – С. 99–107.

139. Юрлова, Н. И. Метациркуляции трематод семейства Echinostomatidae Dietz, 1909 в моллюсках озера Чаны / Н. И. Юрлова // Паразиты в природных комплексах и рискованные ситуации. Россия, Новосибирск, 1998. – С. 116–117.

140. Юрлова, Н. И. Изменение поведения моллюсков, связанное с паразитированием трематод / Н. И. Юрлова // Проблемы гидробиологии на рубеже веков. Россия, С-Пб, 2000. – С. 213–214.

141. Юрлова Н. И. Влияние паразитирования трематод на репродуктивный потенциал природной популяции *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda, Lymnaeidae) / Н. И. Юрлова // Зоологический журнал. – 2003. – Т. 82. – № 9. – С. 1027–1037.

142. Юрлова, Н. И. Многолетние изменения видового состава и численности легочных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata) в озере Чаны (юг Западной Сибири) / Н. И. Юрлова, С. Н. Водяницкая // Сибирский экологический журнал. – 2005. – № 2. – С. 255–266.

143. Юрлова Н. И. Сообщество партенит и личинок трематод в моллюске *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda, Pulmonata) в бассейне озера Чаны, юг Западной Сибири / Н. И. Юрлова, С. Н. Водяницкая // Принципы и способы сохранения

биоразнообразия. Материалы III Всероссийской научной конференции, 2008. – С. 225–226.

144. Юрлова, Н. И. Продукция церкарий трематод как потенциальная часть энергетического потока в озерных системах / Н. И. Юрлова, Н. М. Растяженко // Материалы V Съезда Паразитологического общества при РАН: Всероссийская конференция с международным участием. Россия, Новосибирск, 2013. – С. 224.

145. Юрлова, Н. И. Биомасса паразитов в озерных экосистемах: потенциальный вклад в энергетический поток / Н. И. Юрлова, Н. М. Растяженко // Функционирование и динамика водных экосистем в условиях климатических изменений и антропогенных воздействий». Материалы 5-й Международной конференции, посвященной памяти выдающегося гидробиолога, члена-корреспондента АН СССР, профессора Г. Г. Винберга. Россия, С.-Петербург, 2015. – С. 311–312.

146. Юрлова, Н. И. Пространственно-временное распределение партенит трематоды *Echinoparaphium recurvatum* в популяциях моллюсков / Н. И. Юрлова, Е. А. Сербина // VI Всероссийский симпозиум по популяционной биологии паразитов. Россия, Москва, 1995. – С. 115–116.

147. Юрлова, Н. И. Брюхоногие моллюски Чановской системы озер (юг Западной Сибири) / С. Н. Водяницкая, Е. А. Сербина // Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий. Россия, Курган, 1998. – С. 356–358.

148. Юрлова Н. И. Анализ взаимоотношений в системе паразит-хозяин (на примере моллюсков и трематод) / Н. И. Юрлова, С. Н. Водяницкая, В. В. Глухов // Успехи современной биологии. – 2000. – Т. 120. – №6. – С. 573–580.

149. Юрлова, Н. И. Оценка паразито-хозяинных трофических отношений трематод и моллюсков с использованием анализа стабильных изотопов / Н. И. Юрлова, Sh. Shikano, G. Kanaya Н. М. Растяженко, С. Н. Водяницкая // Паразитология. – 2014. – Т. 48. – Вып. 3 – С. 193–205.

150. Юрлова, Н. И.. Церкарии трематод как пищевой ресурс беспозвоночных животных в водно-болотных пищевых сетях / Н. И. Юрлова, Н. М. Растяженко, G. Kanaya, M. Urabe, Sh. Shikano // Новые знания о паразитах. Материалы V межрегиональной конференции «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке». Россия, Новосибирск, 2015. – С. 141–142.
151. Юрченко С. Н., Растяженко Н. М. Численность и биомасса макрозообентоса в приустьевых участках реки Каргат и в прибрежной зоне озера Фадиха (Бассейн оз. Чаны, юг Западной Сибири) / // Симбиоз – Россия 2016: материалы IX Всерос. конгр. молодых ученых-биологов (г. Пермь 4–6 июля 2016 г.) / отв. за вып. А. А. Елькин, В. Н. Терпугов; Перм. гос. нац. исслед. ун-т. – Пермь, 2016. – С. 74–76.
152. Яковлева, Г. А. Эхиностоматиды птиц Карелии / Г. А. Яковлева, Д. И. Лебедева, Е. П. Иешко // Ученые записки ПетрГУ: Естественные и технические науки. – 2011. – № 8 (121). – С. 24–28.
153. Яковлева, Г. А. Фауна трематод водоплавающих птиц Карелии / Г. А. Яковлева, Д. И. Лебедева, Е. П. Иешко // Паразитология. – 2012. – Т. 46. – № 2. – С. 98–110.
154. Ятченко, Н. И. Трематоды сем. Echinostomatidae в биоценозах оз. Малый Чан / Ятченко // I Всесоюзный съезд паразитоценологов. Украина, Киев. 1978. – 183–185.
155. Ятченко (Юрлова), Н. И. Гельминты диких утиных птиц юга Западной Сибири / Н. И. Ятченко (Юрлова) // Экология и морфология гельминтов Западной Сибири (ред. В.Е.Судариков). – 1979. – С. 157–189.
156. Adema, C. M. A comparative study of hemocytes from six different snails: morphology and functional aspects / C. M. Adema, R. A. Harris, E. C. van Deutekom-Mulder // J. Invertebr. Pathol. – 1992. – №. 59. – P. 24–32.
157. Ataev, G. L. Cellular response to *Echinostoma caproni* infection in *Biomphalaria glabrata* strains selected for susceptibility/resistance / G. L. Ataev, and

C Coustau // Developmental and Comparative Immunology. – 1999. – Vol. 23. – № 3 – P. 187–198.

158. Buddhadeb, M. Rhythm in emergence of cercariae of *Isoparorchis hypselobagri* from the snail *Indoplanorbis exustus* / M. Buddhadeb and C. D. Narayan // Panjab University Research Journal Science. – 2003. – № 53 (1–4). – P. 139–148.

159. Carney, W. P. Behavioral and morphological changes in carpenterants harboring dicrocoeliid metacercariae / W. P Carney // Am. Midl. Nat. – 1969. – Vol. 82. – № 2. – P. 605–611.

160. Charoenchai, A. Natural infection of trematodes in *Lymnaea (Radix) auricularia rubiginosa* in water reservoirs in Amphoe Muang, Khon Kaen Province / A. Charoenchai, S. Tesana, M. Pholpark // The Southeast Asian journal of tropical medicine and public health. – 1997. – Vol. 28, Suppl. 1. – P. 209.

161. Cheng, T. C. Enhanced growth as a manifestation of parasite and shell deposition in parasitism mollusks. // In: Cheng TC(ed) Aspects of the biology of symbiosis. University Park Press. Baltimore. – 1971. – P. 103–137.

162. Combes, C. Atlas Mondial Des Cercaires-Cemoires du Museum National D'Histoire Naturelle. Paris, Muse'um national d'histoire naturelle / C. Combes – 1980. – 254 p.

163. Dawies, T.W. An ultrastructural study of the effect of parasitism by larval *Schistosoma mansoni* on the calcium reserves of host, *Biomphalaria glabrata* / T. W. Dawies, & D. A. Erasmus // Cell and Tissue Research. – 1984. – Vol. 236. – P. 643–649.

164. Dikkeboom, R. Differences between blood cells of juvenile and adult specimens of the pond snail *Lymnaea stagnalis* / R. Dikkeboom, W. P. W. van der Knaap, E. A. Mueleman, T. Sminia // Cell Tissue Res. – 1984. – Vol. 238. P. 43–47.

165. Doi, H. Consequent Effects of Parasitism on Population Dynamics, Food Webs, and Human Health Under Climate Change / H. Doi and N. I. Yurlova // AMBIO. – 2011. – V. 40. – P. 332–334. Both authors contributed equally to this paper.

166. Doi, H. Estimating isotope fractionations between cercariae and host snail using isotope measurements designed for very small organism. / H. Doi, N. I. Yurlova, S. N. Vodyanitskaya, G. Kanaya, Sh. Shikano and E. Kikuchi // *Journal of Parasitology*. – 2010. – Vol. 96. – P. 314–317. Both authors contributed equally to this paper.
167. Dronen, N. O. Jr. Host-parasite population dynamics of *Haematoloechus coloradensis* Cort, 1915 (Digenea:). // *American Midland Naturalist*. – 1978. – V. 99. – P. 330–49.
168. Faltýnková, A. Larval trematodes (Digenea) in molluscs from small water bodies near Šeské Budšjovice, Czech Republic / A. Faltýnková // *Acta Parasitologica*. – 2005. – Vol. 50. – № 1. – P. 49–55.
169. Faltýnková, A. Larval trematodes in freshwater molluscs from the Elbe to Danube rivers (Southeast Germany): before and today / A. Faltýnková, W. Haas // *Parasitology Research*. – 2006. – Vol. 99. – P. 572–582.
170. Faltýnková A. Larval trematodes (Digenea) of the great pond snail, *Lymnea stagnalis* (L.), (Gastropoda, Pulmonata) in Central Europe: a survey of species and key to their identification. / A. Faltýnková, V. Našincová, L. Kablásková // *Parasite*. – 2007. – Vol. 14. – P. 39–51.
171. Fingerut, J. T. Larval swimming overpowers turbulent mixing and facilitates transmission of a marine parasite / J. T. Fingerut, C. A. Zimmer, R. K. Zimmer // *Ecology*. – 2003. – Vol. 84. – P. 2502–2515.
172. Fredensborg, B. L. Impact of trematodes on host survival and population density in the intertidal gastropod *Zeacumantus subcarinatus* / B. L. Fredensborg, K. N. Mouritsen and R. Poulin // *Marine Ecology Progress Series*. – 2005. – Vol. 290. – P. 109–117.
173. Fried, B. Emergence of cercariae of *Echinostoma caproni* and *Schistosoma mansoni* from *Biomphalaria glabrata* under different laboratory conditions. / B. Fried, R. LaTerra and Y. Kim // *Journal of Helminthology*. – 2002. – Vol. 76. – P. 369–371.

174. Fryer, S. E. *Schistosoma mansoni* modulation of phagocytosis in *Biomphalaria glabrata* / S. E. Fryer, and C. J. Bayne // Journal of Parasitology. – 1990. – Vol. 76. – № 1. – P. 45–52.
175. Fürst, T. Trematode infections: liver and lung flukes / T. Fürst, U. Duthaler, B. Sripa, J. Utzinger, J. Keiser // Infect Dis Clin North Am. 2012 Jun; 26 2): 399-419. doi: 10.1016/j.idc.2012.03.008.
176. G'érard, C. Consequences of a drought on freshwater gastropod and trematode communities / C. G'érard // Hydrobiologia. – 2001. – Vol. 459 – P. 9–18.
177. Gómez-Díaz, E. Trophic Structure in a Seabird Host-Parasite Food Web: Insights from Stable Isotope Analyses / E. Gómez-Díaz and J. Gonzalez-Solís // PLoS ONE. – 2010. – Vol. 5 – №5. e10454. doi:10.1371 /journal.pone.0010454.
178. Gornowicz, D. Total antioxidative status and the activity of peroxidase and superoxide dismutase in the haemolymph of *Lymnaea stagnalis* (L.) naturally infected with digenean trematodes / D. Gornowicz, K. Dmochowska, E. Zbikowska, K. Zolotowska // J. Mollusc. Stud. – 2013. – Vol. 79. – P. 225–229.
179. Gumble, A. The effect of light, temperature and pH on the emergence of *Schistosoma japonicum* cercariae from *Oncomelania nosophora* / A. Gumble, Y. Otori, L. S. Ritchie, and G. W. Hunter // Transactions of the American Microscopical Society. – 1957. – Vol. 76. – P. 87–92.
180. Hairston, N. G. On the mathematical analysis of schistosome populations / N. G. Hairston // Biology, Medicine. Bulletin of the World Health Organization. –1965. – Vol. 33. – P. 45–62.
181. Hechinger, R. F. Diversity increases biomass production for trematode parasites in snails / R. F. Hechinger, K. D. Lafferty and A. M. Kuris // Proceedings of the Royal Society B. – 2008. – Vol. 275. – P. 2707–2714.
182. Hechinger, R. F. How large is the hand in the puppet? Ecological and evolutionary effects on body mass of 15 trematode parasitic castrators in their snail host. / R. F. Hechinger, K. D. Lafferty, F. T. Mancini III, R. R. Warner, & A. M. Kuris // Evolutionary Ecology. – 2009. – Vol. 23. – P. 651–667.

183. Helluy, S. Relations hotes-parasites du trematode *Microphallus papillorobustus* (Rankin 1940). II. Modifications du comportement des *Gammarus* hotes intermediaires et localisation des metacercaries / S. Helluy // Ann. Parasitol. Hum. Comp. – 1983. – Vol. 58. – P. 1–17.

184. Hoskin, G. P. Light and electron microscopy of the host-parasite interface and histopathology of *Nassarius obsoletus* infected with rediae of *Himasthla quissetensis* / G. P. Hoskin // Annals of the New York Academy of Sciences. – 1975. – Vol. 266. – P. 497–512.

185. Humiczewska, M. Some enzymes associated with lipid catabolism in the *Fasciola hepatica* larvae-*Galba truncatula* system. I. Esterase and lipases / M. Humiczewska, K. Rajski // Wiad Parazytol. – 2005. – Vol. 51. – P. 233–238.

186. Humphries, J. E. Phagocytosis, or the adherence and internalization of small foreign particles (e.g., bacteria) is normally initiated by the binding of particles to specific cell receptors / J. E. Humphries, T. P. Yoshino // Integrative and Comparative Biology. – 2003. – Vol. 43. – P. 305–312.

187. Huxham, M. The effect of larval trematodes on the growth and burrowing behaviour of *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchiata) in the Ythan estuary, north-east Scotland / M. Huxham, D. Raffaelli, A.W. Pike // Journal of Experimental Marine. Biology and Ecology. – 1995. – Vol. 185. № 1. – P. 1–17.

188. Iakovleva, N. V. Rediae of echinostomatid and heterophyid trematodes suppress phagocytosis of haemocytes in *Littorina littorea* (Gastropoda: Prosobranchia). / N. V. Iakovleva, T. G. Shaposhnikova, and A. M. Gorbushin // Experimental Parasitology. – 2006. Vol. 113. – P. 24–29.

189. James, B. L. The effect of parasitism by larval Digenea on the digestive gland of the intertidal prosobranch *Littorina saxatilis* (Oliv.) subsp. *tenebrosa* (Montagu) / B. L. James // Parasitol. – 1965. – Vol. 55. – P. 93–115.

190. Jong-Brink, M. de. How trematode parasites interfere with reproduction of their intermediate hosts, freshwater snails / M. de Jong-Brink // Journal of Medical and Applied Malacology. – 1990. – Vol. 2. – P. 101–133.

191. Joose, J. *Trichobilharzia ocellata*: physiological characterisation of giant growth, glycogen depletion, and absence of reproductive activity in the intermediate snail host, *Lymnaea stagnalis* / J. Joose & R. van Elk // *Experimental Parasitology*. – 1986. – Vol. 62. – P. 1–13.
192. 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.
193. Koprivnikar, J. Effects of temperature, salinity, and water level on the emergence of marine cercariae / J. Koprivnikar and R. Poulin // *Parasitology Research*. – 2009a. – Vol. 105. – P. 957–965.
194. Koprivnikar, J. Interspecific and intraspecific variation in cercariae release / J. Koprivnikar and R. Poulin // *The Journal of Parasitology*. – 2009b. – Vol. 95. – № 1. – P. 14–19.
195. Krishnasamy, M. *Schistosoma spindale* cercaria production and shedding periodicity in *Indoplanorbis exustus* snails from Peninsular Malaysia / M. Krishnasamy, N. I. Chong, S. Ambu, J. Jeffery, K. Inder Singh // *Tropical Biomedicine*. – 2001. – Vol. 18. – №1. – P. 65–74.
196. 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, E. V. Antonova, V. V. Glupov // *J. Parasitol.* – 2014. – Vol. 100. – № 3. – P. 284–287.
197. Kube, S. A loss of fecundity in a population of mudsnails *Hydrobia ventrosa* caused by larval trematodes does not measurably affect host population equilibrium level. / S. Kube, J. Kube, and A. Bick // *Parasitology*. – 2006. – Vol. 132. – P. 725–732.
198. Kuntz, R. E. Effect of light and temperature on emergence of *Schistosoma mansoni* cercariae. / R. E. Kuntz // *Transactions of the American Microscopical Society*. – 1947. – Vol. 66. – P. 37–49.

199. Kuris, A. M. Ecosystem energetic implication of parasite and free-living diomass in three estuaries / A. M. Kuris, R. F. Hechinger, J. C. Shaw, K. L. Whitney, L. Aguirre-Macedo, C. A. Boch, A. P. Dobson, E. J. Dunham, B. L. Fredensborg, T. C. Huspeni, J. Lorda, L. Mababa, F. T. Mancini, A. B. Mora, W. Pfluger // *Nature*. – 2008. – Vol. 454. – P. 515–518.
200. Lafferty, K. D. Effects of parasitic castration on growth, reproduction and population dynamics of *Cerithidea californica* / K. D. Lafferty // *Marine Ecology Progress Series*. – 1993. – Vol. 96. – P. 229–237.
201. Leicht, K. An experimental heat wave changes immune defense and life history traits in a freshwater snail / K. Leicht, J. Jokela, O. Seppälä // *Ecol. Vol.* – 2013. – 3. – P. 861–871.
202. Lo, C. - T. Pattern of emergence and the effects of temperature and light on the emergence and survival of heterophyid cercariae (*Centrocestus formosanus* and *Haplorchis pumilio*) / C. - T Lo. and K. - M. Lee // *The Journal of Parasitology*. – 1996. – Vol. 82. – P. 347–350.
203. Loker, E. S. A comparative study of the life-histories of mammalian schistosomes / E. S. Loker // *Parasitology*. – 1983. – Vol. 87. – P. 343–369.
204. Loker, E. S. Excretory-secretory products of *Echinostoma paraensei* sporocysts mediate interference with *Biomphalaria glabrata* hemocyte functions / E. S. Loker, D. F. Cimino, and L. A. Hertel // *Journal of Parasitology*. – 1992. – Vol. 78. – № 1. – P. 104–115.
205. Loy, C. Prevalence of cercariae from *Lymnaea stagnalis* snails in a pond system in Southern Germany / C. Loy, W. Haas // *Parasitol Res.* – 2001. – Vol. 87. – P. 878–882.
206. Lowenberger, C. A. *Plagiorchis elegans*: emergence, longevity and infectivity of cercariae, and host behavioural modifications during cercarial emergence / C. A. Lowenberger, and M. E. Rau // *Parasitology*. – 1994. – Vol. 109. – P. 65–72.
207. McCarthy, H. O. Life history and life cycles: production and behaviour of trematode cercariae in relation to host exploitation and next-host characteristics. / H. O.

McCarthy, S. Fitzpatrick, S. W. B. Irwin // Journal of Parasitology. – 2002. – Vol. 88. – P. 910–918.

208. Mohandas, A. The effect of haemolymph extraction on distribution of lysosomal enzymes in *Lymnaea stagnalis* haemocytes: a cytochemical study. Comp. / A. Mohandas, C. M. Adema, W. P. W. van der Knaap, T. Sminia // Hematol. Int. – 1992. – Vol. 2. – P. 61–67.

209. Morley, N. J. Thermodynamics of cercarial development and emergence in trematodes. / N. J. Morley, J. W. Lewis // Parasitology. – 2013. – Vol. 140/ –№ 10. – P. 1211–24.

210. Mouritsen, K. N. The *Hydrobia ulvae*-*Maritrema subdolum* association: influence of temperature, salinity, light, water-pressure and secondary host exudates on cercarial emergence and longevity / K. N. Mouritsen // Journal of Helminthology. – 2002a. – Vol. 76. – № 4. – P. 341–347.

211. Mouritsen, K.N. The parasite-induced surfacing behaviour in the cockle *Austrovenus stutchburyi*: a test of an alternative hypothesis and identification of potential mechanisms / K. N. Mouritsen // Parasitology. – 2002b. – Vol. 124. – P. 521–528.

212. Mouritsen, K. N. The mud flat anemone–cockle association: Mutualism in the intertidal zone? / K. N. Mouritsen, R. Poulin // Oecologia. – 2003. – Vol. 135. – P. 131–137.

213. Neilson, R. Temporal host–parasite relationships of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) as revealed by stable isotope analyses. / R. Neilson, B. Boag, G. Hartley // Parasitology. – 2005. – Vol. 131. – P. 279–285.

214. Noda, S. Effects of infection with *Echinostoma paraensei* on the circulating haemocyte population of the host snail *Biomphalaria glabrata* / S. Noda, and E. S., Loker // Parasitology. – 1989. – Vol. 98. – P. 35–41.

215. Odening, K. Some freshwater cercariae from north Vietnam / K. Odening // In: Singh, K. S. & Tandan, B.K. (Eds), H. D. Srivastava Commemoration Volume. Izatnagar, Indian, Veterinary Research Institute. – 1970. – P. 455–466.

216. Phongsasakulchoti, P. Southeast Emergence of *Opisthorchis viverrini* cercariae from naturally infected *Bithynia* (Digoniostoma) *siamensis goniomphalos*. / P. Phongsasakulchoti, P. Sri-aroon, Y. Kerdpuech // The Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health. – 2005. – Vol. 36 (suppl. 1—4). – P. 189–91.
217. Pinheiro, J. Calcium determination in the Shell of *Lymnaea columella* (Mollusca, Gastropoda) infected with *Fasciola hepatica* (Platyhelminthes, Digenea) / J. & Pinheiro, S. B. Amato // Brazilian Archives of Biology and Technology. – 1995. – Vol. 38. – P. 761–767.
218. Popova O.N. The dragonflies of forest-steepes in West Siberia: fauna, ecology, biology // In book: *Odonata: Biology of Dragonflies* (Editor B.K.Tyagi). Madurai: Scientific Publishers (India). 2007. P. 89–104.
219. Poulin, R. Global warming and temperature-mediated increases in cercarial emergence in trematode parasites / R. Poulin // Parasitology. – 2006. – Vol. 132. – P. 143–151.
220. Preston, D. L. Biomass and productivity of trematode parasites in pond ecosystems / D. L. Preston, S. A. Orlofske, J. P. Lambden and P. T. J. Johnson // Journal of Animal Ecology. – 2013. – Vol. 82. – P. 509–517.
221. Probst, S. Histopathological of larval trematode infections in mudsnails and their impact on host growth: what causes gigantism in *Hydrobia ventrosa* (Gastropoda: Prosobranchia) / S. Probst, and J. Kube // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1999. – Vol. 238. – P. 49–68.
222. Romig, T. Cerebral larvae in the second intermediate host of *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi, 1819) and *Dicrocoelium hospes* Looss, 1907 (Trematoda, Dicrocoeliidae) / T. Romig, R. Lucius, W., Frank // Z. Parasitenk. – 1980. – Vol. 63. – P. 277–286.
223. Shikano, Sh. Integrating parasites into a lake food web. / Sh. Shikano, G. Kanaya, N. I. Yurlova, N. M. Rastyazhenko, M. Urabe // Tohoku University CNEAS 20th anniversary International symposium. Japan, Sendai. – 2015. – P. 94.

224. Schmidt, K. Emergence of cercariae of *Echinostoma trivolvis* from *Helisoma trivolvis* under different conditions / K. Schmidt A. and B. Fried // Journal of Parasitology. – 1996. – Vol. 82. – P. 674–676.
225. Seppälä, O. Maintenance of genetic variation in immune defense of a freshwater snail: role of environmental heterogeneity / O. Seppälä, J. Jokela // Evolution. – 2010. – Vol. 64. – P. 2397–2407.
226. Seppälä, O. Activation of the immune defence of the freshwater snail *Lymnaea stagnalis* by different immune elicitors / O. Seppälä, K. Leicht // J. Exp. Biol. – 2013. – Vol. 216. – P. 2902–2907.
227. Serbina, E. A. The effect of trematode parthenites on the individual fecundity of *Bithynia troscheli* (Prosobranchia: Bithyniidae) / E. A. Serbina // Acta Parasitologica. – 2015. – Vol. 60. – № 1. – P. 40–49.
228. Shikano, Sh. Integrating parasites into a lake food web / Sh. Shikano, G. Kanaya, N. I. Yurlova, N. M. Rastyazhenko, M. Urabe // Tohoku University CNEAS 20th anniversary International symposium. Japan, Sendai, 4–6 December. – 2015. – P. 94.
229. Shostak, A. W. Photocycledependent emergence by cercariae of *Halipegus occidualis* from *Helisoma anceps*, with special reference to cercarial emergence patterns as adaptations for transmission / A. W. Shostak and G. W. Esch // Journal of Parasitology. – 1990. – Vol. 76. – P. 790–795.
230. Sindermann, C. J. Ecological studies of marine dermatitis-producing schistosome larvae in northern New England / C. J. Sindermann // Ecology. – 1960. – Vol. 41. – P. 678–684.
231. Sluiter, J. F. The relationship between miracidial dose, production of cercariae, and reproductive activity of the host in the combination *Trichobilharzia ocellata* and *Lymnaea stagnalis* / J. F. Sluiter, C. C. M. Brussaard-Wust, and E. A. Meuleman // Zeitschrift fur Parasitenkunde. – 1980. – Vol. 63. – P. 13–26.
232. Sminia, T. A comparative morphological and enzyme histochemical study on blood cells of the freshwater snails *Lymnaea stagnalis*, *Biomphalaria glabrata*, and

Bulinus truncates / T. Sminia, L. A.. Barendsen // J. Morphol. – 1980. – Vol. 165. – P. 31-39.

233. Soldánová, M. Larval trematode communities in *Radix auricularia* and *Lymnaea stagnalis* in a reservoir system of the Ruhr River. / M. Soldánová, C. Selbach, B. Sures, A. Kostadinova, A. Pérez-del-Olmo // Parasites and Vectors. – 2010. – Vol. 3. – P. 56–68.

234. Sorensen, R. E. Parasite influences on host life history: *Echinostoma revolutum* parasitism of *Lymnaea elodes* snails / R. E. Sorensen, and D. J. Minchella // Oecologia. – 1998. – Vol. 115. – P. 188–195.

235. Terhune, J. S. *Bolbophorus confusus* infections in channel catfish in northwestern Mississippi and effects of water temperature on emergence of cercariae from infected snails / J. S. Terhune, D. J. Wise and L. H. Khoo // North American Journal of Aquaculture. – 2002. – Vol. 64. – P. 70–74.

236. Théron, A. Development of accessory sexual organs in *Biomphalaria glabrata* (Planorbidae) in relation to timing of infection by *Schistosoma mansoni*: consequences for energy utilization patterns by the parasite / A. Théron, and C. Ge'ard // Journal of Molluscan Studies. – 1994. – Vol. 60. – P. 25–31.

237. Théron, A. Early enhanced growth of the digestive gland of *Biomphalaria glabrata* infected with *Schistosoma mansoni*: side effect or parasite manipulation? / A. Théron, C. Ge'ard, H. Mone // Parasitol Res. – 1992. – Vol. 78. – P. 445–450.

238. Théron, A. *Schistosoma mansoni*: cercarial shedding patterns from a mixed infection of *Biomphalaria glabrata* with two (early and late) chronobiological variants / A. Théron, G. Mouahid, H. Moné // Parasitology Research. – 1997. – Vol. 83. – P. 356 – 358.

239. Thieltges, D. W. Production of marine trematode cercariae: a potentially overlooked path of energy flow in benthic systems / D. W Thieltges., X. Montaudouin, B. Fredensborg, K. T. Jensen, J. Koprivnikar, R. Poulin // Marine Ecology Progress Series. – 2008. – Vol. 372. – P. 147–155.

240. Thomas, F. Manipulation of a mollusc by a trophically transmitted parasite: convergent evolution or phylogenetic inheritance? / F. Thomas, R. Poulin, // *Parasitology*. – 1998. – Vol. 116. – P. 431–436.

241. Thompson, S. N. Physiological alterations during parasitism and their effects on host behavior / S. N. Thompson // «In Parasitism and Host Behavior» (ed. C. J. Barnard and J. M. Behnke). – Taylor and Francis, London, UK. – 1990. – P. 64–94.

242. Toledo, R. The life-cycle of *Echinostoma friedi* n. sp. (Trematoda: Echinostomatidae) in Spain and a discussion on the relationships within the 'revolutum' group based on cercarial chaetotaxy / R. Toledo, C. Muñoz-Antolí, J. G. Esteban // *Systematic Parasitology*. – 2000. – Vol. 45. – № 3. – P. 199–217.

243. Toledo, R. Larval trematode infections in freshwater gastropods from the Albufera Natural Park in Spain / R. Toledo, C. Munoz-Antoli, M. Perez, J. G. Esteban // *J. Helminthol.* – 1998. – Vol. 72. – № 2. – P. 79–82.

244. Umadevi, K. Effects of light and temperature on the emergence of *Haplorchis pumilio* cercariae from the snail host, *Thiara tuberculata* / K. Umadevi and R. Madhavi // *Acta Parasitologica*. – 1997. – Vol. 42. – P. 12–16.

245. Vayrynen, T. Patterns of trematode parasitism in lymnaeid snails from northern and central Finland. / T. Vayrynen, , R. Siddall, E. T. Valtonen, and J. Taskinen // *Ann. Zool. Fenn.* – 2000. – Vol. 37. – P. 189–199.

246. Vorontsova, Y. L. Do snails *Lymnaea stagnalis* have phenoloxidase activity in hemolymph? / Y. L. Vorontsova, I. A. Slepneva, N. I. Yurlova, V. V. Glupov // *Invertebrate Survival Journal*. – 2015. – Vol. 12. – P. 5–12.

247. Yoder, H. R. Larval trematode assemblages in the snail *Lymnaea stagnalis* from Southeastern Wisconsin. / H. R. Yoder, and R. James Coggins // *Journal of Parasitology*. – 1998. – Vol. 84. – P. 259–268.

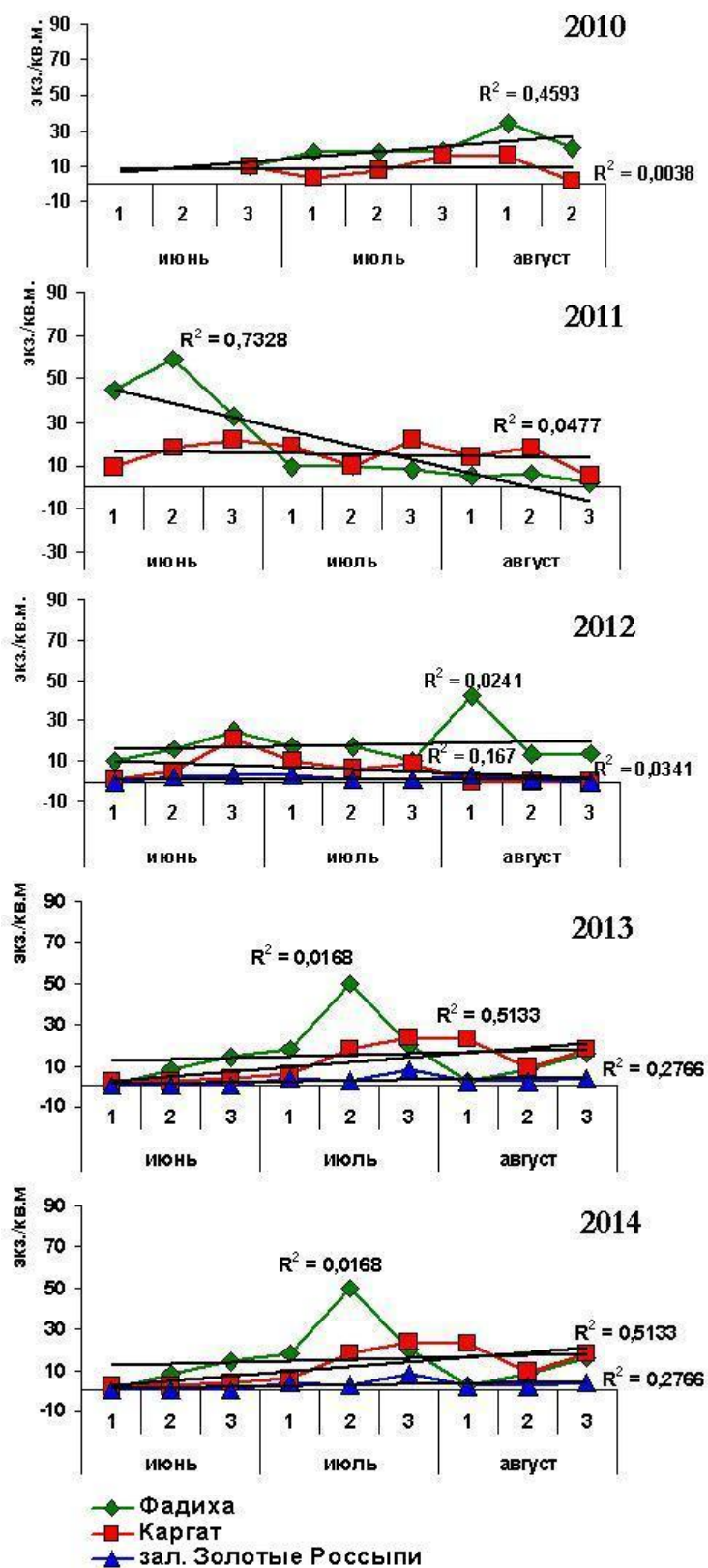
248. Yurlova, N. I. Productivity and biomass of trematode (Digenea) parasites in lake ecosystems / N. I. Yurlova // *Doklady Biological Sciences*. – 2016. – Vol. 466, P. 28–31.

249. Yurlova, N. I. Biomass of parasite in lake ecosystems, south of Western Siberia / N. I. Yurlova, N. M. Rastayazhenko // Tohoku University CNEAS 20th anniversary International symposium. Japan, Sendai, 4–6 December. – 2015. – P. 92.
250. Yurlova, N. I. Temporal Variation in Prevalence and Abundance of Metacercariae in the Pulmonate Snail *Lymnaea stagnalis* in Chany Lake, West Siberia, Russia: Long-Term Patterns and Environmental Covariates / N. I. Yurlova, S. N. Vodyanitskaya, E. A. Serbina, V. Y. Biserkov, B B. Georgiev, N H. Chipev // Journal of Parasitology. – 2006. – Vol. 92. – №. 2. – P. 249–259.
251. 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, E. A. Serbina, V. V. Glupov // Parasitology International 66 (2017) 355–364 <http://dx.doi.org/10.1016/j.parint.2016.11.017>
252. Żbikowska, E. One snail – three Digenea species, different strategies in host-parasite interaction / E. Żbikowska // Animal Biology. – 2011. – Vol. 61. – P. 1–19.
253. Żbikowska E. Infestation of *Lymnaea stagnalis* by digenean flukes in the Jeziorak Lake / E. Żbikowska, J. Kobak, J. Żbikowski, J. Kąklewski // Parasitology Research. – 2006. – Vol. 99. – P. 434–439.
254. Zhytova, O. P. Cercaria of the trematode *Plagiorchis mutationis* (Trematoda,) from the pond snails, *Lymnaea stagnalis*, in Ukraine / O. P. Zhytova // Vestnik zoologii. – 2010. – Vol. 44. – №4. – P. 29–32.

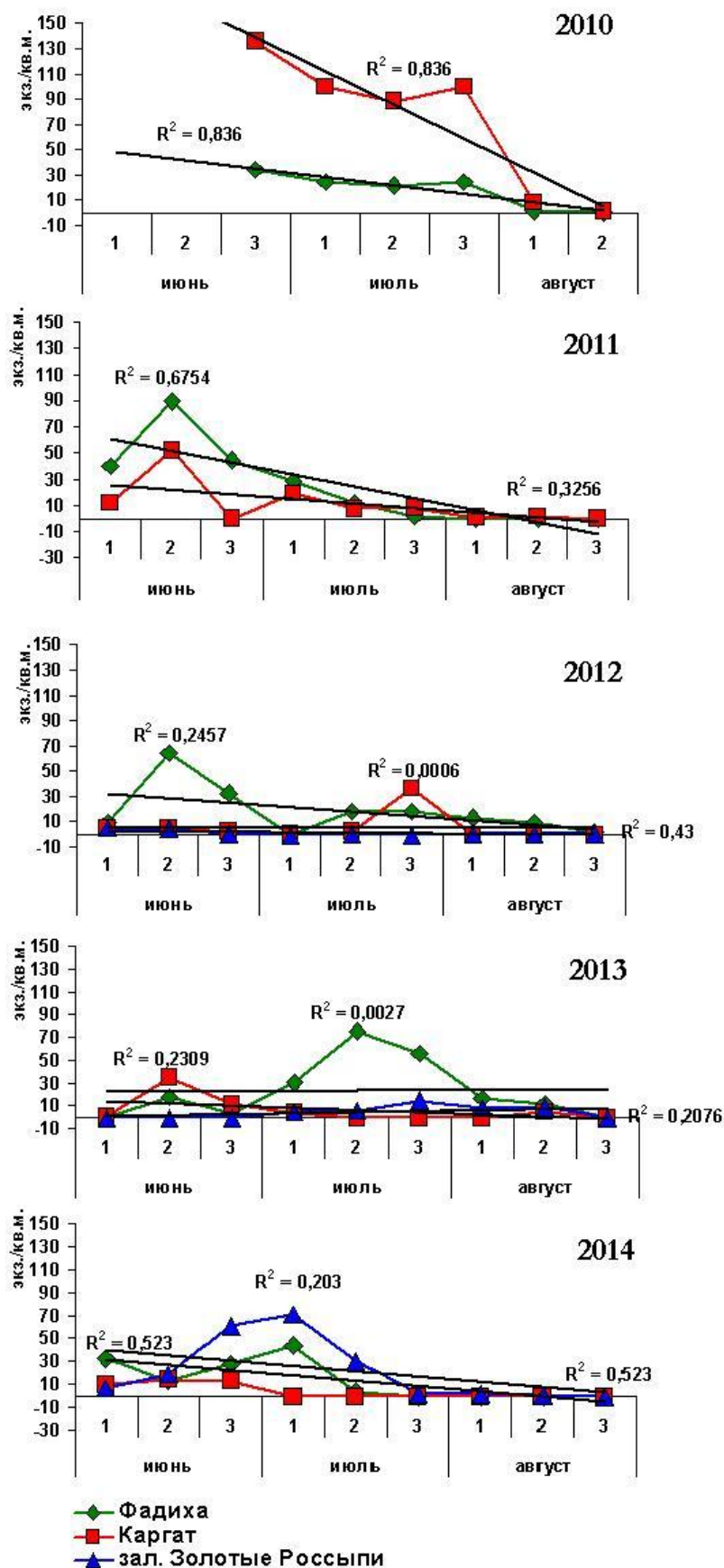
ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1

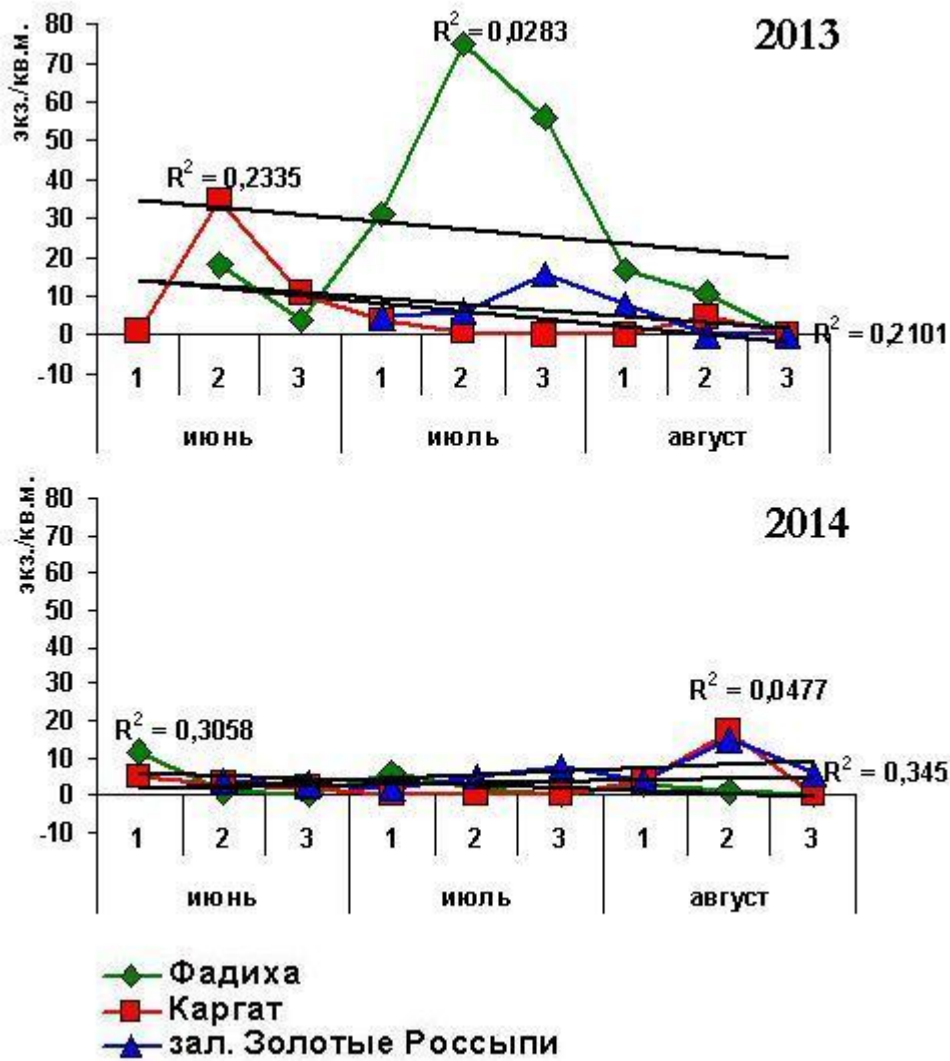
Сезонная динамика численности моллюсков *L. stagnalis* в бассейне озера Чаны, 2010–2014.



Сезонная динамика численности ушковых прудовиков в бассейне озера Чаны, 2010–2014.

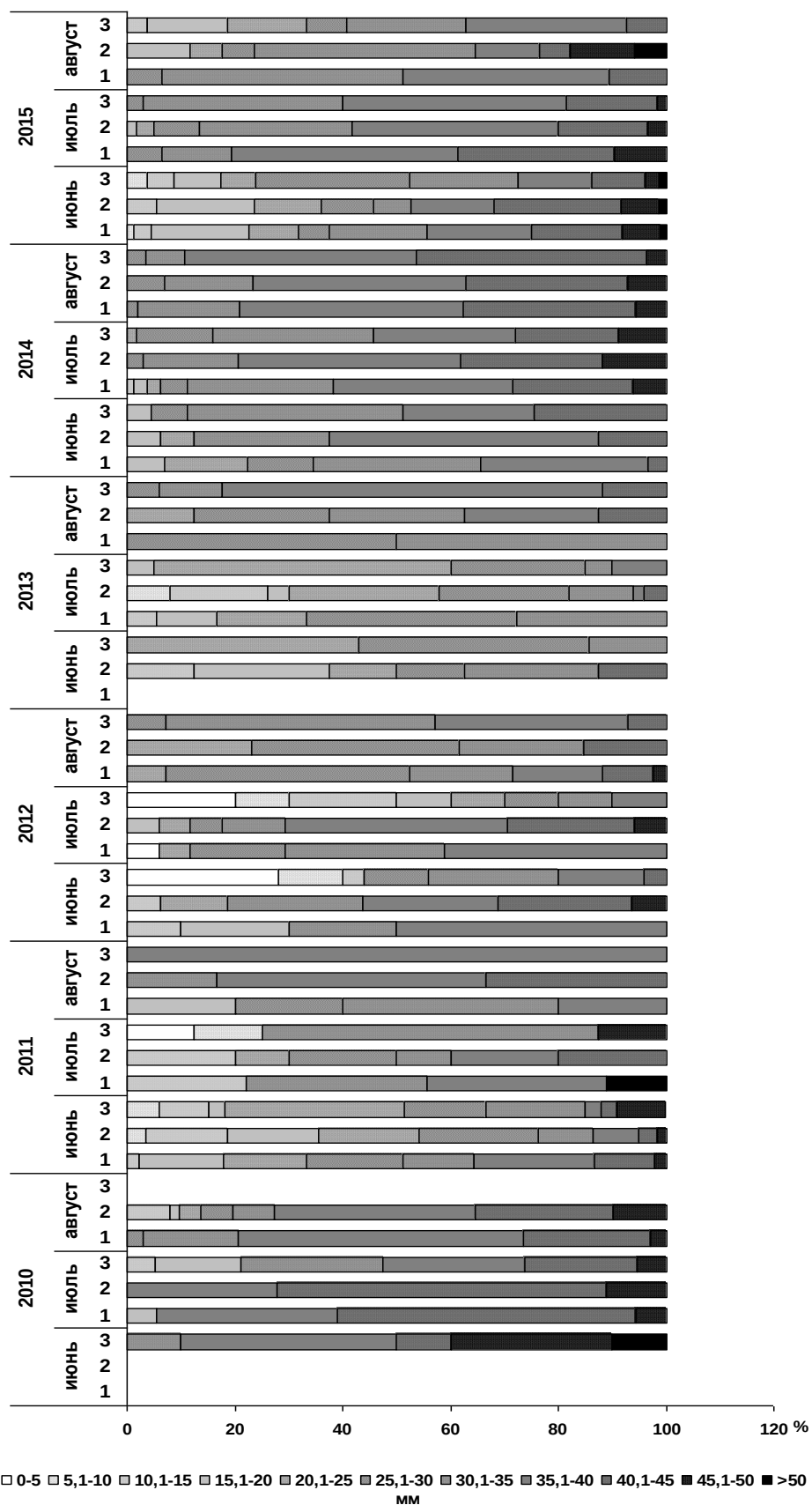


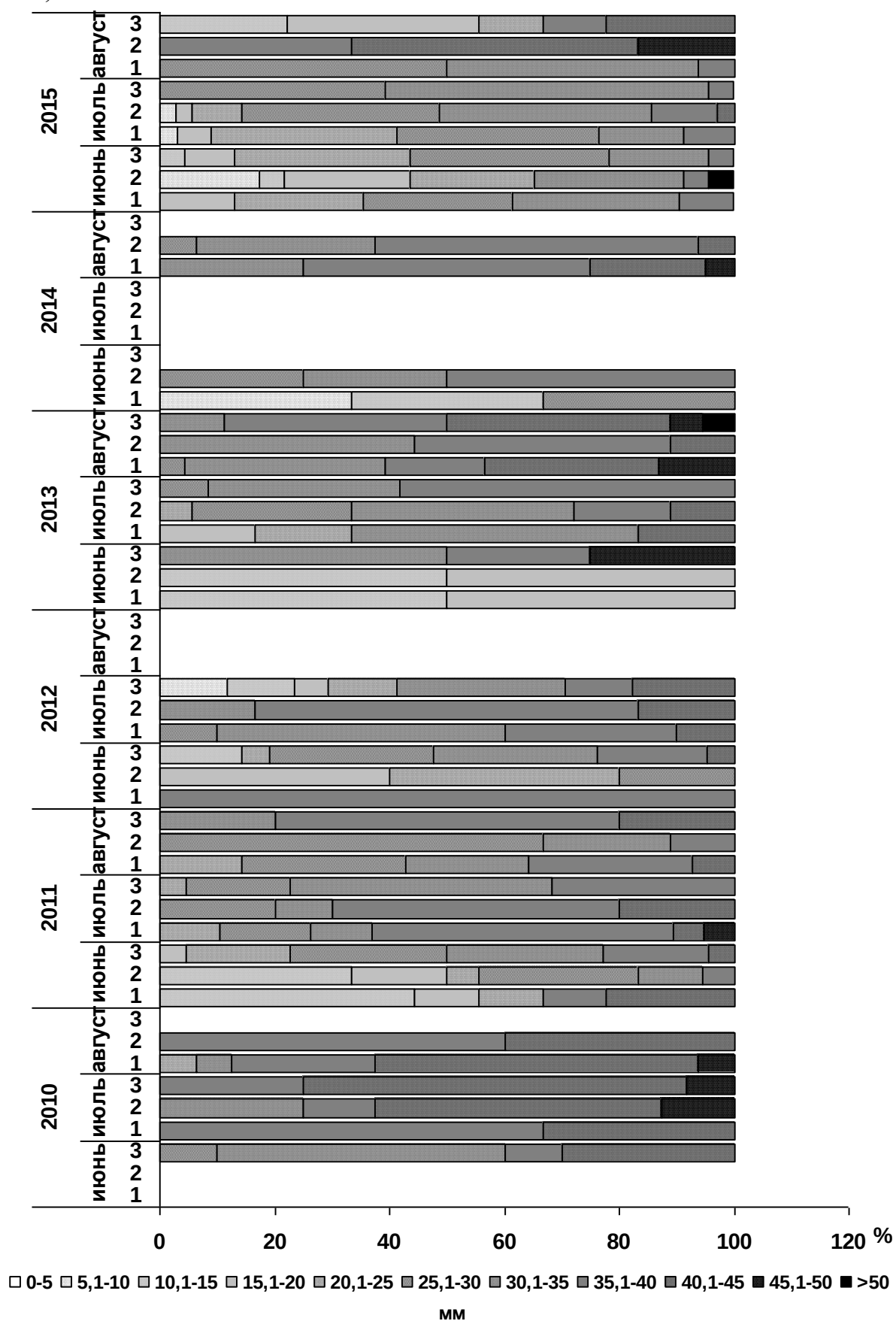
Сезонная динамика численности малого болотного прудовика в бассейне озера Чаны, 2013–2014.

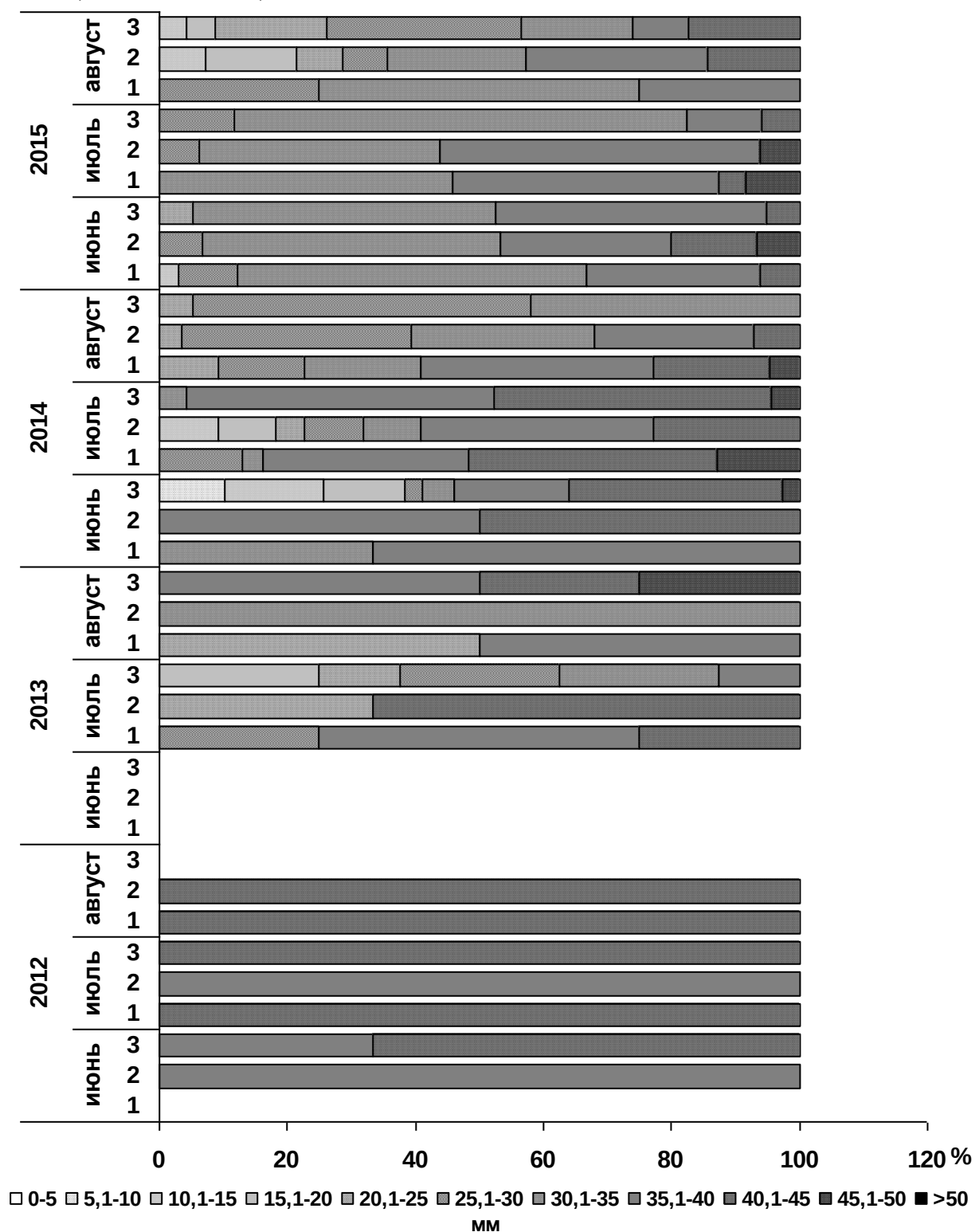


Приложение 2

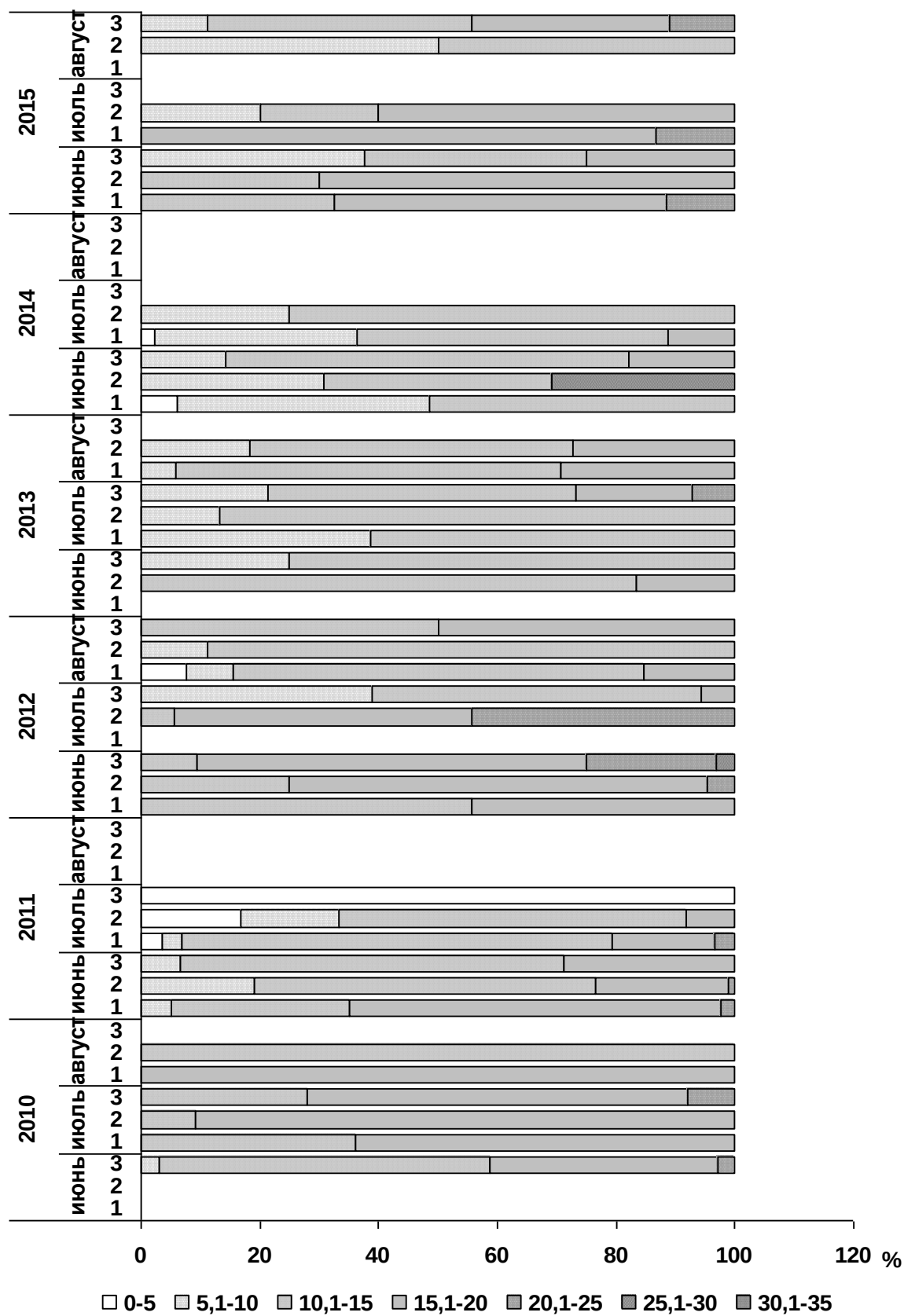
Размерная структура популяции моллюсков *L. stagnalis*, оз. Фадиха, 2010–2015 гг, %.



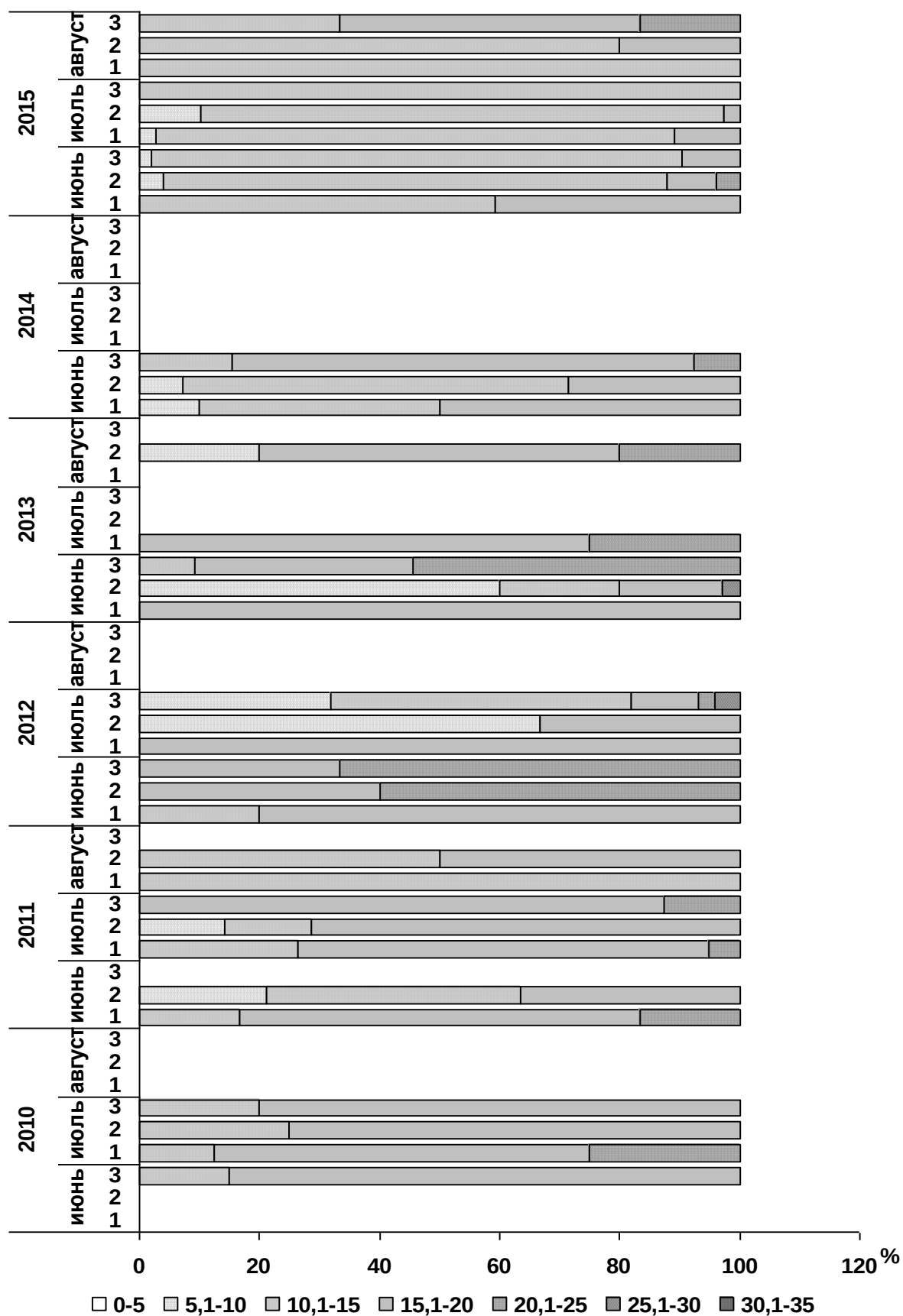




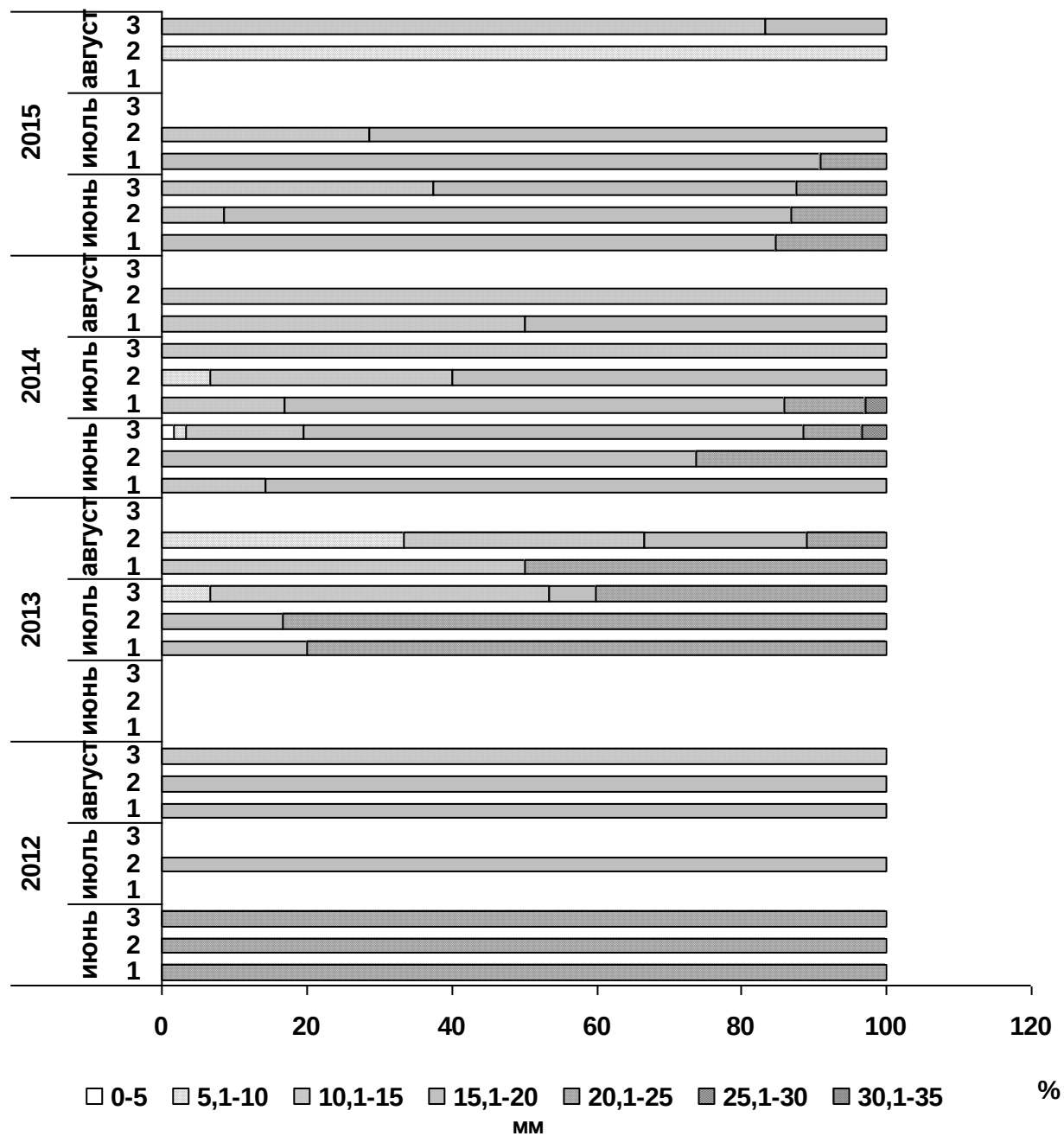
Размерная структура ушковых прудовиков, оз. Фадиха, 2010–2015 гг, %.



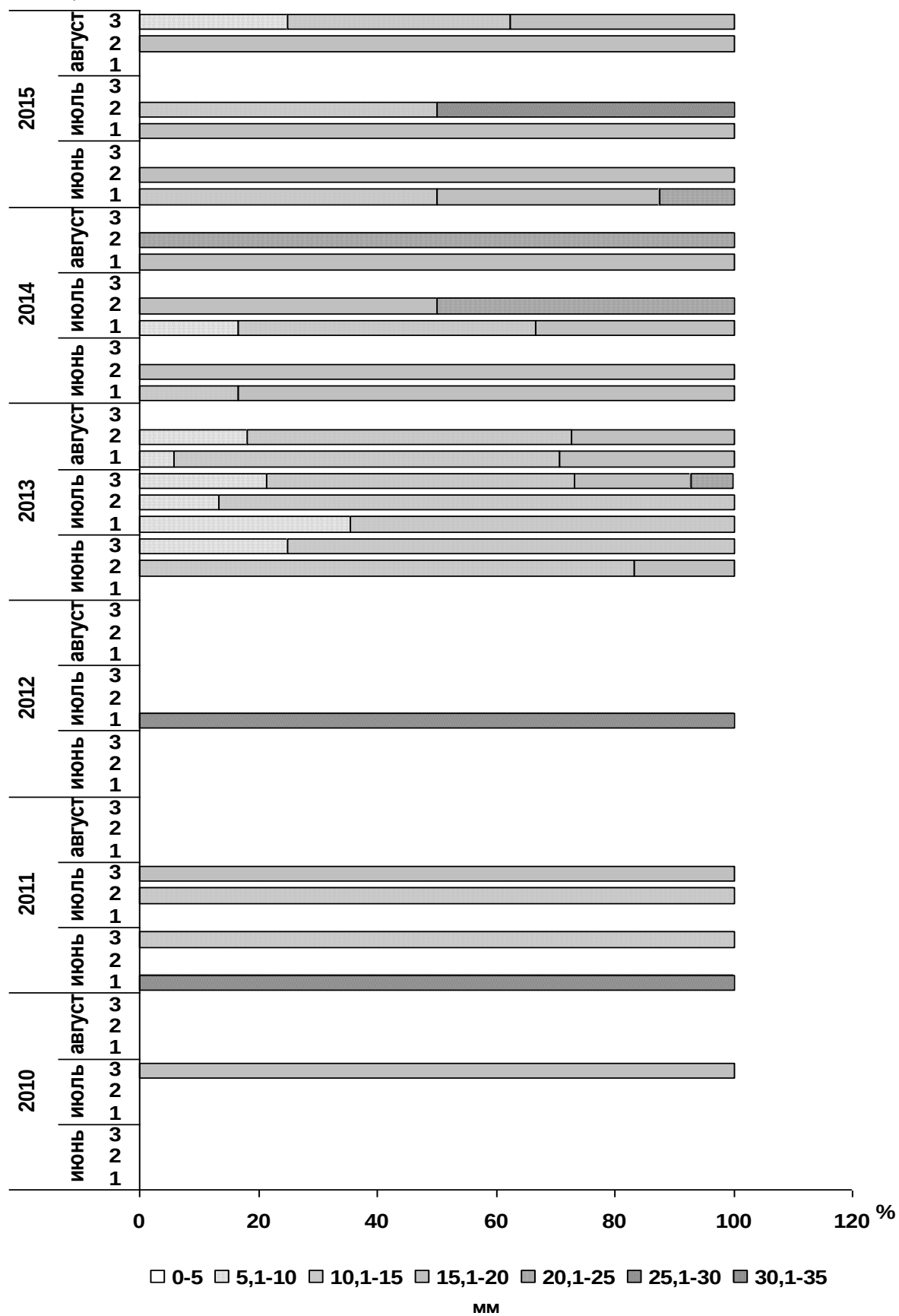
Размерная структура ушковых прудовиков, р. Каргат, 2010–2015 гг, %.



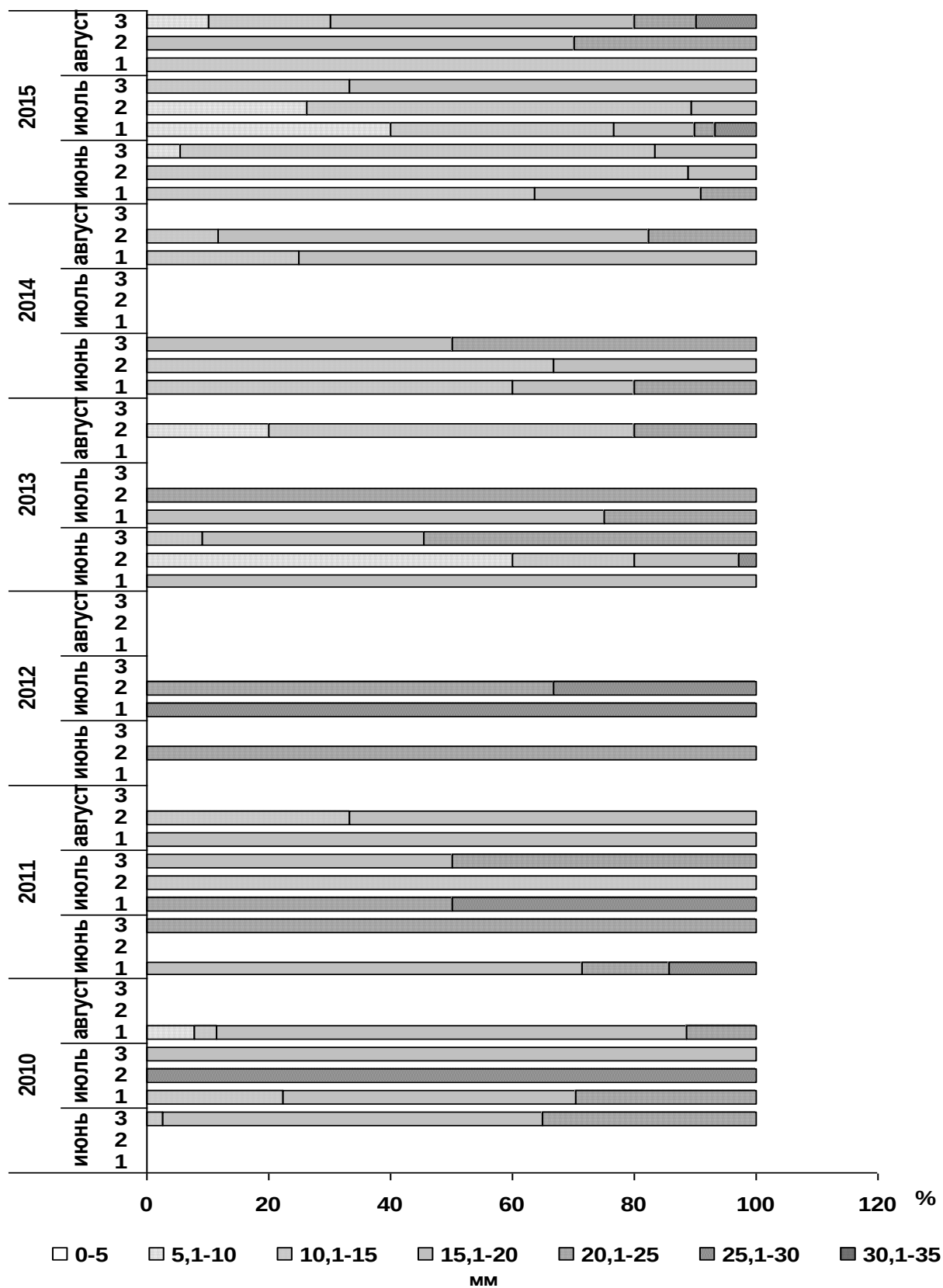
Размерная структура ушковых прудовиков, зал. Золотые Россыпи, 2012–2015 гг, %.



Размерная структура малых болотных прудовиков, оз. Фадиха, 2010–2015 гг, %.



Размерная структура малых болотных прудовиков, р. Каргат, 2010–2015
гг, %.



Размерная структура малых болотных прудовиков, зал. Золотые Россыпи, 2013–2015 гг, %.

