

УДК 594.382.1

**ПАРАЗИТОФАУНА *Succinea putris* (MOLLUSCA: PULMONATA)
НА ТЕРРИТОРИИ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА
И ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ**

**© 2025 А. С. Токмакова^а, Е. Е. Прохорова^а, Р. Р. Усманова^а,
А. А. Корниенко^а, А. А. Виноградова^б, Е. А. Пчеленок^а,
Г. Л. Атаев^{а,*}**

^а Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена,

Лаборатория экспериментальной зоологии,

наб. реки Мойки, д. 48, Санкт-Петербург, 191186 Россия

^б Зоологический институт РАН,

Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

* e-mail: ataev.gennady@gmail.com

Поступила в редакцию 22.03.2024

После доработки 11.05.2024

Принята к публикации 15.05.2024

На протяжении 2018–2024 годов изучалась инвазия моллюсков *Succinea putris* в Санкт-Петербурге и Ленинградской области. Основное внимание уделялось заражённости улиток спороцистами трематод *Leucochloridium*. Было найдено три вида этого рода: *L. paradoxum*, *L. perturbatum* и *L. vogtianum*. Однако в ходе вскрытия моллюсков *Succinea putris* было отмечено еще семь видов паразитов, относящихся как к трематодам, так и к другим группам многоклеточных и даже протистов: инфузории подтипа *Intramacronucleata*, кокцидии *Klossia* sp., метацеркарии трематод *Brachylaima mesostoma* и *Pseudoleucochloridium soricis*, метацестоды *Monocercus* sp., нематоды семейства Mermithidae, личинки двукрылых *Pherbellia* sp. Кроме этого, были отмечены различные комбинации множественных заражений, образованных этими паразитами.

Ключевые слова: *Succinea putris*, трематоды, протисты, цестоды, нематоды, двукрылые

DOI: 10.31857/S003118472501003X, **EDN:** UMQNKO

Наземные моллюски *Succinea putris* Linnaeus, 1758 относятся к семейству Succineidae (янтарки). Этот вид распространен по всей Европе, кроме Средиземноморья, а также в Сибири (Prokhorova et al., 2020). Его обычные места обитания – это пойменные и низинные луга, кустарники и т. п. Особая известность янтарок связана с их уникальным паразитом – спороцистами трематод рода *Leucochloridium*.

Тело этих спороцист представляет собой стolon, центральная часть которого находится в гепатопанкреасе улитки (Ataev et al., 2024). От него отходят отростки, которые

по мере созревания приобретают видоспецифичную окраску. Рисунок пигментации, наряду с характерными движениями отростков, делает их похожими на личинок насекомых. Сами отростки могут проникать в щупальца моллюсков, что делает их хорошо заметными для птиц, которые склёвывают их и заражаются расположенными внутри отростков метацеркариями. Зрелые отростки также способны самостоятельно выходить во внешнюю среду через разрывы в наружных покровах моллюска.

На протяжении многих лет мы проводили изучение видового разнообразия и биологии спороцист рода *Leucochloridium* (Атаев и др., 2013; Атаев, Токмакова, 2015; Ataev et al., 2016; Usmanova et al., 2023; Ataev et al., 2024 и др.). Однако при вскрытии заражённых моллюсков основное внимание обращали на партенит, имеющих зрелые отростки. И лишь в последние годы стали проводить полное паразитологическое вскрытие с целью обнаружения спороцист, находящихся на ранних стадиях развития. При этом, кроме партенит трематод, в улитках были описаны трематоды других родов, а также паразиты, относящиеся к другим типам многоклеточных, и даже протисты. В составе паразитофауны *Succinea putris* обнаружено десять видов, описанию которых и посвящена эта статья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Моллюски *Succinea putris* L., 1758 были собраны в 2022–2024 гг. в Удельном парке Санкт-Петербурга (60°00'24.4"N, 30°18'41.1"E); в 2018–2023 гг. – на территории посёлка Вырица (59°24'42.3"N, 30°19'08.1"E) и города Бокситогорск (59°28'27.2"N, 33°47'58.9"E) Ленинградской области.

Предварительно заражённость моллюсков выявляли при их вскрытии под стереомикроскопом Leica M165C, Leica M125. Для определения обнаруженных паразитов использовали тотальные и гистологические препараты, а также методы генотипирования.

Виды спороцист трематод рода *Leucochloridium* определяли по форме и окраске зрелых отростков (Zhukova et al., 2014; Ataev et al., 2016; Usmanova et al., 2023). В ряде случаев для видовой идентификации молодых партенит, не имеющих окрашенных отростков, проводили молекулярно-генетический анализ с использованием в качестве маркера участка кластера генов рДНК (фрагмент 18S–ITS1–5.8S–ITS2–фрагмент 28S) (Ataev et al., 2016; Usmanova et al., 2023).

Обнаруженных при вскрытии метацеркарий трематод, личинок нематод, цестод и мух фиксировали в 70% этаноле. Для окраски тотальных препаратов метацеркарий использовали квасцовый кармин. Микрофотографии личинок нематод и мух получены с использованием стереомикроскопа Leica M165C с камерой Leica DFC 290 (Leica, Germany).

Изучение кокцидий проводили на временных препаратах тканей улиток в режиме дифференциально-интерференционного контраста, а также на мазках, окрашенных гематоксилин-эозином (микроскоп Leica DM 5000). Микрофотографии кокцидий, личинок метастод и метацеркарий были получены с помощью камеры Truechrome 4K Pro (Tucsen, China).

Для уточнения видовой принадлежности метацеркарий *Brachylaima mesostoma* также проводилось генотипирование ($n = 2$). Для этого из тканей личинок выделяли тотальную ДНК с использованием коммерческого набора ДНК-сорб-С-М (AmpliSens, Россия) согласно инструкции производителя. Генотипирование осуществляли по участку рДНК (фрагмент 18S–ITS1–5.8S–ITS2–фрагмент 28S) по описанному ранее протоколу (Usmanova, Prokhorova, 2023). ПЦР-продукты из геля выделяли при помощи коммерческого набора Wizard® SV Gel and PCR Clean-Up System (Promega, США). Секвенирование по Сэнгеру проводили в коммерческой фирме ЗАО Евроген. Анализ, сборку и выравнивание последовательностей проводили с использованием программ BioEdit v. 7.2.5 (Hall, 1999) и MEGA v. 10.2.4 (Kumar et al., 2018).

Филогенетическая реконструкция была выполнена по участку рДНК, включающему частичные последовательности гена 5.8S рДНК и ITS2 (длина выравнивания 543 п.н.). Математическая модель для расчета генетических дистанций была выбрана с использованием критерия Акаике в программе jModelTest v. 2.1.7 (Darriba et al., 2012). Филогенетическую реконструкцию методом максимального правдоподобия (ML) осуществляли с использованием двухпараметрической модели Джукса–Кантора (Jukes, Cantor, 1969) в программе MEGA v. 10.2.4 (Kumar et al., 2018). Бутстреп-поддержка была рассчитана на основе 1000 реплик (Felsenstein, 1985). В качестве внешних групп использовали представленные в GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/protein>) нуклеотидные последовательности трематод. Номера последовательностей представлены на рис. 2.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Трематоды рода *Leucochloridium*. В моллюсках *Succinea putris*, собранных на территории Санкт-Петербурга и Ленинградской области, были обнаружены спороцисты трёх видов трематод рода *Leucochloridium*: *L. paradoxum*, *L. perturbatum*, *L. vogtianum*.

Для дочерних спороцист *L. paradoxum* характерно наличие 1–3 зрелых отростков (количество неокрашенных отростков может достигать 10 и более), окрашенных в полосы зелёного, белого и чёрного цветов (рис. 1А). Гораздо реже в улитках отмечалось 4 и более зрелых отростков. Однако при анализе таких явлений необходимо учитывать, что они могут представлять собой случаи множественного заражения моллюсков несколькими спороцистами.

Спороцисты *L. perturbatum* также образуют 1–3 зрелых отростка, но окрашенных в поперечные полосы коричневого и бледно-жёлтого цветов (рис. 1А). Лишь в одной улитке было обнаружено 10 зрелых отростков, которые, очевидно, принадлежали нескольким спороцистам.

У отростков спороцист *L. vogtianum* дистальная часть окрашена в коричневый цвет, но наиболее характерным признаком этого вида являются латерально расположенные на поверхности отростка папиллы, также несущие коричневый пигмент (рис. 1Б). Количество зрелых отростков у спороцист этого вида не превышает 1–2. При этом случаев паразитирования нескольких партенит *L. vogtianum* в одном моллюске не обнаружено.

Для оценки природной заражённости сукциней партенитами рода *Leucochloridium* с мая по сентябрь 2018–2023 годов были вскрыты 1080 улиток бокситогорской и вырицкой популяций. Так как по морфологическим признакам можно определить вид спороцист только при наличии у них зрелых отростков, все данные о заражении улиток молодыми партенитами *Leucochloridium* были объединены. Общая экстенсивность инвазии составила 8.1%. Всего в 76 заражённых моллюсках обнаружено 80 спороцист рода *Leucochloridium*. Среди них отмечены: 41 незрелая спороциста (вид не определен), 28 – *L. paradoxum*, 6 – *L. perturbatum* и 5 – *L. vogtianum*. Кроме того, обнаружены 3 случая двойного заражения с участием двух спороцист *L. paradoxum*, а также один случай паразитирования спороцисты *L. perturbatum* и молодой спороцисты *Leucochloridium* (вид не определен).

В Удельном парке Санкт-Петербурга экстенсивность инвазии янтарок ($n = 476$) партенитами рода *Leucochloridium* (представленными только *L. paradoxum* и *L. perturbatum*) заметно уступала значениям этого показателя в Ленинградской

области и не превышала 1–3%. Важно отметить, что в течение года это значение в каждом месте сбора держится примерно на одном уровне (Атаев и др., 2023).

Таким образом, в моллюсках *Succinea putris* на территории Санкт-Петербурга и Ленинградской области обнаружено три вида спороцист рода *Leucochloridium* (*L. paradoxum*, *L. perturbatum*, *L. vogtianum*). При этом отмечались случаи совместного паразитирования как партенит одного вида, так и различные комбинации с участием разных видов (рис. 1А). Однако нам не удалось выявить множественное заражение улитки спороцистами трех видов *Leucochloridium*, как это было отмечено ранее (Атаев et al., 2016).

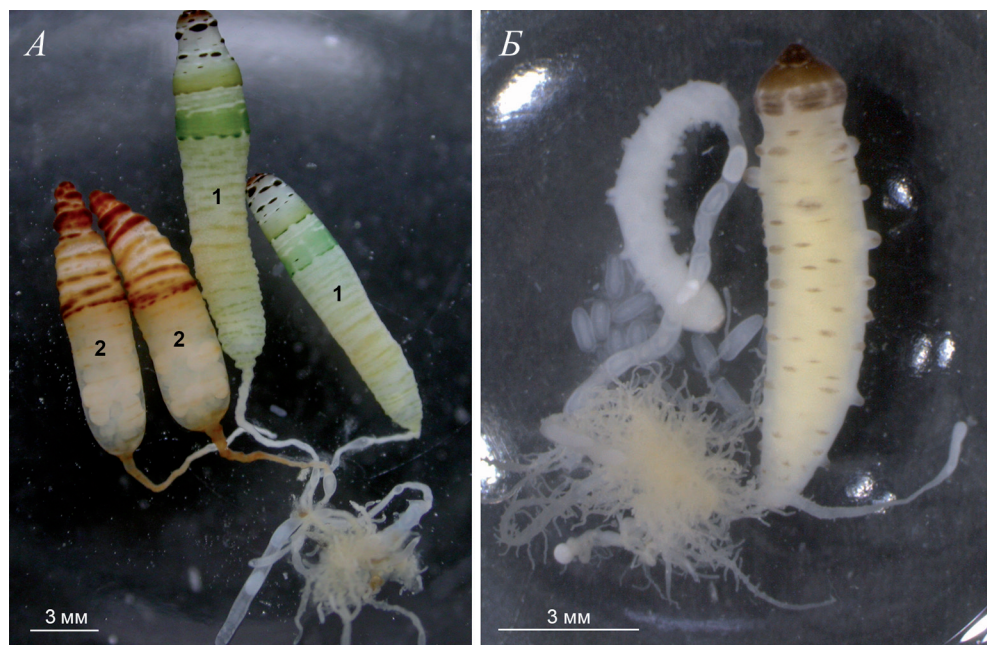


Рисунок 1. Спороцисты трематод рода *Leucochloridium*:
А – *Leucochloridium paradoxum* (1), *L. perturbatum* (2); Б – *L. vogtianum*.

Figure 1. Sporocysts of trematodes of the genus *Leucochloridium*:
А – *Leucochloridium paradoxum* (1), *L. perturbatum* (2); Б – *L. vogtianum*.

Кроме спороцист рода *Leucochloridium*, в сукцинеях регулярно обнаруживались метацеркарии, которые ранее также относили к видам этого рода. Однако на протяжении мая–октября 2023 г., при более тщательном изучении паразитофауны улиток в Удельном парке, выяснилось, что эти метацеркарии относятся к другим семействам. Общая экстенсивность заражения ими составила 7.58% ($n = 475$). Последние различались по размерам – в основном встречались мелкие ($< 750 \times 270$ мкм), но примерно у трети заражённых улиток обнаружены более крупные метацеркарии ($> 1000 \times 650$ мкм). По морфологическим признакам мы определили их как виды *Brachylaima mesostoma* Rudolphi, 1803 (Brachylaimidae) и *Pseudoleucochloridium soricis* Soltys, 1952

(Panopistidae) соответственно. Также было отмечено 4 случая двойных заражений, представленных личинками этих видов.

Церкариумы брахилимид, вышедшие из улиток, могут оставаться жизнеспособными до нескольких суток (Соболева, 1986). При этом они активно пытаются прикрепиться к наземным моллюскам того же или других видов. Далее через отверстие мочеточника личинки пробираются в почку второго промежуточного хозяина, где и происходит дальнейшее развитие метацеркарий.

Метацеркарии *Brachylaima mesostoma* Rudolphi, 1803 (семейство Brachylaimidae) обычно локализуются в почке, мочеточнике и перикарде, реже в мантийном воротничке и гепатопанкреасе. Важно отметить, что многие метацеркарии были подвижны, а у некоторых личинок кишечник был заполнен клетками хозяина. Максимальная экстенсивность заражения улиток метацеркариями *B. mesostoma* достигала в конце лета 15–20%. При этом интенсивность инвазии в начале лета обычно не превышала 1–2 метацеркарии на улитку, но в августе–сентябре возрастала до 10–16. Средние размеры метацеркарий *B. mesostoma* составляют 700×270 мкм (рис. 2А). На их покровах расположены многочисленные шипики. Для личинок характерны субтерминально расположенная ротовая (160×112 мкм) и брюшная присоски (113×121 мкм). Пищевод не выражен, от крупной глотки (100×70 мкм) отходят ветви кишки, которые под острым углом направляются к переднему концу тела, где разворачиваются и, не образуя изгибов, достигают заднего конца тела. Гонады расположены в одну линию: между двумя округлыми семенниками (85×59 мкм) локализуется небольшой яичник (60×40 мкм). Сумка цирруса имеет размер 66×23 мкм. Половое отверстие находится на уровне переднего семенника. Зачатки желточников залегают в виде плотных клеточных тяжей с внешней стороны кишечных ветвей, тянутся от нижней границы брюшной присоски до переднего семенника.

В результате генотипирования метацеркарий ($n = 2$) были получены нуклеотидные последовательности рДНК длиной 1243 п.н. (GenBank PP862648.1, PP862647.1). Последовательность ITS1–5.8S–ITS2 на 99.99% гомологична представленным в GenBank последовательностям *B. mesostoma*. Средняя внутривидовая дистанция исследованных образцов с представителями *B. mesostoma*, собранными на территории Польши и Чехии, составляет 0.0016. Согласно литературным данным, средняя межвидовая дистанция для рода *Brachylaima* по участкам рДНК, включающим ITS2, составляет 0.094 (Heneberg et al., 2016). У представителей семейства средняя межвидовая дистанция по данному участку генома варьирует от 0.028 у рода *Leucochloridium* до 0.27 у рода *Postharmostomum* (Valadão et al., 2018). Таким образом, исследованные образцы метацеркарий относятся к виду *Brachylaima mesostoma*.

Одна из двух генотипированных метацеркарий имеет уникальный гаплотип (GenBank P862648). Гаплотип второй метацеркарии (GenBank P862647) совпадает с гаплотипом спорист (GenBank MN218602) из моллюсков *Sepaea* spp., собранных в центральной и северной Польше (Żbikowska et al., 2020). Для филогенетической реконструкции с полученными нуклеотидными последовательностями был использован участок рДНК, включающий частичную последовательность гена 5.8S и ITS2. На филогенетической реконструкции все образцы *Brachylaima mesostoma* объединяются в единую кладу (рис. 2Б).

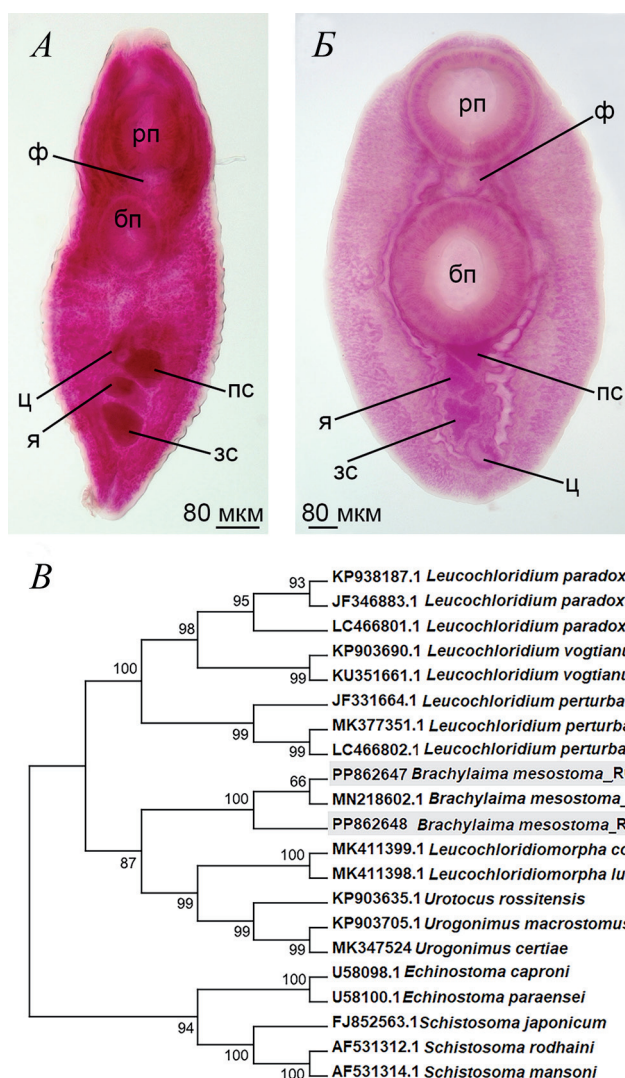


Рисунок 2. Метацеркарии *Brachylaima mesostoma* (А), *Pseudoleucochloridium soricis* (Б); В – филогенетическая реконструкция, выполненная методом максимального правдоподобия (ML) по нуклеотидной последовательности участка 5.8S–ITS2 рДНК (543 п.н.) с использованием модели Джукса–Кантора. Указаны значения апостериорных вероятностей для 1000 реплик. Указаны номера использованных последовательностей в GenBank. Выделены последовательности, полученные в данном исследовании. бп – брюшная присоска, зс – задний семенник, к – кишечник, пс – передний семенник, рп – ротовая присоска, ф – фаринкс, ц – циррус, я – яичник.

Figure 2. Metacercariae of *Brachylaima mesostoma* (A), *Pseudoleucochloridium soricis* (B); B – Phylogenetic reconstruction performed by the maximum likelihood (ML) method based on the partial region of 5.8S–ITS2 rDNA (543 bp) using the Jukes–Cantor model. Number at the branch nodes percentage bootstrap support for 1000 replicates Numbers of used sequences from GenBank are shown. The sequences obtained in this study are highlighted. бп – ventral sucker, зс – posterior testis, к – intestine, пс – anterior testis, рп – oral sucker, ф – pharynx, ц – cirrus, я – ovary.

Метацеркарии *Pseudoleucochloridium soricis* Soltys, 1952 (Panopistidae) были обнаружены в перикарде, мочеточнике и почке моллюсков *Succinea putris*. Впервые достоверно зарегистрированы в сентябрьской пробе 2024 г. ($n = 4$), экстенсивность инвазии составила 11%. При этом интенсивность заражения не превышала 2–3 метацеркарии на одного моллюска.

Тело метацеркарии овальное ($1162 \pm 46 \times 732 \pm 34$ мкм) (рис. 2Б). Шипики отсутствуют. Ротовая присоска ($292 \pm 18 \times 326 \pm 13$ мкм) расположена терминально. Брюшная присоска ($373 \pm 16 \times 358 \pm 22$ мкм) крупнее ротовой и занимает экваториальное положение. Фаринкс находится между присосками перед бифуркацией кишечных стволов. Пищевод отсутствует. Позади брюшной присоски располагается передний семенник ($69 \pm 5 \times 114 \pm 11$ мкм). Яичник ($68 \pm 2 \times 96 \pm 8$ мкм) лежит между семенниками. Задний семенник ($87 \pm 8 \times 95 \pm 6$ мкм) крупнее переднего и находится позади яичника. Гонады расположены в линию, друг за другом и лежат между кишечными ветвями. Сумка цирруса ($101 \pm 8 \times 39 \pm 3$ мкм) находится за задним семенником. Половое отверстие расположено субтерминально. Кишечные стволы доходят до конца тела. Желточные фолликулы лежат в заднем конце тела, по бокам от кишечных стволов, доходят до задней части брюшной присоски. Отмеченные морфологические признаки позволяют отнести данную метацеркарию к виду *P. soricis* (Pojmańska, 2002).

Метастоды *Monocercus* sp. (Dilepididae). 8 улиток *Succinea putris* из Удельного парка Санкт-Петербурга оказались заражёнными цестодами (рис. 3А). Из них 5 улиток были собраны в августе 2023 г., а 3 улитки – в мае–июле 2024 г. Виды этого рода известны как гельминты грызунов (землероек). Половозрелые стадии *Monocercus* sp. паразитируют в тонкой кишке бурозубок рода *Sorex* (Korneva et al., 2011; Ишигенова, Корниенко, 2013). Цистицерокоиды обнаружены под наружным эпителием моллюсков в районе гепатопанкреаса и лёгкого. Обычно в улитках отмечалось по одной метастоде, лишь одна улитка содержала 5 личинок. Их диаметр составил 408.5 ± 15.7 мкм ($n = 5$). На сколексе расположены 4 присоски, покрытые мелкими шипиками. Кроме них сколекс вооружен 16–20 (чаще 18) крючьями диорхоидного типа (хотя по пропорциям ближе к нитидоидному), которые расположены в два ряда. Размеры (мкм) крючьев переднего ряда составили: общая длина 50.6 ± 1.4 , длина лезвия 27.4 ± 1.3 , длина рукоятки 25.1 ± 0.8 , длина корневого отростка 10.9 ± 0.4 . Размеры (мкм) крючьев второго ряда составили: длина 53.5 ± 0.8 , длина лезвия 29.0 ± 0.7 , длина рукоятки 26.1 ± 0.9 , длина корневого отростка 9.8 ± 0.3 .

Нематоды семейства *Mermithidae*. Среди моллюсков *Succinea putris*, собранных в посёлке Вырица в июле 2022 г., одна особь была заражена личинкой нематоды. В качестве паразитов лёгочных моллюсков описаны нематоды семейств Alloionematidae, Rhabditidae и Mermithidae (Barker, 2004). Длина представителей первых двух семейств не превышает 2 мм, а мермитиды достигают 1–10 и даже 30 см. Размеры обнаруженной личинки составили 65×1.8 мм (рис. 3Б), что позволяет отнести её к мермитидам.

Представители этого семейства широко известны как паразиты членистоногих. Гораздо реже мермитиды (роды *Mermis* и *Hexamermis*) встречаются при вскрытии гастропод. Однако последние обычно определяются как паратенические хозяева нематод, дефинитивными хозяевами которых также являются членистоногие (Barker,

2004). Мермитиды моллюсков и членистоногих паразитируют на ларвальной стадии, а имаго обычно являются свободноживущими обитателями почвы. Среди паразитов янтарок описан вид *Hexamermis albicans* (Chitwood, Chitwood, 1937).

Личинки двукрылых *Pherbellia* sp. (Sciomyzidae). В моллюсках, собранных в июле 2023 г. в Бокситогорске (1 особь) и Вырице (4 особи), были обнаружены личинки мух рода *Pherbellia* второго ($n = 4$) и третьего ($n = 1$) возрастов. Эти личинки являются паразитоидами, питаются тканями моллюсков. Размеры личинок составили 10.4–14.8 мм (рис. 3В). У заражённых улиток наблюдались сильные повреждения тканей гепатопанкреаса.

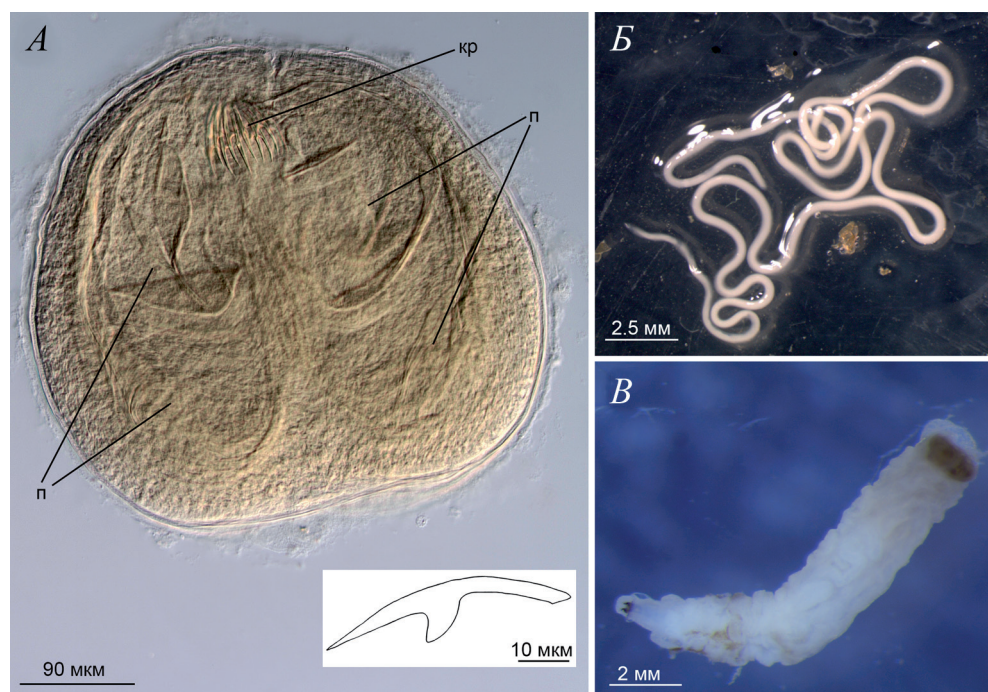


Рисунок 3. Метацистода *Monocercus* sp. (А), нематода семейства Mermithidae (Б), личинка мухи *Pherbellia* sp. (В). кр – крючья, п – присоска.

Figure 3. Metacestode *Monocercus* sp. (A), nematode of the Mermithidae family (Б), larva of the fly *Pherbellia* sp. (В). кр – hooks, п – sucker.

Среди представителей этого рода, паразитирующих в янтарках, наиболее известны *Ph. schoenherri*. Они встречаются в Палеарктике. Самки откладывают яйца на скорлупу моллюсков семейства Succineidae, в том числе *Succinea putris*. Образовавшиеся личинки поедают животное и окукливаются внутри панциря. Муха *Ph. schoenherri* – широко распространенный вид с длительным периодом полета. Летает в основном с апреля по октябрь, но во многих европейских странах встречается круглый год как в сухих, так и во влажных местах обитания (Bratt et al., 1969; Garonov, 2016).

Кокцидии *Klossia* sp. (Apicomplexa: Eucoccidiorida). В Удельном парке Санкт-Петербурга в июне 2022 г. в четырёх улитках, а в сентябре 2023 г. – в одной особи были обнаружены одноклеточные паразиты – представители Apicomplexa. Протисты были представлены ооцистами, находящимися на ранних стадиях развития (содержат споробласты), и внутриклеточными мерозоитами (рис. 4А, 4Б). Гамонтов и гамет найти не удалось. В основном паразиты располагались внутри почки, реже в районе лёгкого. Диаметр ооцист варьировал от 20 до 30 мкм, что свидетельствует о начальных этапах их формирования. Размеры развивающихся внутри ооцист споробластов составляют в среднем 6 мкм. Длина мерозоитов составляет от 3 до 5 мкм. Локализация, форма и размеры ооцисты и зооидов позволяют предположить их принадлежность к виду рода *Klossia*, представители которого известны как паразиты наземных pulmonat (Moltmann, 1980). Непосредственно в улитках *Succinea putris* ранее были описаны *Klossia helicina* (Grell, 1973). Заражение этим паразитом происходит в результате заглатывания моллюском спороцист. Спорозоиты выходят из спороцисты в кишечнике моллюска и проникают через кишечный эпителий в гемоцель. С током гемолимфы они достигают почки и внедряются в её эпителиальные клетки. После циклов мерогонии происходит гамогония и образовавшиеся гаметы образуют зиготы, которые развиваются в ооцисты. В последних формируется более сотни споробластов, которые покрываются собственными оболочками и становятся спороцистами. Внутри каждой спороцисты происходит ядерное деление, в результате чего формируется четыре спорозоита. После этого тонкая оболочка ооцисты разрушается, и спороцисты через почечные каналы выходят наружу вместе с экскрементами почек.

Инфузории подтипа *Intramacronucleata*. В пищеварительном тракте одной янтарки из Удельного парка Санкт-Петербурга в мае 2024 г. был обнаружен активный трофозоит инфузории, морфологически сходный с представителями родов *Bryometopus*, *Colpidium*, *Plagiopyla*, относящихся к подтипу *Intramacronucleata* (рис. 4В). Несмотря на многочасовое нахождение инфузории внутри зоба моллюска, трофозоит оставался жизнеспособным, активно двигался с помощью многочисленных ресничек. Инфузории обладают крупным телом (250 × 200 мкм), покрытым сближенными кинетами. Небольшой перистом расположен продольно.

Отмеченные признаки не позволяют более точно определить систематическое положение этого протиста. В качестве примера инфузорий со схожей биологией можем рассмотреть представителей рода *Colpoda*, некоторые виды которого обитают в наземных улитках, а свободноживущие стадии развиваются в почве (Reynolds, 1936). Для этих инфузорий показана способность обитать в различных участках кишечника моллюсков и выходить во внешнюю среду с экскрементами последнего как в инцистированном виде, так и на трофической стадии. Однако в условиях сухой почвы трофозоиты быстро погибают. В инцистированном виде инфузории остаются жизнеспособными на протяжении многих месяцев. Так, цисты *Colpoda steini* в лабораторных условиях (при комнатной температуре и низкой влажности) выживают до 10 месяцев (Reynolds, 1936).

Завершая описание паразитофауны моллюсков *Succinea putris*, отметим, что заражение улиток парентитами и (или) метацеркариями трематод не препятствовало множественной инвазии с другими паразитами независимо от их систематического

положения. В результате двойное заражение партенитами могло дополняться метацеркариями других видов трематод либо паразитами других таксонов.

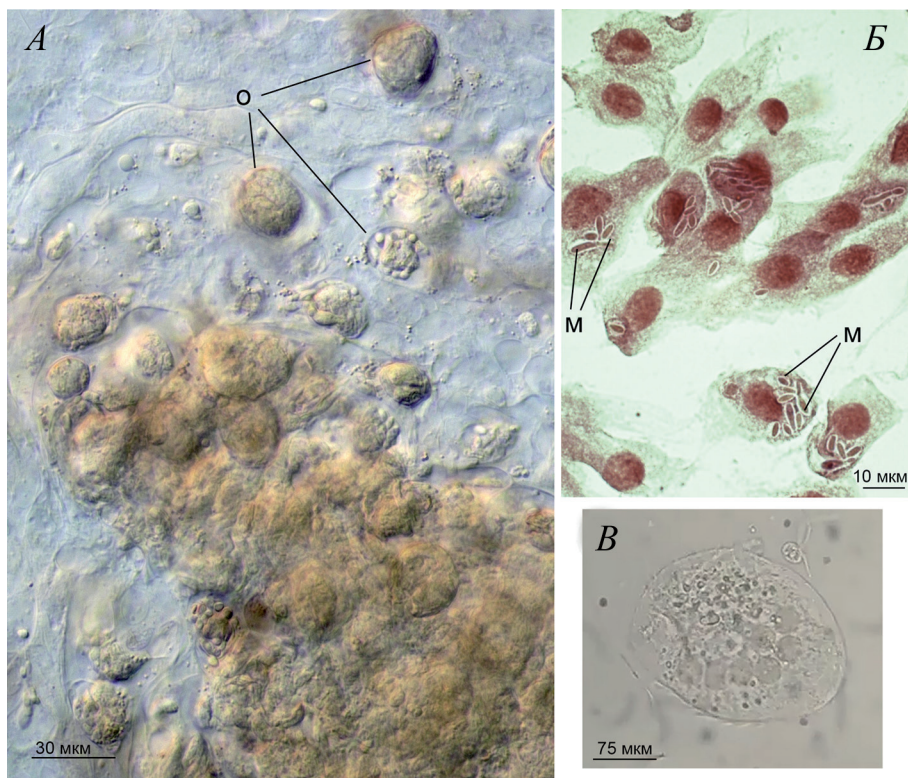


Рисунок 4. Протисты, паразитирующие в *Succinea putris* (А–Б): А – ооцисты кокцидий *Klossia* sp. на разной стадии развития. Б – мерозоиты *Klossia* sp. внутри клеток почки; В – инфузория подтипа Intramacronucleata. м – мерозоиты, о – ооцисты со споробластами и спороцистами.

Figure 4. Protists parasitizing *Succinea putris* (A–B). А – oocysts of coccidia *Klossia* sp. at different stages of development. Б – merozoites of *Klossia* sp. inside kidney cells, В – ciliate of the subtype Intramacronucleata. m – merozoites, o – oocysts with sporoblasts and sporocysts.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведение полного паразитологического вскрытия моллюсков *Succinea putris* значительно расширило наши представления об организмах, использующих их в качестве хозяев. Всего нами обнаружено десять видов паразитов: пять видов трематод (спороцисты *Leucochloridium paradoxum*, *L. perturbatum*, *L. vogtianum*, метацеркарии *Brachylaima mesostoma* и *Pseudoleucochloridium soricis*), по одному виду цестод (*Monocercus* sp.), нематод семейства Mermithidae и насекомых (*Pherbellia* sp.), а также два вида протистов – кокцидии (*Klossia* sp.) и инфузории подтипа Intramacronucleata. При этом два вида трематод, а также цестоды, нематоды и насекомые представлены ларвальными стадиями.

Важно отметить, что обнаруженные паразиты хорошо известны для узких специалистов, однако обычно они изучаются без упоминания об остальных обитателях сукциней. Это касается и наших исследований, в которых мы подробно изучали спороцист рода *Leucochloridium*, но не замечали других паразитов улиток.

Курьёзным исключением являются метацеркарии *Brachylaima mesostoma* и *Pseudoleucochloridium soricis*, которые ранее часто отмечались нами при вскрытии янтарок, но ошибочно также относились к личинкам марит рода *Leucochloridium*.

Все обнаруженные виды паразитов зачастую составляют различные комбинации множественного заражения между собой. Подробно это было изучено нами для спороцист рода *Leucochloridium*. В одном моллюске *Succinea putris* могут развиваться до 5–7 дочерних спороцист одного вида, каждая из которых образована в результате метаморфоза отдельного мирацидия (Атаев et al., 2024). Также в одном хозяине могут встречаться партениты двух и даже трех видов этого рода (Атаев et al., 2016; Usmanova et al., 2023).

В случае множественного заражения моллюсков *Succinea putris* спороцистами двух и даже трёх видов *Leucochloridium* видимых нарушений в их развитии и размножении не отмечалось. Все они способны сформировать зрелые отростки, заполненные инвазионными метацеркариями. Важно отметить, что внешне такие разнородные комбинации партенит на ранних этапах развития не отличаются от заражений (см. выше), представленных несколькими спороцистами одного вида этого рода (каждая из которых развивается в результате пенетрации одного мирацидия). Во всех вариантах партениты составляют единственную генерацию дочерних спороцист.

При этом такие комбинации часто дополняются метацеркариями других трематод. В наших сборах это были *Brachylaima mesostoma*, реже *Pseudoleucochloridium soricis*. Остальные виды вновь выявленных паразитов *Succinea putris* встречались в единичных количествах. Но, возможно, это обусловлено относительно небольшим сроком проведения полного паразитологического вскрытия этих улиток.

К сожалению, имеется мало опубликованных сведений о множественном заражении моллюсков, включающих не относящиеся к трематодам виды. Чаще авторы описывают двойные и тройные трематодные инвазии (Dönges, 1972; Lim, Heyneman, 1972; Combes, 1982; Mouahid, Mone, 1990; Атаев, Добровольский, 1992; Атаев et al., 2016). При этом описываются различные варианты последствий таких заражений. Антагонистические отношения, приводящие к подавлению развития одного из паразитов, обычно складываются между видами, один из которых является редиоидным.

При этом агрессия таких партенит может проявляться как в отношении спороцистоидных, так и редиоидных видов. Особенно это заметно в условиях *in vitro* (Loker et al., 1999; Атаев, 2014). Одними из наиболее агрессивных являются представители рода *Echinostoma*, редии которых питаются партенитами различных трематод. Эту особенность даже предполагалось использовать для организации биологического контроля за распространением опасных трематодозов на внутримоллюсковой стадии (Lie et al., 1968), – например, хищных партенит рода *Echinostoma* в борьбе против человеческих шистосом (Moravec et al., 1974 и др.).

Менее изучены последствия паразитирования метацеркарий для моллюсков-хозяев, хотя они могут быть для них даже более летальны, чем развитие партенит (Атаев,

2023). Также известны случаи подавления одного вида партенит при совместном паразитировании спористоидных видов. В таких взаимных контактах исключены случаи прямого хищничества, и возникают более сложные комбинации трематодных инвазий, тем не менее, приводящие к стагнации в развитии и даже гибели одного из паразитов (Machado et al., 1988).

Высокая патогенность для пульмонат показана и для нематод. Особенно известен в этом отношении вид семейства Rhabditidae – *Phasmarhabditis hermaphrodita*, вызывающий летальную вирулентность улиток и слизней, экстенсивность заражения которых достигает 60% (Morand et al., 2004). На основе этого свойства в США разработан и даже применяется в некоторых штатах натуральный моллюскоцид (Denver et al., 2024).

Подобные факты показывают, что при анализе степени патогенности для моллюсков того или иного паразита, а тем более их комбинаций требуется изучение стратегии паразитирования каждого вида и взаимоотношений между ними и хозяином.

По сравнению с метазойными паразитами протисты относительно множественных заражений моллюсков отмечаются реже. Чаще среди них упоминаются микроспоридии, которые могут паразитировать не только в моллюсках, но и в партенитах и метацеркариях трематод (Sokolova et al., 2021). Данное явление гиперпаразитизма также предлагалось использовать для борьбы с опасными трематодозами.

К сожалению, на данном этапе исследования сложно привести достоверные сведения о частоте встречаемости разных паразитов *Succinea putris* и образуемых ими множественных заражений, так как представленный материал собирался нами в разные годы и в разных районах.

Выше отмечалось, что исследователи при изучении паразитофауны конкретных животных чаще обращают внимание только на паразитов конкретного таксона и игнорируют прочих обитателей. Полученные нами результаты позволяют предположить, что детальное изучение заражённости моллюсков может значительно расширить наши представления об их паразитах и описать новые комбинации множественных инфекций. Возможно, среди моллюсков такие явления более распространены у наземных улиток, которые в природе являются хозяевами для разнообразных паразитов, зачастую находящихся на разных этапах жизненного цикла.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за помощь в определении видов инфузорий О.А. Корниловой (РГПУ им. А.И. Герцена), нематод С.Э. Спиридонову (ИПЭЭ РАН), цестод К.В. Регель (ИБПС ДВО РАН), личинок мух А.А. Пржиборо (ЗИН РАН).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке гранта РФ 22-74-00036.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атаев Г.Л. 2014. Изучение дочерних генераций редий *Echinostoma caproni* (Trematoda) в условиях культивирования in vitro. Паразитология 48 (6): 423–429. [Ataev G.L. 2014. The study of daughter rediae *Echinostoma caproni* (Trematoda) in vitro cultivation. Parazitologiya 48 (6): 423–429. (in Russian)]
- Атаев Г.Л., Добровольский А.А. 1992. Развитие микрогемипопуляции редий *Philophthalmus rhionica* в моллюсках, природно-зараженных другими видами трематод. Паразитология 26 (3): 227–233. [Ataev G.L., Dobrovolskij A.A. 1992. Development of microhemipopulation of *Philophthalmus rhionica* rediae in molluscs naturally infected with other species of trematodes. Parazitologiya 26 (3): 227–233. (in Russian)]
- Атаев Г.Л., Добровольский А.А., Токмакова А.С. 2013. Размножение партенит трематод *Leucochloridium paradoxum* (Trematoda: Leucochloridiidae). Паразитология 47 (2): 178–182. [Ataev G.L., Dobrovolskij A.A., Tokmakova A.S. 2013. Reproduction of trematode *Leucochloridium paradoxum* sporocysts (Trematoda: Leucochloridiidae). Parazitologiya 47 (2): 178–182. (in Russian)]
- Атаев Г.Л., Токмакова А.С. 2015. Сезонные изменения в биологии *Leucochloridium paradoxum* (Trematoda: Leucochloridiomorphidae). Паразитология 49 (3): 200–207. [Ataev G.L., Tokmakova A.S. 2015. Seasonal changes in the biology of *Leucochloridium paradoxum* (Trematoda: Leucochloridiomorphidae). Parazitologiya 49 (3): 200–207. (in Russian)]
- Атаев Г.Л., Усманова Р.Р., Токмакова А.С. 2023. Роль моллюсков *Succinea putris* в поддержании жизненного цикла трематод *Leucochloridium paradoxum*. VII Съезд паразитологического общества: итоги и актуальные задачи, Петрозаводск, 16–20 октября 2023, 32–33. [Ataev G.L., Usmanova R.R., Tokmakova A.S. 2023. The role of the *Succinea putris* mollusc in maintaining the life cycle of the *Leucochloridium paradoxum* trematode. VII Congress of the Parasitological Society: Results and Current Tasks, Petrozavodsk, October 16–20, 2023, 32–33. (in Russian)]
- Ишигенова Л.А., Корниенко С.А. 2013. Развитие цистицеркоиды *Monocercus arionis* (Cestoda, Dilepididae). Зоологический журнал 92 (11): 1–16. [Ishigenova L.A., Kornienko S.A. 2013. Development of cysticercoids in *Monocercus arionis* (Cestoda, Dilepididae). Zoological Journal 92 (11): 1–16. (in Russian)]. <https://doi.org/10.7868/S0044513413110068>
- Соболева Т.Н. 1986. Циклы развития трематод надсемейства Brachylaimoidea. В кн.: Гвоздев Е.В., Ждырка З. (ред.). Функциональная морфология личинок трематод и цестод. Алма-Ата, Наука, 70–75.
- Ataev G.L., Zhukova A.A., Tokmakova A.S., Prokhorova E.E. 2016. Multiple infection of amber *Succinea putris* snails with sporocysts of *Leucochloridium* spp. (Trematoda). Parasitology research 115 (8): 3203–3208. <https://doi.org/10.1007/s00436-016-5082-6>
- Ataev G.L., Usmanova R.R., Vinogradova A.A., Prokhorova E.E., Tokmakova A.S. 2024. Development and reproduction of sporocysts of *Leucochloridium paradoxum* (Trematoda). Invertebrate Biology 143 (4): e12443. <https://doi.org/10.1111/ivb.12443>
- Ataev G.L. 2023. Experimental study of the effect of *Echinostoma caproni* metacercariae on the survival of molluscs *Biomphalaria pfeifferi*. Amurian Zoological Journal 15 (4): 712–723. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-4-712-723>
- Barker G.M. 2004. Natural Enemies of Terrestrial Molluscs. UK, CABI Publishing, 320 p.
- Bratt A.D., Knutson L.V., Foote B.A., Berg C.O. 1969. Biology of Pherbellia (Diptera: Sciomyzidae). Cornell University Agricultural Experiment Station, New York State College of Agriculture, NY, Ithaca. Memoir. 404, 247 p.
- Chitwood B.G., Chitwood M.B. 1937. Snails as hosts and carriers of nematodes and Nematomorpha. The Nautilus 50: 130–135.
- Combes C. 1982. Trematodes: antagonism between species and sterilizing effects on snails in biological control. Parasitology 84 (4): 151–175. <https://doi.org/10.1017/S0031182000053634>
- Darriba D., Taboada G.L., Doallo R., Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. Nature Methods 9 (8): 772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>

- Denver D., Howe D.K., Colton A.J., Richart C.H., Mc Donnell R.J. 2024. The biocontrol nematode *Phasmarhabditis hermaphrodita* infects and increases mortality of *Monadenia fidelis*, a non-target terrestrial gastropod species endemic to the Pacific Northwest of North America, in laboratory conditions. *PLoS One* 19 (3): e0298165. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0298165>
- Dönges J. 1972. Double infection experiments with echinostomatids (Trematoda) in *Lymnaea stagnalis* by implantation of rediae and exposure to miracidia. *International journal for parasitology* 2 (4): 409–423. [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(72\)90085-9](https://doi.org/10.1016/0020-7519(72)90085-9)
- Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783–791. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x>
- Gaponov S. 2016. Fauna and bioecology of snail-killing flies (Diptera Sciomyzidae) in the Central black soil region of Russia. *Proceedings of Voronezh State University. Series Law.* 1: 54–63.
- Grell K.G. 1973. *Protozoology*. Heidelberg, Springer Berlin, 556 p.
- Hall T.A. 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95–98.
- Heneberg P., Sitko J., Bizo J. 2016. Molecular and comparative morphological analysis of central European parasitic flatworms of the superfamily Brachylaimoidea Allison, 1943 (Trematoda: Plagiorchiida). *Parasitology* 143: 455–474. <https://doi.org/10.1017/S003118201500181X>
- Jukes T.H., Cantor C.R. 1969. Evolution of protein molecules. In: Munro H.N. (ed.). *Mammalian protein metabolism*. New York, Academic Press, 21–132. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-12458-0>
- Korneva Zh.V., Kornienko S.A., Gulyaev V.D. 2011. Morphology and ultrastructure of reproductive organs of *Monocercus arionis* (Sibold, 1850) Villot, 1982 (Cestoda: Cyclophyllidae). *Inland Water Biology* 4 (1): 21–27. <https://doi.org/10.1134/S1995082910041029>
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Molecular Biology and Evolution* 35 (6): 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Lie K.J., Basch P.F., Heyneman D., Beck A.J. 1968. Implications for trematode control of interspecific larvae antagonism within snail hosts. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 62 (3): 299–319. [https://doi.org/10.1016/0035-9203\(68\)90081-3](https://doi.org/10.1016/0035-9203(68)90081-3)
- Lim H.K., Heyneman D. 1972. Intramolluscan inter-trematode antagonism: review of factors influencing the host-parasite system and its possible role in biological control. *Advances in parasitology* 10: 191–268. [https://doi.org/10.1016/s0065-308x\(08\)60175-x](https://doi.org/10.1016/s0065-308x(08)60175-x)
- Loker E.S., Coustau C., Ataev G.L., Jourdan J. 1999. In vitro culture of rediae of *Echinostoma caproni*. *Parasite* 6 (2): 169–174. <https://doi.org/10.1051/parasite/1999062169>
- Machado S.M.P., Magalhães L.A., Artigas P.d.T., Cordeiro N.d.S., Carvalho J.F.d. 1988. Verificação de antagonismo entre larvas de schistosoma mansoni e larvas de outros digenea em biomphalaria tenagophila, molusco planorbídeo de criadouro natural situado na região de campinas, sp, brasil. *Revista De Saúde Pública* 22 (6): 484–488. <https://doi.org/10.1590/s0034-89101988000600003>
- Moltmann U.G. 1980. Light and electron microscopic studies on the merogony of *Klossia helicina* (Coccidia; Adeleidea) in snail kidney tissue cultures. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 62: 165–178.
- Morand S., Wilson M.J., Glen D.M. 2004. Nematodes (Nematoda) parasitic in terrestrial gastropods. In: Barker G.M. (ed.) *Natural enemies of terrestrial molluscs*. Cabi Publishing, UK, 525–558.
- Moravec F., Barus V., Risavy B., Yousif F. 1974. Observation on the development of two echinostomes, *Echinoparyphium recurvatum* and *Echinostoma revolutum*, the antagonists of human schistosomes in Egypt. *Folia Parasitologica* 21 (2): 107–126.
- Mouahid A., Mone H. 1990. Interference of *Echinoparyphium elegans* with the host-parasite system *Bulinus truncatus*-*Schistosoma bovis* in natural condition. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* 84 (4): 341–348. <https://www.doi.org/10.1080/00034983.1990.11812478>
- Pojmańska T. 2002. Family Panopistidae Yamaguti, 1958. In: Gibson D.I., Jones A., Bray R.A. (eds.) *Keys to the Trematoda: V. 1*. Cabi Publishing, a division of CAB International and the Natural History Museum: Wallingford, Oxon – London, 61–64. <https://doi.org/10.1079/9780851995472.0061>

- Prokhorova E.E., Usmanova R.R., Ataev G.L. 2020. An analysis of morphological and molecular genetic characters for species identification of amber snails *Succinea putris* (Succineidae). Invertebrate zoology 17 (1): 1–17. <https://www.doi.org/10.15298/invertzool.17.1.01>
- Reynolds B.D. 1936. *Colpoda steini*, a facultative parasite of the land slug, *Agriolimax agrestis*. Journal of Parasitology 22 (1): 48–53. <https://doi.org/10.2307/3271896>
- Sokolova Y.Y., Overstreet R.M., Heard R.W., Isakova N.P. 2021. Two new species of unikaryon (Microsporidia) hyperparasitic in microphallid metacercariae (Digenea) from florida intertidal crabs. Journal of Invertebrate Pathology 182: 107582. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2021.107582>
- Usmanova R.R., Ataev G.L., Tokmakova A.S., Tsymbalenko N.V., Prokhorova E.E. 2023. Genotypic and morphological diversity of trematodes *Leucochloridium paradoxum*. Parasitology research 122 (4): 997–1007. <https://doi.org/10.1007/s00436-023-07805-7>
- Usmanova R.R., Prokhorova E.E. 2023. Finding of an unusually colored sporocyst of the genus *Leucochloridium* in a *Succinea putris* snail. Doklady Biological Science 511: 222–227. <https://doi.org/10.1134/S0012496623700473>
- Valadão M.C., Silva B.C.M., López-Hernández D., Araújo J.V., Locke S.A., Pinto H.A. 2018. A molecular phylogenetic study of the caecal fluke of poultry, *Postharmostomum commutatum* (= *P. gallinum*) (Trematoda: Brachylaimidae). Parasitology research 117 (12): 3927–3934. <https://doi.org/10.1007/s00436-018-6102-5>
- Żbikowska E., Marszewska A., Cichy A., Templin J., Smorąg A., Strzała T. 2020. *Cepaea* spp. as a source of *Brachylaima mesostoma* (Digenea: Brachylaimidae) and *Brachylecithum* sp. (Digenea: Dicrocoeliidae) larvae in Poland. Parasitology research 119 (1): 145–152. <https://doi.org/10.1007/s00436-019-06516-2>
- Zhukova A.A., Prokhorova E.E., Tokmakova A.S., Tsymbalenko N.V., Ataev G.L. 2014. Identification of species *Leucochloridium paradoxum* and *L. perturbatum* (Trematoda) based on rDNA sequences. Parazitologiya 48 (3): 185–192.

PARASITOFAUNA OF SUCCINEA PUTRIS (MOLLUSCA: PULMONATA) IN THE TERRITORY OF ST. PETERSBURG AND LENINGRAD REGION

A. S. Tokmakova, E. E. Prokhorova, R. R. Usmanova, A. A. Kornienko, A. A. Vinogradova, E. A. Pchelenok, G. L. Ataev

Keywords: *Succinea putris*, trematodes, coccidia, ciliates, cestodes, nematodes, diptera.

SUMMARY

During 2018–2024, the invasion of *Succinea putris* in St. Petersburg and the Leningrad Region was studied. The main attention was paid to the infection of snails with sporocysts of *Leucochloridium*. Three species of this genus were found: *L. paradoxum*, *L. perturbatum* and *L. vogtianum*. However, during the autopsy of *Succinea putris*, seven more species of parasites were noted, belonging to both trematodes and other groups of multicellular and even protists: ciliates of the Intramacronucleata subtype, coccidia *Klossia* sp., metacercariae of the trematodes *Brachylaima mesostoma* and *Pseudoleucochloridium soricis*, metacestodes *Monocercus* sp., nematodes of the Mermithidae family, dipteran larvae *Pherbellia* sp. In addition, various combinations of multiple infections formed by these parasites have been noted.