

Эколого-биологический центр «Крестовский остров»
Лаборатория Экологии Морского Бентоса (Гидробиологии)
Группа Исследований Прибрежных Сообществ

Экстенсивность инвазии популяций литоральных гастропод *Peringia ulvae*
(Pennant 1777) трематодами птиц на небольшом заповедном острове в
Кандалакшском заливе (Белое море)

Зенков Евгений

Санкт-Петербург
2018

Введение

Сообщества живых организмов представляют собой сложную систему популяций разных видов, связанных между собой. Их связи могут быть прямыми и опосредованными. Примерами прямой связи может послужить выедание одним видом

популяций другого или межвидовая конкуренция. Опосредованно виды могут быть связаны через общих поликсенных (имеющих большое количество хозяев) паразитов. И хотя паразит также будет являться частью сообщества, в данном случае уместно рассматривать его именно как связующее звено (Бигон и др. 1989).

Представители класса Trematoda (Plathelminthes), также называемые дигенетическими сосальщиками – одни из самых хорошо изученных и распространённых поликсенных паразитов (Догель, 1981).

Большие успехи были достигнуты в изучении роли трематод в морских сообществах организмов, в частности, в сообществах Белого моря (Галактионов, 2016).

Классический жизненный цикл морских трематод можно представить следующим образом. Взрослая особь, или марита, находящаяся внутри окончательного хозяина – крупного позвоночного животного (чаще всего птицы или рыбы), вымётывает оплодотворённые яйца, попадающие на литораль вместе с экскрементами заражённого. Далее из яиц выходят личинки, называемые мирацидиями. Активно двигаясь при помощи ресничного эпителия, они проникают внутрь первого промежуточного хозяина – брюхоногого моллюска, растворяя его межклеточные контакты. Следует упомянуть, что стадия мирацидия может и отсутствовать, в таком случае моллюски заражаются пассивно, при поедании ими яиц паразита прямо с поверхности субстрата. Внутри первого промежуточного хозяина появляются партеногенетические стадии жизненного цикла сосальщика, это спороцисты и отрождаемые ими редии (у продвинутых трематод партеногенетические стадии представлены материнскими и дочерними спороцистами). Редии, или дочерние спороцисты, в свою очередь отрождают церкарии – личинки, снабжённые подвижным хвостовым придатком. Передвигаясь с его помощью церкарии выходят из тела улитки и либо оседают на поверхности какого либо субстрата, превращаясь в так называемые адолескарии, либо заражают второго промежуточного хозяина, чаще всего им является двустворчатый или другой брюхоногий моллюск, образуя метацеркарии. Когда окончательный хозяин съедает второго промежуточного, внутри него трематода превращается в мариту. Также существуют беломорские трематоды имеющие в своём жизненном цикле и ещё одного промежуточного хозяина, однако основная концепция укладывается в указанное выше описание (Левакин, 2008).

Одними из литоральных улиток, часто выступающих в роли первого промежуточного хозяина для многих из трематод, обитающих на Белом море, являются *Peringia ulvae* (Pennant, 1777), из-за своей массовости они являются хорошим модельным объектом для изучения влияния на них паразитов (Горбушин, 1995).

Экстенсивность инвазии гастропод трематодами, в основном, зависит от двух факторов: иммунных реакций улитки (Granath, Yoshino, 1984) и вероятности встречи ею инвазионного начала.

В случае, если трематоды заражают промежуточного хозяина пассивно, вероятность встречи – определяется только плотностью инвазионного начала на литорали, а именно – обилием контаминированных яйцами трематод фекалий окончательного хозяина.

Практически для всех паразитирующих в гидробиомах трематод – окончательным хозяином являются различные птицы (Галактионов, 2016).

Таким образом, количество птиц может быть фактором, предсказывающим степень заражённости популяций улиток.

Цель: Целью данного исследования стало сравнить экстенсивность инвазии гастропод *Peringia ulvae* (Hydrobiidae) в местообитаниях, с разной частотой посещаемых птицами.

Материал и методика

Сбор материала проводился в конце июля 2018, в ходе 39-й Беломорской экспедиции Группы исследования прибрежных сообществ Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии) на острове под названием Девичья луда в вершине Кандалакшского залива Белого моря (рис. 1).

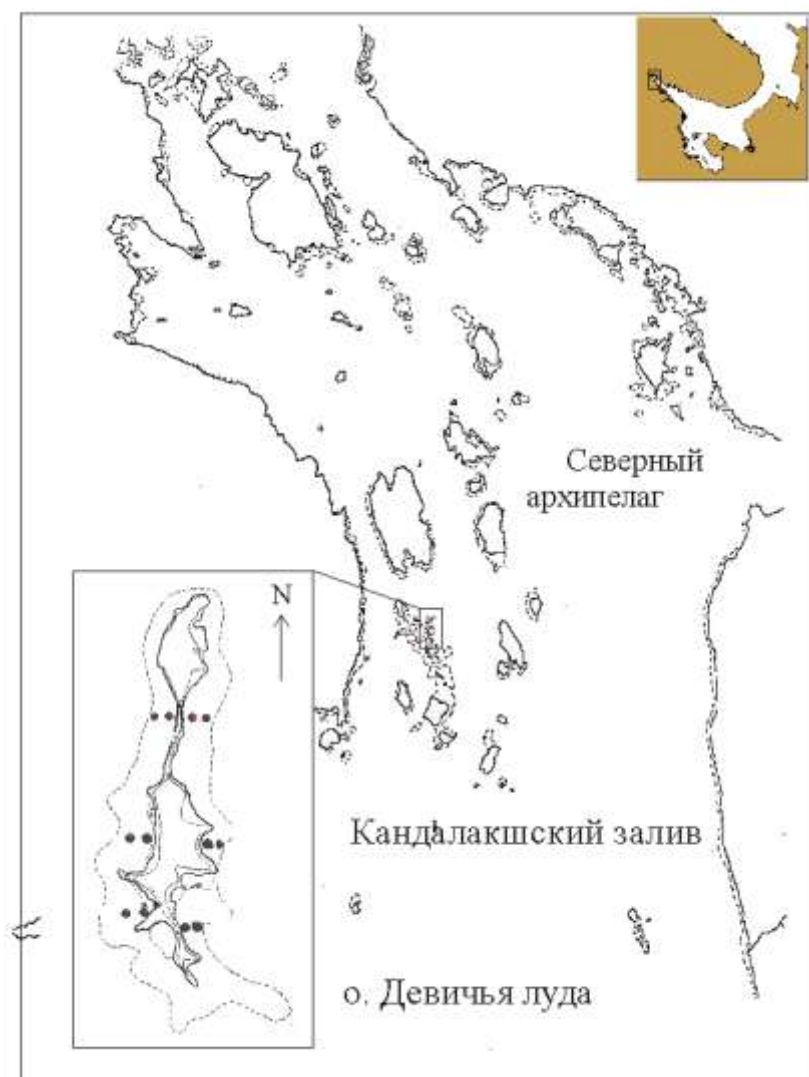


Рисунок 1. Карта-схема места отбора проб. Стрелка указывает на север, точками отмечены места сбора проб.

Этот остров был выбран нами для оценки зараженности, так как по данным орнитологов, его западная сторона часто выбирается разнообразными видами птиц как место отдыха и кормежки. Среди них есть и окончательные хозяева исследуемых нами видов трематод. При этом восточная

сторона – напротив, посещается птицами намного реже, вероятно из-за её относительной открытости по отношению к морю (Н.С. Бойко, перс. сообщ.).

Всего было обследовано шесть локаций, расположенных друг напротив друга, три с одной и три с другой стороны (рис. 1). В каждой локации производился сбор двух проб, с нижнего (по уровню малой воды) и верхнего (по уровню полной воды) горизонтов литорали. Все пробы были взяты на илисто-песчаных грунтах, с неопределённой, но примерно одинаковой площади, путём соскабливания ложкой верхних 5 мм грунта. Из проб отбирались особи *Peringia ulvae* и фиксировались 4-х % раствором формалина, для последующего измерения и вскрытия в Санкт-Петербурге.

В городе моллюски были измерены по двум параметрам: H – высота раковины и W – ширина её последнего завитка (рис. 2), после чего вскрыты. Видовую принадлежность найденных церкарий и партенинов трематод определяли по определителю трематод Белого Моря (Крупенко (сост.), 2017), а также по данным, из исследований прошлых лет, полученных в консультациях с сотрудниками ЗИН РАН. Если моллюсков в пробе было больше ста, из них случайным образом отбиралось 100 особей с высотой раковины более 1.7 мм (*post hoc* измерения), с которыми и продолжались работы. Следует заметить, что мелкие гидробии исключались из анализа, во избежание занижения оценки заражения (Левакин, 2008).

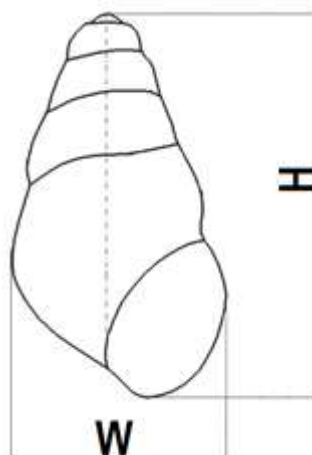


Рисунок 2. Параметры раковины *P. ulvae*, по которым они измерялись. W - ширина последнего завитка, H - высота (по Barszcz, 2004)

Для выявления зависимости вероятности заражения от высоты раковины, горизонта литорали, стороны острова (фиксированные предикторы), а также места взятия проб (случайный фактор, 6 уровней) была построена логистическая регрессионная модель. В качестве функции связи была выбрана logit-функция, параметры модели подбирались с помощью итеративной процедуры наибольшего правдоподобия. Остатки модели проверялись визуально на предмет отсутствия паттернов, кроме того, модель тестировалась на избыточную дисперсию (Zuur, 2011). Ни того, ни другого найдено не было. Оценка значимости предикторов проверялась с помощью теста правдоподобия, реализованного в функции Anova пакета car (Fox, Weisberg 2011). Моделирование и связанные с ним процедуры, а также визуализация предсказаний модели с помощью пакета ggplot2 производилась в среде R и R-Studio (Wickham, 2016; R Core Team, 2018).

В заключение, я выражаю свою искреннюю благодарность администрации Кандалакшского государственного заповедника, предоставившей доступ к заповедным территориям для работы, всем участникам 39 - й Беломорских экспедиций ЛЭМБ-ГИПС, участвовавшим в сборе и разборке материала, руководителю экспедиций А.В. Полоскину, организовавшему сбор материала, сотрудникам ЗИН РАН, оказавших помощь в определении трематод, а также моему научному руководителю Д.А. Аристову.

Результаты

Всего при вскрытии нами были найдены партениты четырёх семейств трематод: Microphallidae, Echinostomatidae, Notocotylidae, и Heterophyidae. Более точного определения не проводилось, однако представителей семейств Echinostomatidae и Heterophyidae можно идентифицировать, как *Himasthla sp.* и *Cryptocotyle concava* соответственно, так как других представителей данных семейств в Белом море не встречается (Галактионов, 2016).

Всего было вскрыто 605 моллюсков, из которых зараженными оказались 89 улиток (14,7%).

Общая экстенсивность заражения была рассчитана для каждого из видов паразитов отдельно (Табл. 1).

Вид паразита	Экстенсивность инвазии
<i>Cryptocotyle concava</i>	4,8%
Notocotylidae	0,8%
Microphallidae	7,9%
<i>Himasthla sp.</i>	1,2%

Таблица 1. Общая экстенсивность инвазии *Peringia ulvae* каждым из видов паразитов на о. Девичья луда.

Среди всех паразитов, на обеих сторонах острова, в моллюсках чаще всего встречаются представители семейства *Microphallidae*, реже представители *Cryptocotylidae*. Остальные виды были встречены всего несколько раз.

Доля моллюсков, зараженных каждым из видов паразитов на восточной и западной сторонах острова отличается недостоверно ($\chi^2 = 0.71$, $v = 3$, $p > 0.05$), (Таблица 2)

Таксон паразита	Количество на западной стороне	Количество на восточной стороне	Доля заражённых на западной стороне	Доля заражённых на восточной стороне
<i>Cryptocotyle c.</i>	12	17	0,05	0,05
<i>Himasthla sp.</i>	3	4	0,01	0,01
Microphallidae	23	25	0,09	0,07
Notocotylidae	2	3	0,008	0,008

Таблица 2. Доля заражённых улиток на разных сторонах острова.

Оценка значимости коэффициентов модели показывает, что на вероятность заражения брюхоногих влияет каждый из рассматриваемых факторов (Табл. 3)

	Значение χ^2	Степень свободы	Вероятность принятия нулевой гипотезы
Высота раковины моллюска	22.5509	1	<0.001
Горизонт литорали	51.9480	1	<0.001
Сторона острова	4.0237	1	<0.05

Таблица 3. Оценка значимости предикторов

Визуализация предсказаний модели показана на рисунке 3.

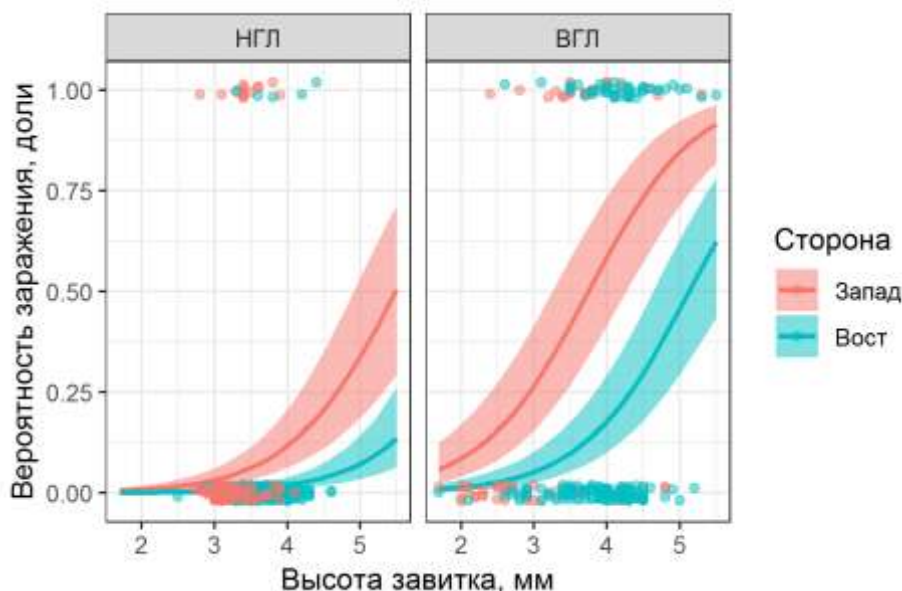


Рисунок 3. Зависимость вероятности заражения *Peringia ulvae* от различных факторов. Линиями показаны предсказанные моделью значения, для каждой из сторон острова, точками - эмпирические данные. Полосами указаны ошибки среднего для каждого из значений. НГЛ – нижний, а ВГЛ – верхний горизонты литорали. Небольшое случайное смещение точек по оси ОУ добавлено во избежание их наложения друг на друга.

Вероятность заражения выше на западной стороне, которая в ходе исследования считалась часто посещаемой птицами. Кроме того, шансы заразиться выше у улиток с верхнего горизонта литорали.

Также вероятность заражения возрастает с увеличением размеров раковины, а именно её высоты (рис. 4).

Обсуждение

Обнаруженный нами паразитарный комплекс практически не отличается от такового в губе Чупе, где проводились многочисленные паразитологические исследования (Бергер 1976, Гранович, Горбушин 1995, Левакин 2008). Единственным не обнаруженным в этом исследовании семейством, обитающим в Чупе является семейство *Bunocotyliidae*, а точнее, единственный его

вид, обитающий в Белом море – *Bunocotyle progenetica*. Вероятно, для значительных различий в видовом составе паразитов точки должны быть географически разнесены гораздо дальше.

Общая экстенсивность инвазии на Луде на порядок превышает таковую на других заповедных островах исследованных нами ранее (Зенков, Шевкопляс; 2017), мы связываем это с большим количеством птиц на Луде Девичьей в целом, в связи с их гнездованием на западной стороне острова. Однако, следует учесть, что оценка зараженности в прошлых исследованиях могла быть занижена из-за особенностей методики, а также изучения всех размерных классов гидробий, включая мелких заведомо незараженных моллюсков (Левакин, 2008).

Высота раковины моллюска влияет на вероятность заражения. Это может быть связано с тем, что многие из встреченных нами паразитов могут кастрировать своих промежуточных хозяев. В случае паразитарной кастрации энергия моллюсков перестаёт затрачиваться на производство половых продуктов и тело может расти интенсивнее (Левакин 2008). Также это влияние может быть связано с тем, что вероятность заразиться увеличивается с возрастом, а соответственно и с размером моллюска.

Как и ожидалось, на стороне острова, чаще посещаемой птицами, вероятность заражения выше. Поскольку все исследуемые паразиты заражают промежуточного хозяина пассивно, путём поедания моллюсками их яиц, влияние более частой посещаемости птицами затишных местообитаний, можно объяснить тем, что фекалии пернатых – содержащие яйца и являющиеся очагами заражения, – здесь более обильны. Причём вероятность попадания фекалии на верхний горизонт литорали, должна быть выше, чем на нижний, поскольку верхний горизонт остаётся незатопленным большее время, возможно именно этим объясняется влияние горизонта на вероятность заражения в целом, на обеих сторонах острова. Похожие данные были обнаружены и при исследовании уровня зараженности других брюхоногих моллюсков, обитающих на Белом море – р. *Littorina* (Granovitch, Johannesson 2000)

Вывод

Экстенсивность инвазии и вероятность заражения гастропод зависит от посещаемости птицами их местообитаний. Мы связываем большую вероятность заражения моллюска в местообитаниях, часто посещаемых птицами, с большим обилием попадающих на литораль в этих местах птичьих фекалий, являющихся очагами заражения.

Литература

- 1) М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. Экология. Особи популяции и сообщества. В 2-х томах. М.: Мир, 1989. Т.1- 667с.
- 2) Бергер В.Я. 1976. О воздействии некоторых паразитов на систему адаптаций к солёности моллюска *Hydrobia ulvae* (Pennant). Паразитология 10: 333-337.
- 3) Галактионов К.В. Глава 2. Эволюция и биологическая радиация трематод: краткий очерк идей и мнений. В кн.: К.В. Галактионов (ред.) Козволюция паразитов и хозяев (Коллективная монография). – 2016. – (Труды Зоологического института РАН, т. 320, Приложение 4) – Зоологический институт РАН, СПб. – С. 74–126.
- 4) Гранович А. И., Горбушин А. М. Различия зараженности самок и самцов литоральных моллюсков родов *Littorina* и *Hydrobia* Кандалакшского залива Белого моря партенитами трематод //Паразитология. – 1995. – Т. 29. – №. 3. – С. 167-178.
- 5) Догель В.А. 1981, Учебник для ун-тов/Под ред. Проф. Полянского Ю.И. – 7-е издание, перераб. И доп. – М.:Высш. Школа, – 606 с., Ил.

- 6) Левакин И. А. Реализация моноксенного жизненного цикла *Bunocotyle progenetica* (Trematoda: Hemiuroidea, Bunocotylineae) в условиях Белого моря : дис. – СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2008.
- 7) Granath Jr W. O., Yoshino T. P. *Schistosoma mansoni*: passive transfer of resistance by serum in the vector snail, *Biomphalaria glabrata* //Experimental parasitology. – 1984. – Т. 58. – №. 2. – С. 188-193.
- 8) Granovitch A, Johannesson K (2000) Digenetic trematodes in four species of *Littorina* from the west coast of Sweden. *Ophelia* 53: 55–65
- 9) Granovitch A., Johannesson K. Digenetic trematodes in four species of *Littorina* from the west coast of Sweden //Ophelia. – 2000. – Т. 53. – №. 1. – С. 55-65.
- 10) John Fox and Sanford Weisberg (2011). An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL:
<http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- 11) R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- 12) H. Wickham. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York, 2016.