

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

**Пространственное распределение метацеркарий семейства  
Notocotylidae в поселениях промежуточных хозяев – улиток семейства  
Hydrobiidae на беломорской литорали**

*Семенова  
Елизавета Викторовна,  
11 класс, ГБОУ СОШ 225  
научный руководитель:  
Зенков  
Евгений Александрович  
лаборант-исследователь,  
Институт озерадения РАН;*

Санкт-Петербург  
2026

## **Оглавление**

Введение.....	3
Цель исследования.....	3
Литературный обзор .....	5
Материалы и методы .....	10
Результаты .....	11
Обсуждение .....	17
Выводы.....	19
Благодарности .....	19
Литература.....	20

## **Введение**

Во взаимодействии паразита и хозяина важную роль играет обилие и распределение свободноживущих инвазионных стадий в местообитаниях последнего (Гранович, 1996; Прокофьев, Галактионов, 2009). Это распределение формируется под влиянием множества факторов и влияет на успех заражения паразитом хозяина, зачастую предпочитающего одни местообитания и участки местообитаний другим (Зеликман, 1950). Изучение распределения инвазионных стадий в разных пространственных масштабах в неоднородной среде и факторов, его обуславливающих, позволяет делать выводы о роли различных местообитаний и их участков в реализации жизненного цикла паразита (Skirnisson, et.al, 2004).

Хорошим модельным объектом для изучения такого распределения являются метацеркарии трематод, семейства *Notocotylidae*. В жизненном цикле этих паразитов, церкария, выходящая из промежуточного хозяина – брюхоногого моллюска, может оседать на различные подводные субстраты, образуя на их поверхности цисты – метацеркарии, которые затем поедает окончательный хозяин (напр., Gonchar, Galaktionov, 2016).

На литорали Белого моря в роли промежуточных хозяев трематод, семейства *Notocotylidae* часто выступают мелкие улитки сем. *Hydrobiidae* (*Caenogastropoda*): *Peringia ulvae* (Pennant, 1777) и *Ecrobia ventrosa* (Montague, 1803). Эти улитки могут встречаться как совместно, так и отдельно, они широко распространены и образуют массовые поселения на мягких грунтах, населяя различные по своим условиям биотопы: заливные лужи, маршевые луга, открытые участки побережья (Горбушин, 1992; Гранович, Горбушин, 1995). Условия среды и спектр доступных для оседания субстратов в поселениях гидробиид могут сильно различаться и в мелком масштабе - между разными участками населяемого биотопа. Одним из элементов подобной неоднородности среды обитания моллюсков могут быть заросли низкорослой водной травы *Ruppia maritima* (L., 1753), перемежаемые участками открытого грунта (Столяров, 2019). В связи с различиями условий можно предполагать различия в обилии цист, образуемых выходящими из моллюсков церкариями в разных биотопах и участках биотопов, где обитают промежуточные хозяева.

Окончательные хозяева беломорских нотокотилид - различные утки, могут посещать эти биотопы с разной частотой, и предпочитать питаться в определённых их участках (Бианки и др., 2003;). Таким образом роль различных местообитаний и их участков в реализации жизненного цикла нотокотилид на литорали Белого моря может быть неодинаковой, а изучение распределения цист в различных пространственных масштабах дополняет наши знания об этой паразит-хозяинной системе.

## **Цель исследования**

**Целью** данного исследования стало сравнить обилие и распределение метацеркарий нотокотилид между различными субстратами в трёх различных пространственных масштабах: 1) между двумя островами, 2) между участками

побережья одного острова 3) и между зарослями *Ruppia maritima* и участками открытого грунта в непосредственной близости, на литорали Белого моря.

**Актуальность.** Предлагаемое исследование носит интегративный и многоуровневый характер. Оно призвано соединить данные о пространственной вариабельности заражённости хозяев, субстратных предпочтениях личинок паразита и трофике окончательных хозяев через количественный анализ распределения инвазионных метацеркарий. Подобный подход позволит не просто описать ещё один паттерн, но и оценить относительную важность факторов разного масштаба (островная изоляция, тип биотопа, локальная гетерогенность, создаваемая растениями) в формировании общего «ландшафта риска» заражения для птиц.

Полученные результаты будут иметь значение как для частной паразитологии Белого моря, углубляя понимание конкретной и важной паразитарной системы, так и для общей теории пространственной экологии паразитов. Они продемонстрируют, как физическая и биотическая структура местообитания, формируемая инженерами экосистем (в данном случае *Ruppia maritima*), опосредует ключевой процесс передачи в трофической сети, выступая фильтром и аккумулятором инвазионных стадий паразита.

## Литературный обзор

### *Теоретические основы пространственной организации паразитарных систем*

Паразитизм, как одна из самых распространённых форм межвидовых взаимодействий, играет важную роль в структурировании сообществ, эволюции видов и функционировании экосистем. Успех паразита напрямую зависит от его способности осуществить передачу инвазии от одного хозяина к другому. В случае, если жизненный цикл паразита включает несколько разных видов хозяев, различающихся по своей биологии, передача инвазии становится часто становится нетривиальной задачей.

Паразитарная система, по определению А.И. Грановича (1996), представляет собой динамическое единство популяции паразита, популяции хозяина и среды их обитания. Устойчивость и воспроизводство такой системы возможны только при условии пространственно-временного совпадения всех необходимых для жизненного цикла компонентов. Это совпадение обеспечивается за счёт поведения, физиологии и экологических особенностей как паразитов, так и хозяев, а его вероятность напрямую зависит от степени пространственной неоднородности.

Ключевым параметром, определяющим динамику таких систем, является пространственное распределение инвазионных стадий паразита и заражённых особей хозяев. Это распределение редко бывает случайным или равномерным, но чаще агрегированным, заражённые особи/инвазионные стадии формируют пятна разного размера. Изучение паттернов такого распределения в разных пространственных масштабах – от ландшафтного до микробиотопного – позволяет выявить «горячие точки» передачи паразита и понять, какие участки среды выступают критическими для поддержания его популяции.

Концепция «ландшафта риска», активно развиваемая в современной паразитарной экологии (Poulin, 2007; Johnson et al., 2015), постулирует, что вероятность заражения хозяина варьирует в пространстве, создавая своеобразную карту «опасных» и «безопасных» зон. Особый интерес представляют паразитарные системы, существующие в пространственно неоднородной, динамичной среде, такой как морская литораль. Здесь взаимодействие абиотических факторов (приливы, волнение, температура, солёность) и биотических компонентов (растительность, популяции хозяев) создаёт сложную мозаику условий, которая может как способствовать, так и препятствовать реализации жизненных циклов паразитов. (В. В. Прокофьев, И. А. Левакин, К. Е. Николаев, К. В. Галактионов, 2017)

Формирование этого ландшафта является результатом действия множества факторов:

1. Абиотические факторы: гидродинамический режим, температура, солёность, гранулометрический состав грунтов влияют на выживаемость, активность и дисперсию свободноживущих стадий

паразита (церкарий, яиц), а также на распределение и физиологическое состояние хозяев.

2. Биотические факторы: плотность и возрастная структура популяций хозяев, наличие подходящих субстратов для развития или оседания паразита, активность хищников (в том числе окончательных хозяев) и конкурентов.

3. Поведенческие адаптации свободноживущих стадий паразита: реакции, обеспечивающие попадание подвижных свободноживущих стадий в хозяина, избирательность к субстратам для оседания. Как показали В.В. Прокофьев и К.В. Галактионов (2009), церкарии трематод используют разнообразные стратегии поискового поведения, от пассивного парения в толще воды до активного ползания по субстрату.

4. Манипуляция поведением хозяина: паразит может изменять поведение или морфологию промежуточного хозяина, чтобы увеличить вероятность его поедания окончательным хозяином.

Таким образом, пространственная структура паразитарной системы является не пассивным фоном, а активным, формируемым компонентом, от которого зависит её стабильность. Изучение этой структуры требует многоуровневого подхода, поскольку факторы, значимые на одном масштабе (например, распределение птичьих колоний на уровне залива), могут быть нерелевантны на другом (распределение церкарий в пределах квадратного метра).

### ***Модельная система: гидробииды Белого моря как промежуточные хозяева трематод***

Литораль Белого моря, с её ярко выраженными приливами, разнообразием биотопов и относительно хорошо изученной фауной, представляет собой уникальный полигон для паразито-экологических исследований. Центральное место в многих литоральных паразитарных системах занимают мелкие брюхоногие моллюски семейства Hydrobiidae.

#### ***Видовой состав и экология.***

Видами, выступающими в роли первых промежуточных хозяев для трематод, являются *Peringia ulvae* (Pennant, 1777) и *Ecrobia ventrosa* (Montagu, 1803) (Горбушин, 1992). Это массовые виды, часто формирующие плотные поселения с биомассой до сотен граммов на квадратный метр. *P. ulvae* тяготеет к открытым песчаным и илисто-песчаным грунтам, тогда как *E. ventrosa* чаще встречается в более защищённых, заиленных биотопах, таких как заливные лужи (Гранович, Горбушин, 1995). Их совместное или раздельное обитание создаёт первый уровень пространственной неоднородности на уровне биотопа.

Экология гидробиид тесно связана с первичной продукцией литорали. Исследования, в том числе проведённые в эстуариях Португалии, показали,

что динамика популяций *Hydrobia ulvae* (ныне *Peringia ulvae*) напрямую зависит от наличия и биомассы водных макрофитов, которые служат основным источником детрита – главного пищевого ресурса этих моллюсков (Cardoso et al., 2002). В Белом море аналогичную роль часто играет низкорослая водная трава *Ruppia maritima* (L., 1753). Заросли руппии не только обеспечивают трофическую базу, но и существенно меняют физические условия среды, выступая экологическим инженером.

#### **Неоднородность среды обитания и микробиотопы.**

Среда обитания гидробиид гетерогенна даже в пределах, казалось бы, однородного биотопа. А.П. Столяров (2019) отмечает, что *Ruppia maritima* образует на литорали пятнистые или ленточные заросли, перемежаемые участками открытого грунта. Эта мозаика создаёт два принципиально разных микробиотопа:

- Микробиотоп «Заросли *Ruppia*»: характеризуется сниженной гидродинамикой (растения гасят течение), повышенной влагоёмкостью во время отлива, большей структурной сложностью (стебли, листья, семена), что обеспечивает укрытие от хищников и обсыхания. Температурный режим здесь также может отличаться.
- Микробиотоп «Открытый грунт»: представляет собой поверхность песчаного или илистого осадка, более подверженную воздействию волн, ветра и прямого солнечного света, с минимальной структурной сложностью.

Граница между этими микробиотопами может быть очень резкой, а расстояние между ними – составлять всего несколько сантиметров. Подобная контрастность на микроуровне создаёт идеальные условия для проверки гипотез о влиянии мелкомасштабной неоднородности на биологические процессы.

#### **Паразитофауна и пространственная вариабельность заражённости.**

Гидробииды Белого моря служат хозяевами для широкого спектра трематод, среди которых одно из центральных мест занимают представители семейства Notocotylidae. Заражённость моллюсков демонстрирует выраженную пространственную неоднородность. Исследования показали, что экстенсивность инвазии (доля заражённых особей) *P. ulvae* может существенно различаться между соседними островами в пределах одного залива (Зенков, 2018). Более того, Е. Семенова (2023) выявила, что заражённость варьирует даже в зависимости от типа микросубстрата, который населяет моллюск. Также была обнаружена разница в заражённости самцов и самок *P. ulvae*, что указывает на потенциально разную эпидемиологическую роль разных демографических групп (Гранович, Горбушин, 1995).

Таким образом, источник инвазионного материала (заражённые моллюски) распределён в пространстве крайне мозаично, причём эта мозаичность проявляется на нескольких уровнях: между биотопами, между островами, между микросубстратами и между особями разного пола.

## ***Паразитический компонент: трематоды семейства Notocotylidae***

### ***Особенности жизненного цикла.***

Трематоды, или дигенетические сосальщики, – классические паразиты со сложными жизненными циклами, обычно включающими трёх хозяев (Догель, 1981). Для нотокотилид, паразитирующих в гидробиодах, схема цикла, следующая:

1. Окончательный хозяин: водоплавающие птицы (утки, чайки, кулики). В их кишечнике обитают взрослые особи (мариты), продуцирующие яйца.

2. Первый промежуточный хозяин: брюхоногий моллюск (в нашем случае *P. ulvae* или *E. ventrosa*). Из проглоченного яйца выходит мирацидий, который внедряется в моллюска и даёт начало нескольким поколениям партеногенетических личинок (спороцисты, редии), конечным продуктом которых являются церкарии.

3. Свободноживущая стадия: церкария – личинка, обладающая хвостом для плавания. Она покидает тело моллюска и выходит в воду.

4. Стадия метацеркарии: церкария активно или пассивно оседает на различные подводные субстраты (растения, раковины, детрит), сбрасывает хвост и инцистируется, образуя покоящуюся метацеркарию.

5. Заражение окончательного хозяина: птица заражается, поедая субстрат с метацеркариями.

Ключевым для нашего исследования является переход от стадии 3 к стадии 4, то есть процесс оседания церкарий и формирование пространственного распределения метацеркарий.

### ***Субстратная избирательность церкарий.***

Поведение церкарий далеко не случайно. Работа Gonchar, Galaktionov (2015) экспериментально продемонстрировала, что церкарии беломорских нотокотилид обладают выраженной субстратной специфичностью. В лабораторных условиях они статистически значимо чаще оседали на определённых видах макрофитов (например, *Fucus vesiculosus*, *Zostera marina*), практически игнорируя другие предложенные поверхности. Это избирательность, вероятно, обусловлена хеморецепцией и таксисами в ответ на химические сигналы, испускаемые конкретными растениями, или особенностями микрорельефа их поверхности.

Следовательно, наличие в среде предпочитаемого субстрата является мощным фильтром, определяющим, где именно сконцентрируется следующая, эпидемиологически значимая стадия паразита – метацеркария. В контексте Белого моря *Ruppia maritima* является одним из наиболее распространённых и структурообразующих макрофитов в верхней литорали, что делает его потенциально ключевым элементом в формировании «ландшафта риска».

### **Завершение цикла: роль окончательных хозяев.**

Эффективность всего жизненного цикла зависит от трофических связей окончательных хозяев. Исследование питания обыкновенного гоголя (*Viscerphala clangula*) в Кандалакшском заливе Белого моря показало, что эти утки активно поедают как самих гидробиид (*Peringia ulvae*), так и вегетативные части и семена водных растений (Бианки и др., 2003). Таким образом, существует прямая трофическая связь, обеспечивающая заглатывание метацеркарий, расположенных как на раковинах моллюсков, так и на растительных субстратах (включая *R. maritima*).

### **Постановка проблемы и цель исследования**

Анализ литературы выявляет последовательную, но фрагментарную картину:

1. Установлено, что популяции первых промежуточных хозяев (гидробииды) заражены трематодами неравномерно в пространстве, и эта неравномерность проявляется на разных масштабах (Зенков, 2018; Семенова, 2023).

2. Установлено, что расселительные стадии паразита (церкарии) избирательно оседают на определённых типах субстратов (Gonchar, Galaktionov, 2015).

3. Установлено, что окончательные хозяева (утки) потребляют эти субстраты, завершая цикл (Бианки и др., 2003).

Однако критическое связующее звено остаётся малоизученным: каково реальное количественное распределение готовых к заражению метацеркарий между ключевыми субстратами в естественных условиях, и как это распределение изменяется в иерархии пространственных масштабов? Другими словами, мы знаем, откуда выходят церкарии и что едят птицы, но плохо представляем, где именно в пространстве литорали концентрируется инвазионное начало в момент, предшествующий заражению птицы.

На основе изложенного формулируется центральная гипотеза: из-за контрастности условий в микробиотопах «заросли *Ruppia*» и «открытый грунт» обилие метацеркарий нотокотилид на основных субстратах (растениях и раковинах моллюсков) будет достоверно различаться между этими соседними участками. При этом паттерны на микроуровне могут модулироваться факторами более крупных масштабов.

## Материалы и методы

Сбор материала проводился в середине июля 2024 в ходе 44 Беломорской экспедиции Группы исследования прибрежных сообществ Лаборатории экологии морского бентоса (Гидробиологии) на островах Девичья луда и Демениха в вершине Кандалакшского залива Белого моря. На острове Девичья луда отбор происходил в двух точках на участках открытого по отношению к морю песчаного побережья. *Ruppia maritima* (далее - руппии) в этих точках образует небольшие по площади и прореженные луга на среднем горизонте литорали, перемежаемые обширными участками открытого грунта. Из гидробиид в этих двух точках встречается только *Peringia ulvae* (Зенков, 2018; Семенова, 2023).

На острове Демениха отбор происходил в заливной луже на верхнем горизонте литорали. Руппия в этой точке образует большие по площади густые луга. Поселение гидробиид состоит из *Peringia ulvae* и *Ecrobia ventrosa*. В каждой точке мы закладывали две площадки для отбора проб при помощи квадратной рамки площадью  $\frac{1}{4}$  м<sup>2</sup>, одну в зарослях руппии и вторую на участке открытого грунта рядом с ними. Внутри каждой площадки отбиралось по 7 проб грунта площадью  $\frac{1}{245}$  м<sup>2</sup> с помощью круглой рамки, которую заглубляли примерно на 5 см под поверхность осадка, после чего вынимали из неё грунт со всеми находящимися в нём субстратами. Внутри квадратной рамки места отбора проб выбирались примерно на равном расстоянии друг от друга, но так, чтобы, когда отбор происходил в зарослях - туда попадало хотя бы несколько растений - руппии. Перед транспортировкой в лабораторию из ёмкостей с пробами сливалась вода для предотвращения эмиссии и оседания - церкарий из моллюсков в промежутке между сбором и обработкой материала. После, грунт из проб промывался на сите с диаметром ячеей 1мм, а всех живых моллюсков из них содержали в пресной воде по той же причине.

В лаборатории мы подсчитывали количество раковин моллюсков и цист на всех субстратах органического происхождения, попавших в пробу. Руппию из проб промакивали фильтровальной бумагой и взвешивали на электронных весах с точностью до 0.001 г, измеряя сырую биомассу. При подсчёте метацеркарий на побегах руппии мы фиксировали участок растения, на котором были встречены цисты: стебель, листовая пластинка, листовое влагалище, семянки или пестики. При подсчёте мы разделяли живых моллюсков и пустые раковины. Цисты, целостность которых была нарушена, а также те, под оболочкой которых находились деформированные и почерневшие остатки метацеркарий, учитывались отдельно как мертвые.

Моллюски, собранные на Деменихе, были измерены и вскрыты для определения заражения в полевой лаборатории, пробы с двух точек на Девичьей луде зафиксированы 96% спиртом и дообработаны в городе. При статистической обработке данных за обилие цист на раковинах было принято отношение числа метацеркарий к числу раковин, за обилие метацеркарий на руппии – отношение числа цист к сырой биомассе растений. Достоверность

различий в обилии метацеркарий между микробиотопами проверялась при помощи t-критерия Стьюдента. Различия считали достоверными при вероятности принятия нулевой гипотезы менее 5%. Вычисление значения критерия и проверка достоверности отличий производилось в среде R-Studio с помощью функции `t.test` на языке R (R Core Team 2015). Для визуализации данных был использован пакет `ggplot2` (Wickham 2009; Wickham, Francois 2016).

## Результаты

### Субстраты, на которых были обнаружены метацеркарии нотокотилид

В ходе обработки материала были встречены следующие субстраты органического происхождения: створки раковин двустворчатых моллюсков *Mytilus sp.* и *Macoma bathica*, раковины живых и мертвых гидробиид и улиток рода *Littorina*, фукоиды, целые растения руппии и их фрагменты. Метацеркарии были найдены на раковинах гидробиид – *Peringia ulvae* и *Ecrobia ventrosa*, раковинах *Littorina sp.*, а также на различных частях руппии. Большинство метацеркарий встречалось на раковинах гидробиид и побегах руппии, где располагались кучно на листовых влагалищах. Два последних субстрата в пробах были наиболее обильны.

### Встречаемость основных субстратов оседания церкарий в разных точках

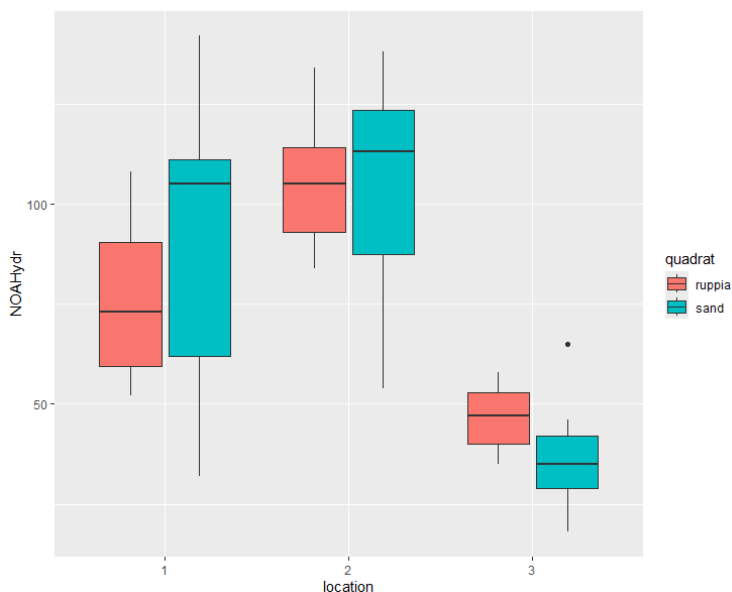


Рисунок 1. Количество живых гидробиид в пробах с разных локаций. Линиями по оси ОУ отложены медианы по данному параметру, края "ящика" - границы I и III квартилей, "усы" 1.5 интерквартильных расстояния. Точками отмечены отскоки.

В локации 3 количество гидробий в среднем было меньшим, чем в локациях 1 и 2. Число улиток в пробах на Девичьей луде варьировало сильнее, чем на Деменихе, достигая максимальных значений в локации 1.

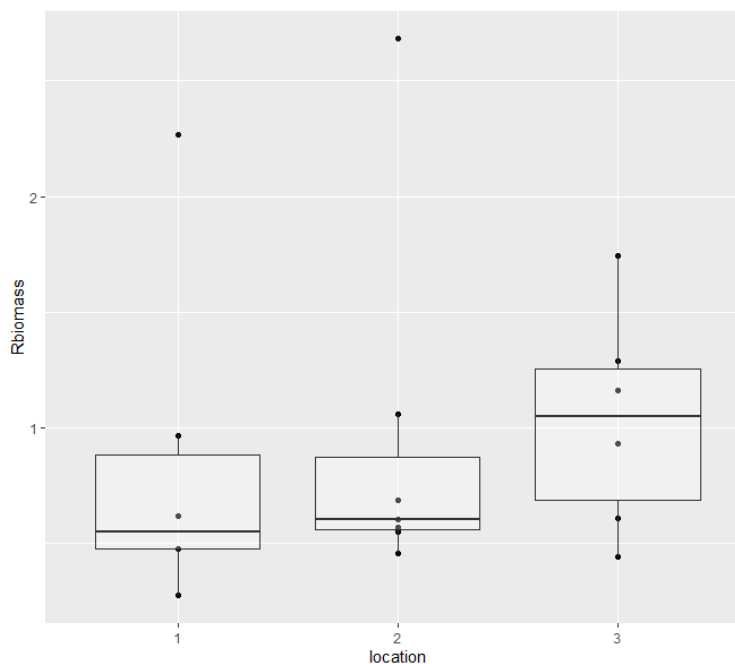


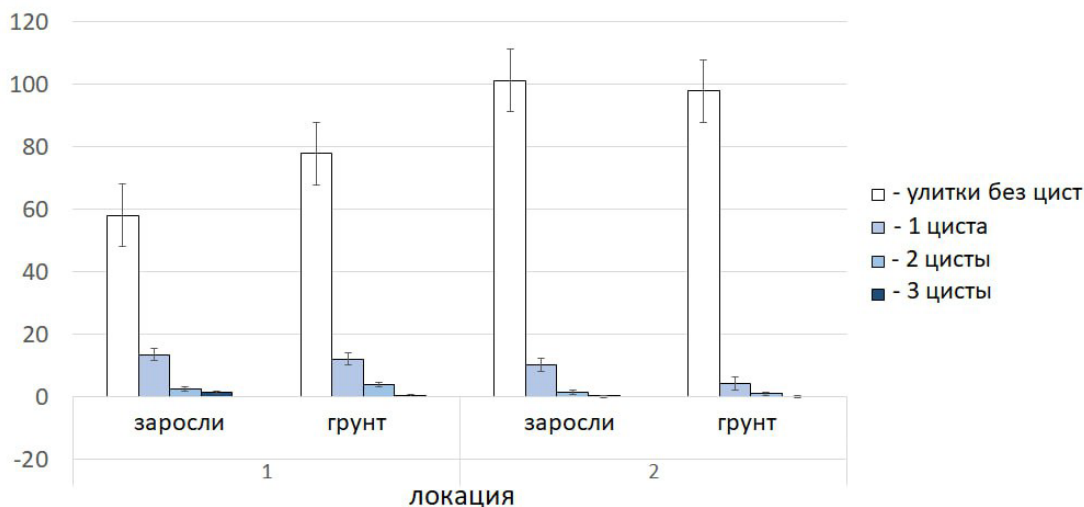
Рисунок 2. Биомасса руппии на разных локациях на о-вах Девичья луда и Демениха. Линиями по оси ОУ отложены медианы по данному параметру, края "ящика" - границы I и III квартилей, "усы" 1.5 интерквартильных расстояния. Точками отмечены отскоки.

Биомасса руппии на о. Демениха в среднем была больше чем на обеих локациях с о. Девичья луда, но данное отличие недостоверно. Биомасса руппии в обеих локациях на о. Девичья луда почти не различается.

### **Распределение цист между основными субстратами в разных локациях**

На о. Демениха метацеркарии преобладали на руппии, а на о. Девичья луда - на раковинах гидробий.

**Метацеркарии на раковинах гидробиид**  
**Распределение метацеркарий между улитками в поселении гидробиид**

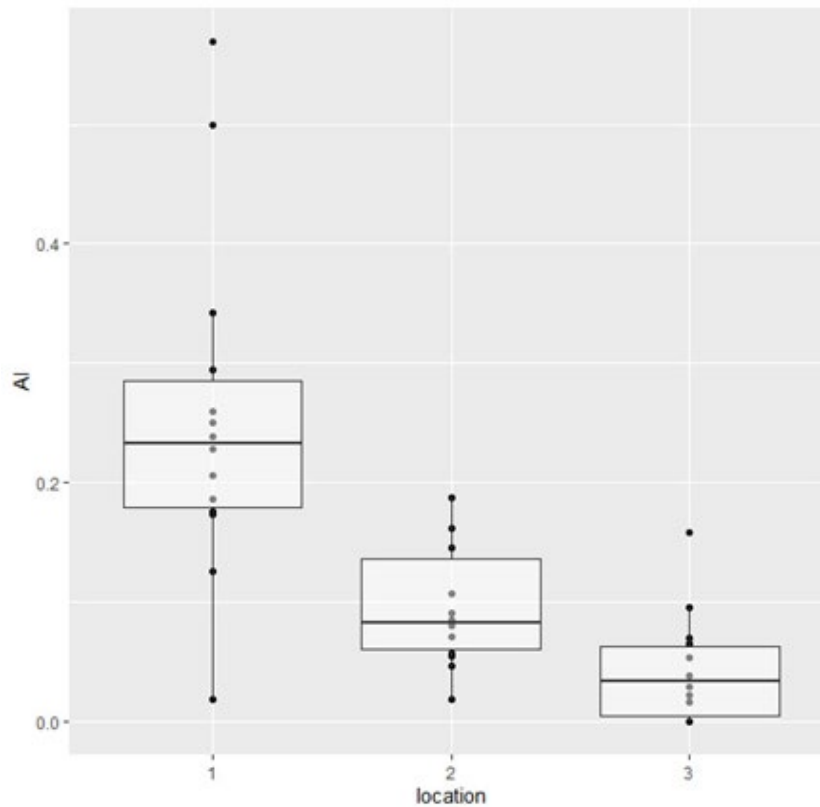


*Рисунок 3. Среднее количество улиток с различным числом цист на их раковинах на локациях 1 и 2 с о. Девичья луда на квадратах с руппией и без. По оси ОУ- количество улиток, по ОХ- локация и квадрат. Цветом обозначено количество цист.*

В обеих локациях, как в зарослях, так и на открытом грунте, чаще всего встречаются улитки без цист, менее часто – улитки с 1 цистой. Улитки с 3 и более цистами встречаются в единичных случаях.

В локации 1 количество улиток без цист больше на улитках с открытого грунта, чем из зарослей, количество улиток с 1 цистой почти одинаковое, с 2 цистами улиток больше на грунте, а с 3 цистами улиток больше на руппии. На локации 2 улиток без цист чуть больше на руппии, с 1 цистой улиток также больше на руппии, улиток с 3 цистами чуть больше на грунте, а улиток с 2 цистами равное количество. В целом, улиток с цистами на раковине в поселении сильно меньше половины, и на их раковинах редко встречается больше одной цисты.

### *Обилие цист на раковинах гидробиид.*



*Рисунок 4. Сравнение индекса обилия метацеркарий нотоколид на о. Девичья луда (локации 1 и 2) и о. Демениха (3). Линиями по оси ОУ отложены медианы индекса обилия, края "ящика" - границы I и III квартилей, "усы" 1.5 интерквартильных расстояния. Точками отмечены конкретные значения индекса обилия в пробах. Точками вне ящиков и их усов отмечены отскоки.*

Индекс обилия метацеркарий был самым высоким в локации 1, а самым низким в локации 3. Обилие цист в локации 2 занимало промежуточное положение.

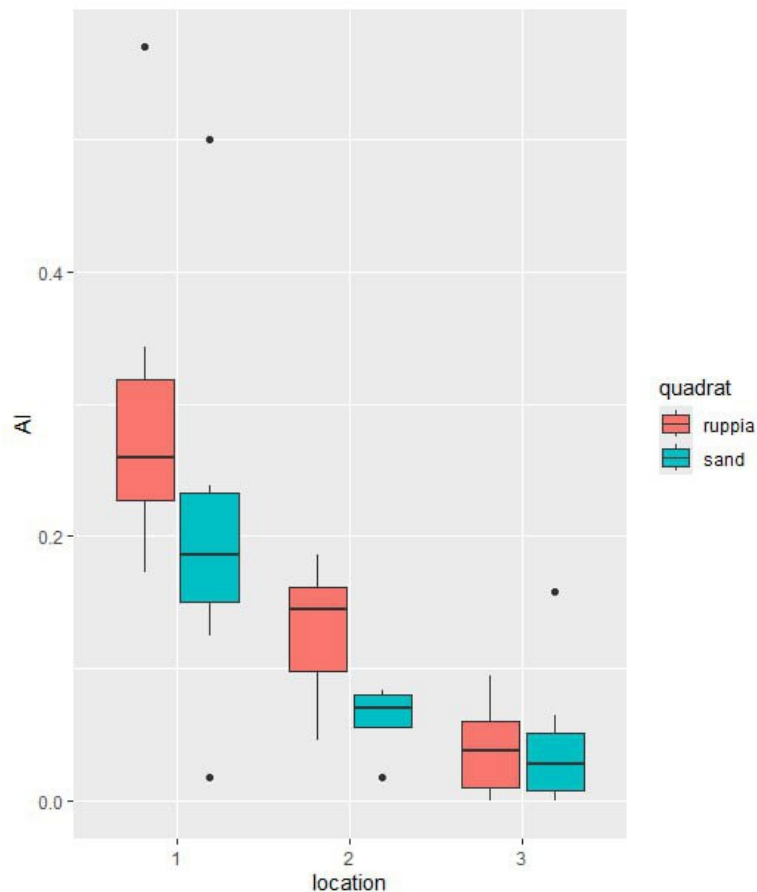


Рисунок 5. Обилие целых цист нотокотилид на раковинах живых гидробиид в разных квадратах на о. Девичья луда (локации 1 и 2) и о. Демениха. Линиями по оси ОУ отложены медианы по данному параметру, края "ящика" - границы I и III квартилей, "усы" 1.5 интерквартильных расстояния. Точками отмечены отскоки.

Самым высоким обилие целых цист было на квадратах с руппией в локации 1, а самым низким на квадратах без руппии в локации 3. Обилие целых цист в локациях 1, 2, расположенных на побережье Девичьей луды больше на квадратах с руппией, чем на открытом грунте (локация 1:  $t = 2.2992$ ,  $df = 10.12$ ,  $p\text{-value} = 0.04402$ , локация 2:  $t = 3.1558$ ,  $df = 8.5225$ ,  $p\text{-value} = 0.01244$ )

## Целые и пустые цисты на раковинах гидробиид

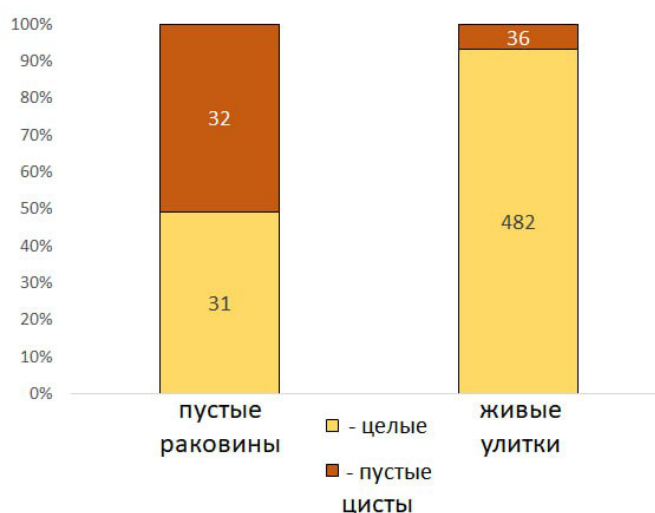


Рисунок 6. Соотношение мертвых и живых цист на раковинах мертвых и живых гидробиид с количеством цист.

На мертвых гидробидах живые и мёртвые цисты встречаются в равном соотношении. При этом на живых улитках живые метацеркарии встречались гораздо чаще, чем мертвые, причем живые метацеркарии составляют около 90% от всех цист.

### Метацеркарии на побегах руппии.

#### Распределение цист между разными частями растений.

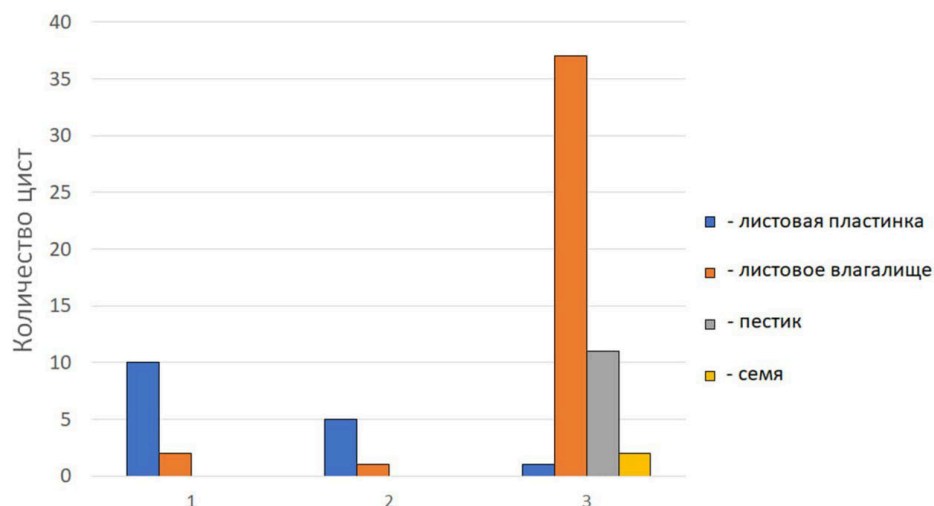


Рисунок 7. Количество цист на руппии. По оси ОУ – количество метацеркарий, разными цветами обозначены части руппии, где были встречены метацеркарии на о. Девичья луда (локации 1 и 2) и о. Демениха (3).

На руппии с Девичьей луды цисты чаще встречаются на листовых пластинках. На Деменихе метацеркарии чаще всего встречаются на листовых влагалищах, более редко – на пестиках, а реже всего на листовых пластинках.

В мелком масштабе распределение метацеркарий неравномерно. Отдельные кусты руппии могли быть сильно покрыты цистами, но при этом другие кусты руппии в рамках той же пробы могли вообще не нести цист.

### ***Обилие метацеркарий на побегах руппии***

Достоверных отличий в обилии цист на руппии между локациями и островами обнаружено не было.

### **Обсуждение**

Мы предполагаем, что обилие цист в определённой точке на литорали потенциально может зависеть от следующих факторов: локальных различий в заражённости улиток нотокотилидами; неодинаковой доступности улиток в разных участках местообитания для церкарий; влиянии абиотических факторов на успех поиска субстрата церкарией и выживаемости церкарий и метацеркарий; концентрации улиток, которые с большей вероятностью будут нести на себе цисты (например старых и/или крупных улиток) в определённых участках биотопа. При этом различные факторы, вероятно, определяют картину распределения цист в разных пространственных масштабах. Разница в обилии метацеркарий на раковинах гидробий на о. Девичья Луда и о. Демениха скорее всего обуславливается с одной стороны локальными различиями в заражённости гидробий нотокотилидами на островах и обилием попадающего на литораль инвазионного начала (в связи с различной посещаемостью этих островов окончательными хозяевами), с другой стороны в различиях характера биотопа на разных островах, влиянии абиотических факторов на успех поиска субстрата церкарией и вероятности выживаемости церкарий в условиях островов, а с третьей стороны плотностью гидробий, которые с большей вероятностью будут заражены или будут нести на своей раковине цисты. Из-за малого влияния прибойности и приливно-отливных течений на Деменихе цисты распределены менее равномерно, поскольку церкарии не переносятся токами воды, и, в связи с этим большая часть гидробий и руппии оказываются свободными от цист. В результате, метацеркарии концентрируются в большом количестве на субстратах, ближайших к улитке, из которой они выходят. Это предположение подтверждается более высокой мозаичностью распределения цист на кустах руппии, что отражено ранее в результатах. Отсутствие подобной неравномерности распределения церкарий между раковинами гидробиид может быть связано с подвижностью улиток, из-за которой, церкарии, не успевают в больших количествах осесть на их раковины, выходя из заражённых особей. Также, возможно, что неравномерность не проявляется из-за малого числа цист на улитках в целом в этой точке. Можно предположить, что повышенная плотность поселения на Девичьей луде делает более вероятным встречу зараженных улиток с незараженными, тем самым повышая вероятность нахождения подходящего субстрата для оседания церкарий, из-за чего повышается процент успешно инцистировавшихся

личинок паразита. Состав видов из семейства Notocotylidae может различаться на разных островах в связи с возможными различиями в видовом составе уток, посещающих различные биотопы, и с наличием *E. ventrosa*, имеющей специфичных нотокотилид, в поселении на о. Демениха. При этом у разных видов нотокотилид могут быть разные предпочтения к субстратам для оседания, в связи, с чем на Деменихе на раковинах улиток может оказываться относительно меньше цист, чем на руппии.

Внутри одного острова (Девичья луда) разница в обилии цист может объясняться также различиями в зараженности улиток на разных точках. Локации 1 и 2 по характеру биотопа визуально более схожи по характеру биотопа, и ближе расположены, в связи с чем можно предполагать сходство в составе посещающих их уток - окончательных хозяев трематод и, вероятно – в видовом составе паразитов семейства Notocotylidae. Мы предполагаем, что имеет место различие в частоте посещаемости окончательными хозяевами этих двух точек, что может обуславливать различия в обилии цист между островами при схожей картине распределения цист между субстратами.

Различия в самом мелком масштабе, - между участками зарослей руппии и открытого грунта вблизи на литорали, - могут проявляться из-за неодинаковой доступности улиток для церкарий в разных участках местообитания. Возможно, что, выползая на побеги руппии по приливу, гидробии в зарослях более равномерно распределяются по объёму воды, окружающему растения. При этом на участках открытого грунта улитки могут распределяться только по поверхности осадка, в связи с чем церкарии, выходящие из улиток, плавая в объёме воды могут чаще встречаться с улитками в зарослях, чем на грунте. Также, возможно, что улитки на открытых местах более склонны к закапыванию в осадок, что делает их менее доступными для церкарий трематод.

Также возможно, что большее обилие цист на улитках в зарослях руппии связано с приуроченности к зарослям улиток старших возрастов, которые с большей вероятностью успели подвергнуться оседанию церкарий на раковины на протяжении жизни. Известно, что поселения *Peringia ulvae*, приуроченные к зарослям другого водного макрофита – *Zostera marina*, состоят из особей всех возрастов, а приуроченные к открытым участком грунта – в основном из молоди (Cardoso et al. 2002).

Отсутствие такого различия на о. Демениха может быть связано с относительно маленькой площадью участков, лишённых покрова руппии в этой точке. Из-за слабой выраженности таких участков не могут проявиться различия в обилии цист.

Относительно большее число мёртвых цист в сравнении с живыми на пустых раковинах улиток может быть связано с меньшей склонностью к оседанию церкарий на неживые субстраты (Gonchar, Galaktionov, 2016). Мы предполагаем, что на пустых раковинах в основном остаются цисты, которые осели на них, пока улитка была жива. С течением времени цисты тоже

умирают и становятся пустыми, а нового оседания на раковины не происходит.

То, что на рупии мы обнаруживали цисты преимущественно на верхних частях растений, и не обнаруживали на стеблях может быть связано с поведением церкарий, которые могли стремиться в верхние слои воды перед оседанием. Подобное поведение известно для церкарий других трематод, которые инцистируются на растительных субстратах (Morley, 2015). Различия в частоте оседания на разные части рупии между островами может быть связано с различием в гидродинамических условиях на разных островах, влияющих на поведение церкарий, или различием в видовом составе нотокотилид на разных островах.

## **Выводы**

1. Обилие метацеркарий нотокотилид в поселениях гидробий на литорали различалось во всех изучаемых пространственных масштабах, - от различных островов до различных микробиотопов на небольшом участке литорали. В разных масштабах, оно определяется различными факторами.

2. Больше обилие цист на раковинах улиток в зарослях рупии, в сравнении с участками открытого грунта, может быть связано с более равномерным распределением улиток, выползающих на растения, по объёму воды и большей их доступностью для оседания церкарий или с концентрацией в зарослях более старых улиток, чаще несущих цисты. Так или иначе такое распределение цист может повышать вероятность заражения растительоядных уток, питающихся в зарослях рупии.

3. Различия в распределении метацеркарий между субстратами в поселении гидробиид наблюдается только в масштабе разных островов и, вероятно, связано с разным набором на них видов нотокотилид, церкарии которых имеют различные субстратные предпочтения.

## **Благодарности**

В заключение я выражаю свою искреннюю благодарность администрации Кандалакшского государственного заповедника, предоставившей доступ к заповедным территориям для работы, всем участникам 44-й Беломорской экспедиции ЛЭМБ ГИПС, участвовавшим в сборе и разборке материала, руководителю экспедиций А.В. Полоскину, организовавшему сбор материала, Д.А. Аристову, помогавшему со сбором, обработкой и визуализацией материала, а также моему научному руководителю Е.А. Зенкову.

## Литература

1. Бианки В.В., Бойко Н.С., Хайтов В.М. Питание гоголей *Viscerhala clangula* в Кандалакшском заливе//Русский орнитологический журнал, экспресс-выпуск 225, 615-629, 2003
2. Гранович А.И. Паразитарные системы и структура популяций паразитических организмов //Паразитология. – 1996. – Т. 30. – №. 4. – С. 343-356.
3. Гранович А. И., Горбушин А. М. Различия заражённости самок и самцов литоральных моллюсков родов *Littorina* и *Hydrobia* Кандалакшского залива Белого моря // Паразитология т.29, выпуск 3, с. 167-178, 1995
4. Горбушин А.М. О видовом составе моллюсков рода *Hydrobia* (Gastropoda, Prosobranchia) в Белом море// Зоологический журнал, том 71, выпуск 9, 1992
5. Зенков Евгений Экстенсивность инвазии популяций литоральных гастропод *Peringia ulvae* (Pennant, 1777) трематодами птиц на небольшом заповедном острове в Кандалакшском заливе (Белое море). (2018).
6. Прокофьев В.В., Галактионов К.В. Стратегии поискового поведения церкарий трематод. Труды Зоологического института РАН – 2009. - Т. 313 - № 3. - С. 308–318
7. Прокофьев В.В., Левакин И.А., Николаев К.Е., Галактионов К.В. Свет и температура — взаимодействие факторов в определении интенсивности эмиссии церкарий *Himasthla elongata* (Trematoda, Digenea, Himasthliidae)//Паразитология. – 2017. – Т. 51. – №. 6. – С. 457-465.
8. Семенова Елизавета Различие в экстенсивности инвазии мелких брюхоногих моллюсков *Peringia ulvae* на разных субстратах на литорали Белого моря. (2023).
9. Столяров А.П. Видовое разнообразие и трофическая структура литоральных сообществ макробентоса эстуария реки Черная (Кандалакшский залив, Белое море)// Бюл. Московского общества испытателей природы, т.124, вып.4, с 19-27; 2019
10. Cardoso P.G., Lillebø A.I. , Pardal M.A. Ferreira S.M., Marques J.C. The effect of different primary producers on *Hydrobia ulvae* population dynamics: a case study in a temperate intertidal estuary, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 277 ; 173 – 195; 2002
11. Gonchar Anna, Galaktionov Kirill V. Substratum preferences in two notocotyloid (Digenea, Notocotylidae) cercariae from *Hydrobia ventrosa* at the White Sea, *Journal of Sea Research*, 2015, doi: 10.1016/j.seares.2015.07.006
12. Gonchar A.G., Galaktionov K.V. Guide to Notocotylidae (Digenea) parasitizing coastal gastropods of the White and Barents seas//Паразитология, том 56, выпуск 6, с. 443–458, 2022
13. 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/>.

14. Skirnisson Karl, Galaktionov Kirill V., Kozminsky Eugeny V. Factors influencing the distribution of digenetic trematode infections in a mudsnail (*Hydrobia ventrosa*) population inhabiting salt marshponds in, J. Parasitol., 90(1), pp. 50–59, 2004
15. H. Wickham. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York, 2016.