

**ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ СУЩЕСТВОВАНИЯ ЛОКАЛЬНЫХ  
МИКРОГЕМИПОПУЛЯЦИЙ ТРЕМАТОД В МОЛЛЮСКЕ BITHYNIA  
TENTACULATA (GASTROPODA: PROSOBRANCHIA)**

**Е.В. КОЗМИНСКИЙ**

*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия*

*Bithynia tentaculata*  
(Gastropoda: Prosobranchia)  
зақымдануының маусымдық  
динамикасы ерекшеліктерін  
сараптау негізінде  
трематодтардың үш түрінің -  
*Psilotrema tuberculata* (Fil., 1857)  
Muhling, 1898), *Sphaeridiotrema*  
*globulus* (Rudolphi, 1819) (*Psilos-*  
*tomatidae* тұқымдасы) и *Metor-*  
*chis intermedius* (Heinemann, 1937)  
(*Opisthorchidae* тұқымдасы)  
локальдық гемиопопуляциясының  
(ЛГП) табиғи жағдайларда  
тіршілік ету ұзақтығын бағалау  
алынды. *Psilostomatidae* ЛГП-  
ның моллюскада тіршілік  
етуінің жалпы ұзақтығы екі  
жылғы жуық уақытты құрайды.  
Моллюскалардың көпшілігі  
шілде-тамыз айларында  
зақымдалады. Моллюсканын  
паразитпен зақымдалуы мен  
судың орташа температурасы  
20°C болған жағдайда ЛГП-ның  
дамуының арасындағы уақыт 97  
тәулікті құрайды. Сондықтан  
псилостоматидтердің жас ЛГП-  
ның көпшілігі қыстап шығып, өз  
дамуын келесі жылдың көктемінде  
жаңартады. Даму жене

**ВВЕДЕНИЕ**

Пресноводные переднежаберные моллюски *Bithynia tentaculata* (Linne, 1758) служат первым промежуточным хозяином для ряда трематод, вызывающих заболевания человека [1,2] и эпизоотии у водоплавающих птиц [3, 4]. Несмотря на то, что накоплены достаточно обширные данные по биологии и жизненным циклам этих паразитов, особенности их популяционной динамики изучены недостаточно. В частности, практически отсутствуют данные по динамике развития и продолжительности существования локальных микрогемиопуляций (далее - ЛГП) паразитов в первом промежуточном хозяине. Изучение этих вопросов необходимо как с точки зрения познания жизненных циклов этих паразитов, так и при планировании мероприятий по ограничению их численности.

В настоящей работе приводятся данные по продолжительности развития до момента созревания и времени существования зрелых ЛГП для трех видов трематод - *Psilotrema tuberculata* (Fil., 1857) Muhling, 1898),

церкариялар шығара бастаудан кейін псилостоматидтердің ересек ЛГП-ның тирилік ұзақтығы тағы да бір жылға жуық уақытты құрайды. Моллюскалардың зацымдануы қыркүйек-қазан айларында өтіп, жас ЛГП қыстап, дамуын келесі жылы аяқтайды. ЛГП дамыған соң зақымдалған моллюскалар 2-3 айдың ішінде тирилігін жояды.

На основе анализа особенностей сезонной динамики зараженности *Bithynia tentaculata* (Gastropoda: Prosobranchia), получены оценки продолжительности существования в естественных условиях локальных микрогемипопуляций (ЛГП) трех видов трематод - *Psilotrema tuberculata* (Fil., 1857) Muhling, 1898), *Sphaeridiotrema globulus* (Rudolphi, 1819) (сем. Psilostomatidae) и *Metorchis intermedius* (Heinemann, 1937) (сем. Opisthorchiidae). Общая продолжительность существования ЛГП Psilostomatidae в моллюсках составляет около двух лет. Большинство моллюсков заражается в июле-августе. Промежуток времени между заражением моллюсков паразитом и созреванием ЛГП при средней температуре воды 20°C составляет порядка 97 суток. Поэтому большинство молодых ЛГП псилостоматид зимует и возобновляют свое развитие весной следующего года. После созревания и начала продукции церкарий, продолжительность существования зрелых ЛГП псилостоматид составляет еще около года. Общая

*Sphaeridiotrema globulus* (Rudolphi, 1819) (сем. Psilostomatidae) и *Metorchis intermedius* (Heinemann, 1937) (сем. Opisthorchiidae), полученные на основе анализа особенностей сезонной динамики зараженности битиний в естественных условиях.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.

*Bithynia tentaculata* - широко распространенные пресноводные моллюски, предпочитающие слабопроточные водоемы. Высота раковины наиболее крупных битиний достигает 15 мм. Продолжительность жизни моллюсков не превышает пяти лет. Битиний раздельнополы. Большинство особей достигает полового созревания на третьем году жизни. В зимний период (в обследованном нами биотопе - с октября по апрель) моллюски зарываются в грунт и неактивны [5, 6].

Сбор моллюсков для исследования осуществлялся в небольшом пруду, расположенном в лесопарке "Сосновка" г. Санкт-Петербурга с октября 1991 по октябрь 1996 г. Отбор проб производился в весенне-осенний период (с апреля по октябрь), один раз в конце каждого месяца. При сборе материала использовали модифицированную методику простого случайного сбора: с помощью гидробиологического сачка облавливали водную растительность и верхний слой грунта, собранные пробы промывали через сито с диаметром ячейки 0.5 мм и разбирали также, как и при обычном количественном учете. У каждого моллюска определяли возраст по годовым кольцам на раковине [6] и измеряли ее максимальный диаметр с точностью  $\pm 0.1$  мм. Далее, всех моллюсков в возрасте одного года и старше вскрывали. При вскрытии, определяли пол моллюсков и их заражение партенитами трематод. У

*продолжительность существования ЛПП Metorchis intermedius в битиниях составляет около года. Заражение моллюсков происходит в сентябре - октябре, молодые ЛПП зимуют и завершают развитие на следующий год. После созревания ЛПП, зараженные моллюски погибают в течение 2-3 месяцев.*

*Longevity of local microhemipopulations (LMHP) of three trematode species - Psilotrema tuberculata (Fil., 1857) Muhling, 1898), Sphaeridiotrema globulus (Rudolphi, 1819) (сем. Psilostomatidae) и Metorchis intermedius (Heinemann, 1937) (сем. Opisthorchidae) - under natural conditions was estimated through the analysis of seasonal changes in infection of Bithyniatentaculata (Gastropoda: Prosobranchia). Total lifetime of LMHP of Psilostomatidae in mollusks takes about two years. Most of the mollusks become infected in July-August. The term between getting infected with parasite and maturation of its LMHP is 97 days at 20°C water temperature. Therefore most of young LMHP of Psilostomatidae winter and resume their development in spring next year. After maturation and the onset of cercariae production the lifetime of mature Psilostomatidae LMHP takes about one year. Total lifetime of Metorchis intermedius in Bithynia is about one year. Infection of mollusks occurs in September-October. Young LMHP hibernate and complete their development next year. The infected mollusks die in 2-3 months after maturation of LMHP.*

зараженных моллюсков отмечали состояние половой системы, определяли локализацию партенит и стадию развития паразитов (партениты с зародышевыми шарами, партениты с эмбрионами церкарий и партениты с развитыми церкариями [7].

Было обследовано, в общей сложности, около 16 тыс. *B.tentaculata*, в том числе вскрыто около 6 тыс. моллюсков.

Данные по возрастной и сезонной динамике зараженности битиний в обследованном биотопе детально рассмотрены в работе Г.Л.Атаева с соавторами [7]. Изменения демографической структуры популяции битиний в период исследований проанализированы Е.В.Козминским [6].

Время существования локальных микрогемипопуляций паразитов оценивали на основе анализа динамики зараженности в пределах когорт, т.е. групп особей одинакового возраста, родившихся на протяжении одного сезона размножения [8]. При обработке результатов наблюдений использовали общепринятые статистические методы [9, 10].

#### РЕЗУЛЬТАТЫ.

Заражение битиний партенитами обоих видов псилостоматид обнаружено во всех возрастных группах *Bithynia tentaculata*. Как в случае *Sphaeridiotrema globulus*, так и в случае *Psilotrema tuberculata*, экстенсивность инвазии увеличивается с возрастом моллюсков [7]. У сеголеток встречаются преимущественно ранние стадии развития псилостоматид, которые крайне редко удается идентифицировать до вида. Достоверное заражение сеголеток партенитами *P.tuberculata* на стадии эмбрионов церкарий было зафиксировано только однажды - 26 августа

1994 г., у особи с диаметром раковины 5.8 мм. Достоверных (т.е. идентифицированных до вида) заражений сеголеток битиний партенитами *Sphaeridiotrema globulus* не обнаружено.

Максимум зараженности *Psilotrema tuberculata* (Рис. 1, А) обычно приходится на конец августа, реже - на конец июля или сентября. В последующем зараженность постепенно снижается. Динамика зараженности в первой половине сезона несколько различается в разных возрастных группах *Bithynia tentaculata*. У моллюсков в возрасте одного года, экстенсивность инвазии постепенно возрастает в начале сезона. В возрастных группах 2+ и старше, наблюдается дополнительный локальный максимум в конце апреля, в мае - июне наблюдается кратковременное снижение экстенсивности инвазии, далее зараженность начинает увеличиваться. Сезонная динамика зараженности битиний *Sphaeridiotrema globulus* (Рис. 1, Б), в целом, сходна с таковой *Psilotrema tuberculata*, однако весеннее снижение экстенсивности инвазии у моллюсков в возрасте 2+ и старше выражено несколько хуже. Подобная, типичная, сезонная динамика наблюдалась в 1992, 1993 и 1996 гг. В 1994 и 1995 гг. значительные демографические изменения в популяции хозяина привели к ее нарушению [6, 7].

Незрелые ЛГП псилостоматид отчетливо преобладают осенью и весной. В случае сеголеток *Bithynia tentaculata* они обнаруживаются уже в конце августа - сентябре. Доля зрелых ЛГП увеличивается начиная с июня и максимальна во второй половине лета.

Попарное сравнение экстенсивности инвазии *B. tentaculata* партенитами псилостоматид в октябре предыдущего и апреле последующего года в пределах когорт показало, что они, за редким исключением, не различаются [7].

Заражение *Metorchis intermedius*

впервые зафиксировано у битиний в возрасте одного года. Так же, как и в случае псилостоматид, экстенсивность инвазии *M. intermedius* плавно нарастает с возрастом *Bithynia tentaculata* [7].

Первых битиний, зараженных *Metorchis intermedius*, обычно удается обнаружить в конце мая, очень редко - в апреле; в последующем, экстенсивность инвазии нарастает, достигая максимума в конце июля (реже - в июне или августе). Во второй половине лета и осенью происходит снижение экстенсивности инвазии (Рис. 1, В). В конце октября моллюски, зараженные партенитами *M. intermedius* либо редки, либо (в некоторые годы) вообще не встречаются. ЛГП паразита на стадии зародышевых шаров удается обнаружить только в конце октября и апреля.

#### ОБСУЖДЕНИЕ.

Как показывают полученные нами данные, уровень зараженности *Bithynia tentaculata* партенитами псилостоматид в октябре предыдущего и апреле последующего года в пределах когорт не различаются. Это свидетельствует о том, что развития ЛГП паразитов или гибели зараженных моллюсков в зимний период<sup>1</sup> (когда битиний неактивны) не происходит.

Анализ случаев заражения сеголеток *B. tentaculata* ранними стадиями развития псилостоматид в 1994 г. позволяет оценить сроки заражения и время, необходимое для развития ЛГП этих видов трематод до момента созревания.

Самый маленький из зараженных сеголеток битиний, обнаруженных 26 августа 1994 г., имел диаметр раковины 5.8 мм. и содержал ЛГП паразитов на стадии эмбрионов церкарий. Принимая во внимание динамику

<sup>1</sup> В настоящей работе, под «зимним периодом» мы понимаем промежуток времени, когда пруд покрыт льдом - в среднем с 2 ноября ( $\pm 11$  суток в разные годы) по 28 апреля ( $\pm 2$  суток). Следует отметить, что несколько короче - в среднем с мая ( $\pm 8$  суток) по 1 октября ( $\pm 10$  суток) - период, когда температура воды превышает 10°C и может происходить развитие партенит трематод.

роста моллюсков [6], можно оценить вероятные сроки рождения этого моллюска как 1-5 июня. Среднесуточная температура воды в июне - августе 1994 г. составила около 22 °С [7]. Соответственно, продолжительность развития ЛГП псилостоматид от момента заражения до стадии эмбрионов церкарий при указанной температуре не может превышать 80 суток. Маловероятно, однако, чтобы сеголетки инфицировались паразитом сразу после их рождения (при диаметре раковины 0.9 мм.); поэтому указанный срок должен быть уменьшен, по крайней мере, на три недели - время, потребовавшееся сеголеткам *V. tentaculata* в 1994 г. для достижения диаметра раковины 2 мм. [6]. Следовательно, заражение битиний псилостоматидами в 1994 г. происходило уже 25 июня, и для развития ЛГП паразитов до стадии эмбрионов церкарий потребовалось примерно 2 месяца.

Размер самого маленького из обнаруженных 1 октября 1994 г. зараженных псилостоматидами сеголетков *V. tentaculata* составил 5.2 мм. Он содержал ЛГП паразитов на стадии зародышевых шаров. Вероятное время его рождения можно оценить как 25 июня, а момент достижения диаметра раковины 2 мм - как середину июля. Среднесуточная температура воды в июле - сентябре 1994 г. составила около 20 °С [7]. Если предположить, что промежуток времени, необходимый для развития ЛГП паразитов от стадии зародышевых шаров до стадии эмбрионов церкарий составляет не менее недели, то вероятное время заражения этого моллюска - начало августа. Таким образом, заражение битиний псилостоматидами в 1994 г. происходило уже в июне - августе.

Достоверных заражений сеголеток битиний партенитами *Sphaeridiotrema globulus* не обнаружено. Заражение сеголеток зрелыми ЛГП *Psilotrema tuberculata* зафиксировано только однажды - 1 октября 1994 г. Если считать, что заражение произошло в наиболее ранние из известных нам сроков - 25 июня, то минимальный промежуток времени между заражением моллюсков паразитом и созреванием ЛГП составляет чуть больше 3-х месяцев (97 суток при средней температуре воды 20 °С).

Анализ данных за 1991 - 1996 гг. показал, что в возрастных группах *Vithynia tentaculata* 1+ и старше незрелые ЛГП псилостоматид встречаются на протяжении всего теплого периода, однако максимум их встречаемости приходится на весну и осень. Принимая во внимание полученную нами оценку времени развития ЛГП до момента созревания (97 суток), можно сделать вывод, что незрелые ЛГП, обнаруженные в конце апреля, мая и июня, могут быть только заражениями предыдущего года. Максимум экстенсивности инвазии *Sphaeridiotrema globulus* и *Psilotrema tuberculata* приходится, как правило, на конец августа. Это хорошо согласуется с полученной оценкой времени развития ЛГП и показывает, что большинство моллюсков заражается псилостоматидами во второй половине лета. Очевидно, большинство молодых ЛГП псилостоматид не успевает завершить развитие в текущем году, зимует и возобновляют свое развитие весной следующего года.

В возрастной группе 1+, экстенсивность инвазии *Vithynia tentaculata* партенитами псилостоматид постепенно нарастает в первой

половине теплого сезона, что отражает процесс созревания ЛПП паразитов прошлого года заражения. В то же время, для возрастных групп 2+ и старше характерно кратковременное снижение зараженности в мае - июне (Рис. 1. А. Б). Логично предположить, что это снижение зараженности отражает гибель битиний, содержащих ЛПП паразитов, достигшие зрелости летом прошлого года. Сопоставление двух уровней зараженности – максимального летом прошлого года и минимального в первой половине сезона - позволяет оценить темп гибели зараженных моллюсков и продолжительность существования зрелых ЛПП псилостоматид.

Анализ данных когорты 1991 г. рождения показывает, что, в случае *Psilolotrema tuberculata* (Рис. 1, А), не менее 70% зараженных моллюсков погибает в течение года после момента созревания локальной микрогемипопуляции. Так, максимальная зараженность в августе 1992 г. битиний в возрасте 1+ составила 3.39%, а экстенсивность инвазии в возрастной группе 2+ в мае 1993 г. – 0.83%. Следовательно, за указанный период погибло около 76% ЛПП, наблюдавшихся в августе 1992 г. Максимальная зараженность в июле 1993 г. битиний в возрасте 2+ составила 5.62%, а наименьшая зараженность в возрастной группе 3+ в июне 1994 г. – 2.08%; за этот период погибло около 63% ЛПП. Среднее этих двух величин составляет 70%. Аналогичная оценка для возрастных групп 1+ / 2+ той же когорты в случае *Sphaeridiotrema globuius* (Рис.1, Б) составляет 78% (9.32% в августе 1992 г. и 2.04% в июне 1993 г.). По нашим наблюдениям [6], существенных демографических событий в зимний

период, когда моллюски неактивны, не происходит; гибель битиний наблюдается в мае (после схода льда) и в начале лета (после периода размножения). Поэтому полученные оценки относятся к промежутку времени в 4-5 месяцев, когда битиний активны. При сохранении этого темпа смертности, к концу теплого периода выживет всего около 10% моллюсков, содержащих ЛПП, достигшие зрелости в прошлом году.

Это заключение находит прямое подтверждение при анализе особенностей динамики зараженности моллюсков *S.globulus* в когорте 1991 г. рождения (Рис.1, Б). Начиная с 1993г., поступление инвазии *S.globulus* в обследованную популяцию битиний было крайне незначительным [7]. Поэтому данные по зараженности этой когорты в 1994г. отражают, фактически, динамику гибели моллюсков, заразившихся *S.globulus* в 1992 г. и достигших стадии зрелой ЛПП в 1993г. Они подтверждают, что большинство моллюсков со зрелыми ЛПП погибают уже к сентябрю следующего за моментом созревания года. Таким образом, общая продолжительность существования ЛПП псилостоматид в *Vithynia tentaculata* (от момента заражения) составляет в естественных условиях около двух лет,

В случае *Metorchis intermedius*, ЛПП паразита на стадии зародышевых шаров удается обнаружить только в октябре и апреле. Это свидетельствует о том, что паразит зимует на ранних стадиях развития ЛПП. Темп развития ЛПП *M. intermedius* явно очень высок - в апреле еще отмечаются ЛПП на стадии зародышевых шаров, а в конце мая уже встречаются только ЛПП на стадии эмбрионов церкарий или даже

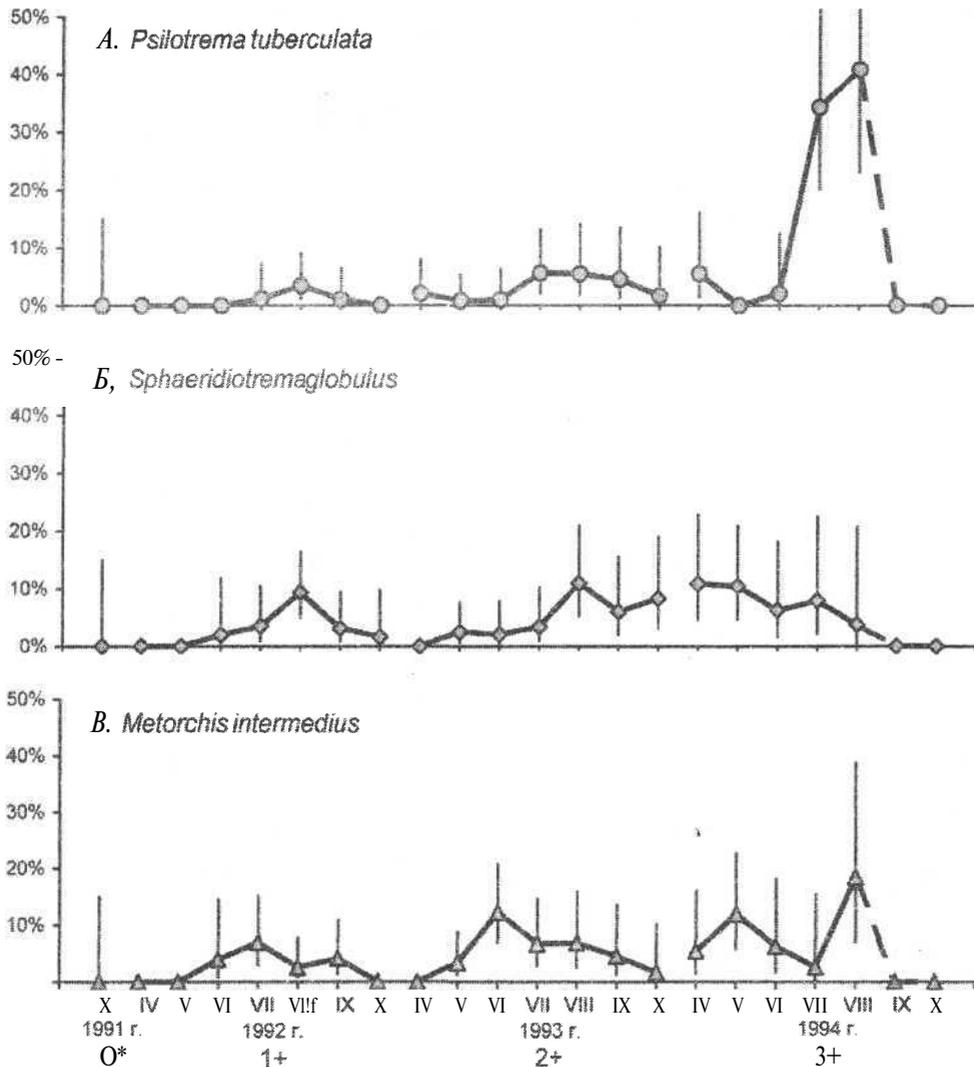


Рис. 1. Динамика зараженности *Vithynia tentaculata* паразитами трех видов трематод на примере когорты 1991 г. рождения.

Примечания: по оси абсцисс - время отбора проб (месяц, год) и возраст моллюсков, по оси ординат - величина экстенсивности инвазии (%). Указан точный 95% интервал для величины экстенсивности инвазии (Ллойд и др., 1989). Пунктиром показаны участки графиков, соответствующие периоду времени, когда происходило быстрое сокращение численности когорты в результате естественной гибели моллюсков в возрасте 3+.

только зрелые ЛГП. Маловероятно, что промежуток времени между заражением и достижением ЛГП паразита стадии зародышевых шаров превышает таковой в случае псилостоматид (2 месяца). Следовательно, заражение битиний *M. intermedius* происходит, скорее всего, в сентябре - октябре. Паразит зимует на ранних стадиях развития и возобновляет развитие следующей весной. Быстрое снижение экстенсивности инвазии во второй половине летнего сезона, редкая встречаемость, или даже полное отсутствие заражений в конце октября, свидетельствуют о быстрой (в течение 2-3 месяцев) гибели моллюсков, содержащих зрелые ЛГП паразита. Таким образом, продолжительность существования моллюсков, инфицированных *M. intermedius*, составляет в естественных условиях всего около года.

С точки зрения биологии размножения партеногенетических поколений, дигенетических сосальщиков можно разделить на две группы. К первой группе относятся виды, партеногенетические поколения которых представлены материнскими спороцистами и редиями (к этой группе относятся все обследованные нами виды). Во вторую попадают виды, у которых партеногенетические поколения представлены материнской и дочерними спороцистами. Продолжительность существования ЛГП паразитов, относящихся к первой группе, теоретически неограничена, поскольку они в зависимости от состояния хозяина способны отрождать как дочерние редии, так и церкарий. Тем не менее, полученные данные показывают, что время существования ЛГП *Sphaeridiotrema globulus*, *Psilotrema tuberculata* и *Metorchis intermedius*

невелико - у первых двух видов оно составляет около двух лет, у последнего - всего около года. Это свидетельствует о их высокой патогенности и отсутствии существенного накопления инвазии с возрастом хозяина. Поэтому увеличение зараженности битиний в старших возрастных группах, установленное для этих видов паразитов [7], должно иметь другие причины - большую привлекательность крупных моллюсков для паразитов, более высокий радиус их индивидуальной активности и т.н.

#### БЛАГОДАРНОСТИ.

Я выражаю глубокую благодарность старшему научному сотруднику Института систематики и экологии животных СО РАН (г.Новосибирск) Е.А.Сербиной за полезные комментарии и помощь в подготовке рукописи.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Сидоров Е. Г., Белякова Ю. В. Природный очаг меторхоза и биология возбудителя // Вопросы природной очаговости болезней. Вып. 3. - Алма-Ата: Наука, 1972. - С. 133 - 150.
2. Федоров К.П., Белов Г.Ф., Наумов В.А., Хохлова Н.Г. Проблема трематодозов человека в Западной Сибири. // Паразиты и паразитарные болезни в Западной Сибири.- Новосибирск, 1996. - С. 95-96.
3. Speckman G., Robertson A., Webster W.A. Sphaeridiotrema flukes, the cause of ulcerative enteritis in a cygnet (*Cygnus olor*) // J.Wildl. Dis. 1972. V.8. P.1-2.
4. Roscoe D.E., Huffman E. Fatal enteritis caused by *Sphaeridiotrema globulus* (Trematoda: Psilostomatidae) in a whistling swan /7 J.Wildl. Dis. 1983. V.19. P.370-371.
5. Козминский Е.В. Сезонная динамика размножения и репродуктивные показатели *Bithynia tentaculata* (Gastropoda, Prosobranchia) // Зоологический журнал. - 2003. - Т.82, № 3. - С. 325-331.
6. Козминский Е.В. Рост, демографическая структура популяции и определение возраста у *Bithynia tentaculata* (Gastropoda, Prosobranchia) // Зоологический журнал. - 2003. - Т.82, № 5.

- С. 567-576.

7. *Атаев Г.Л., Козминский Е.В., Добровольский А.А.* Динамика зараженности *Vithynia tentaculata* (Gastropoda, Prosobranchia) трематодами // *Паразитология.* - 2002. - Т.36, № 3. - С. 203-218.

8. *Шилов И.А.* *Экология.* М.: Высшая

школа, 1997. - 512 с.

9. *Флейс Дж.* *Статистические методы для изучения таблиц долей и пропорций.* М.: Финансы и статистика, 1989. - 319 с.

10. *Ллойд Э., Ледерман У., Тюрин Ю.Н.* *Справочник по прикладной статистике.* - Т.1. М.: Финансы и статистика, 1989. - 510 с.