

ОТ СИСТЕМ ПАЗАРИТ–ХОЗЯИН К ПАЗАРИТАРНЫМ СИСТЕМАМ. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ МОЛЛЮСКОВ РОДА *LITTORINA* С ПАЗАРИТИРУЮЩИМИ В НИХ ТРЕМАТОДАМИ

© 2016 г. А. И. Гранович

Санкт-Петербургский государственный университет, С.-Петербург 199034, Россия

e-mail: granovitch@mail.ru

Поступила в редакцию 15.10.2015 г.

Представления о паразитарных системах, сформулированные В.Н. Беклемишевым 70 лет назад, представляют собой концептуальный инструмент для анализа популяционной и биоценотической роли паразитов. Только в рамках этой концепции могут решаться вопросы длительного устойчивого существования и воспроизводства систем паразит–хозяин в сообществах. Важно, что необходимая система понятий, связанная с концепцией паразитарных систем, имеет не узко паразитологическое значение, а выводится из общих представлений о жизненных циклах и подразделенности среды обитания организмов. Это дает возможность исследовать системы, основанные на любых типах устойчивых биоценотических связей организмов в сообществе (хищничество, комменсализм, конкуренция и др.). Паразитарные системы трематод, включающие в себя популяции литоральных моллюсков рода *Littorina*, позволяют в представленной работе продемонстрировать, как существенное “негативное” воздействие паразитов на организменном уровне (полная паразитарная кастрация особи хозяина) может компенсироваться на популяционном уровне. Эта компенсация, в свою очередь, ведет к длительным устойчивым взаимодействиям популяций паразитов и хозяев в рамках паразитарной системы (биоценотический уровень).

Ключевые слова: паразитарные системы, трематоды, моллюски, *Littorina*

DOI: 10.7868/S0044513416030077

Представления о паразитарных системах впервые введены В.Н. Беклемишевым 70 лет назад в работе “О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим” (Беклемишев, 1945). Основываясь на работах Мошковского (1943) об эпидемиологических последствиях отношений паразит–хозяин, а также Мартини (Martini, 1932, цит. по: Беклемишев, 1945) о двойных, тройных и множественных биоценотических системах, формируемых паразитами, В.Н. Беклемишев определяет место паразитарных систем как структурных и функциональных элементов в составе биоценоза.

Однако становление концепции паразитарных систем произошло несколько позже. Оно связано с публикацией в Зоологическом журнале двух фундаментальных работ Беклемишева “Возбудители болезней как члены биоценозов” (1956) и “Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов” (1959). Именно эти работы, вместе с некоторыми другими (Беклемишев, 1960, 1964), сформировали представления об иерархии систем, формируемых на основе отношений пара-

зит–хозяин; о популяционных последствиях взаимодействий паразитов и хозяев, а также о роли паразитов как компонента природных сообществ.

Центральное место в концепции занимает представление о паразитарной системе — совокупности популяций хозяев, объединенных популяцией их паразита на основе стабильных биоценотических связей (Беклемишев, 1956). Таким образом, понятие паразитарной системы — биоценологическое, оно отражает тесную функциональную связь видовых популяций в сообществе, своеобразный “узел” биоценотического коннекса (см. Приложение). Эта устойчивая связь характеризуется определенной структурой, выражающейся во взаимодействии субпопуляционных группировок паразитов и их хозяев. Не случайно именно в рамках концепции паразитарных систем предложены функционально обоснованные представления о структуре популяций и номенклатура внутривидовых группировок (Беклемишев, 1960; Галактионов, Добровольский, 1984; Добровольский и др., 1994; Гранович, 1996; Gra-

novitch, 1999; Гранович, 2009). Анализ функционирования паразитарных систем позволяет вычленять ключевые процессы и взаимодействия, определяющие их устойчивость на основе механизмов обратной связи; оценивать потоки вещества, энергии, а также информационные регуляторные связи в сообществах, формирующиеся на основе отношений паразит–хозяин.

Что показывают почти 70 лет истории и развития концепции паразитарных систем? С одной стороны — ее эффективность в исследовании структуры и функционирования конкретных биоценозов, вычленении существенных связей в сообществах (Контримавичус, Атрашкевич, 1982; Галактионов, Добровольский, 1984; Ройтман, Спирин, 1987; Иешко, 1988; Евланов и др., 1992; Краснощек, 1996; Исси, 2002; Ройтман, Беэр, 2008; Атрашкевич, 2009; Иешко и др., 2009; Нигматуллин, Шухгалтер, 2009; Соколов и др., 2011; Завьялов, 2014 и другие). С другой — значительно более глубокое понимание характера взаимодействий в конкретных системах паразит–хозяин. Ведь такие значимые стороны взаимодействия как воспроизводство системы паразит–хозяин, вопросы эволюционной устойчивости системы вообще могут трактоваться только в контексте популяционно-биоценологических взаимодействий (подробнее см. Гранович, 2009).

Предлагаемая работа призвана на фактическом материале проиллюстрировать соотношение взаимодействий в системах паразит–хозяин и паразитарных системах. Наша задача — подчеркнуть необходимость многоуровневого анализа оценки взаимоотношений паразит–хозяин, а также важность популяционного и биоценологического подхода для понимания роли паразитизма в природе. Логическая схема работы построена на рассмотрении одной из ключевых особенностей в определении паразитизма — “негативного” влияния паразита на хозяина. Мы увидим, как “вред” в воздействии паразитов на организм хозяина компенсируется механизмами популяционных взаимодействий паразитов и хозяев и, более того, становится основой взаимно необходимых взаимодействий паразитов и хозяев в сообществе.

В качестве фактологической и иллюстративной основы мы будем использовать многолетний материал по паразитарным системам, сформированным рядом видов трематод, паразитирующих в морских литоральных моллюсках рода *Littorina*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особенности жизненного цикла и популяционной структуры беломорских популяций *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*

Littorina saxatilis (Olivier 1792) и *L. obtusata* (Linnaeus 1758) — широко распространенные на побе-

режье морей Северной Атлантики, в том числе в Белом море виды литоральных моллюсков, популяционные ареалы которых взаимно перекрываются на каменистой литорали. Моллюски раздельнополы, половозрелости достигают на 2–3-й год жизни, после чего размножаются ежегодно в течение каждого летнего сезона. Для обоих видов свойственно прямое развитие (*L. obtusata* откладывает кладки; *L. saxatilis* характеризуются яйцеживорождением); стадия планктонной личинки отсутствует. Радиус индивидуальной активности ограничивается несколькими метрами (Janson, 1983; Reid, 1996; наши неопубликованные данные). Таким образом, пополнение и воспроизводство каждой локальной популяции обеспечивается только ее внутренними ресурсами. Продолжительность жизни беломорских литторин достигает 10 лет (Гранович и др., 1987; Гранович, Сергиевский, 1990); рост раковины продолжается в течение всей жизни. Выраженная сезонность роста в беломорских популяциях позволяет оценивать возраст моллюсков по кольцам зимней остановки роста на раковине. Моллюски обоих видов характеризуются высокой плотностью популяций. *L. obtusata* в зональном отношении приурочены к поясу макрофитов (*Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum*), что определяется их пищевой специализацией к питанию непосредственно талломами водорослей. *L. saxatilis*, использующий бактериальные, а также эпифитные водорослевые обрастания, распространен повсеместно, в том числе в зоне макрофитов (совместно с *L. obtusata*) и выше этой зоны вплоть до зоны заплеска. Наличие яйцеживорождения у *L. saxatilis* позволяет оценить специфичную для каждой возрастной группы индивидуальную плодовитость, оценить репродуктивную структуру популяции, а также рассчитать ее репродуктивный потенциал.

Трематоды, паразитирующие в беломорских популяциях *L. saxatilis* и *L. obtusata*

Паразитологический анализ популяций *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* показал наличие 11 видов паразитирующих в них трематод. Это *Microphallus piriformes* (Odhner 1905) Galaktionov 1983, *M. pygmaeus* (Levinsen 1881) Galaktionov 1983, *M. pseudopygmaeus* Galaktionov 1983, *M. triangulatus* Galaktionov 1984, *M. similis* (Jägerskiöld 1900) (все — семейство Microphallidae); *Podocotyle atomon* (Rudolphi 1802) (семейство Opencolidae), *Renicola* sp. Podlipaev 1979 (семейство Renicolidae), *Himasthla* sp. Podlipaev 1979 (семейство Echinostomatidae), *Cryptocotyle lingua* (Creplin 1825) (сем. Heterophyidae), *Notocotylus* sp. Podlipaev 1979 (семейство Notocotylidae), *Parapronocephalus symmetricus* Belopolskaja 1952 (семейство Parapronocephalidae). Трематоды рода *Himasthla* и семейства Notocotylidae представлены в беломорских литторинах, по-видимо-

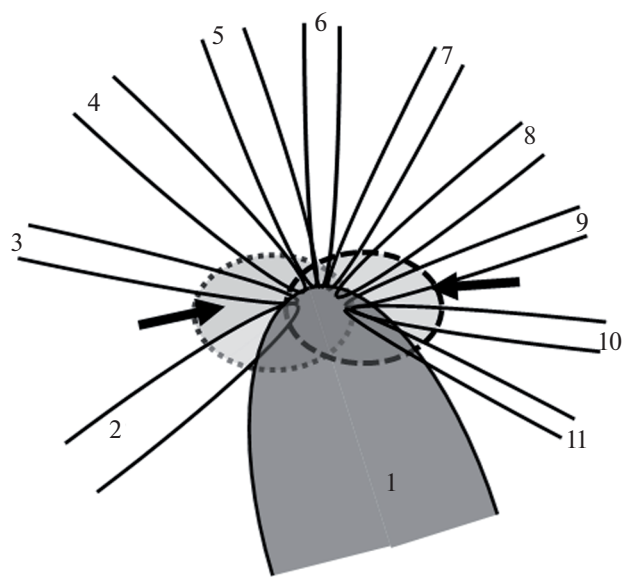


Рис. 1. Схема взаимодействия совместно обитающих в литоральной зоне популяций *L. saxatilis* и *L. obtusata* (показаны стрелками) с гемипопуляциями различных видов трематод (параболы, обозначенные номерами). Ширина ветвей парабол (величина параметра “*p*” параболы) пропорциональна экстенсивности инвазии каждым из 11 видов трематод. Гемипопуляция наиболее массового в исследованных популяциях вида трематод *Microphallus piriformes* (1) выделена серым.

му, в каждом случае более чем одним видом (Гончар, Галактионов, 2012; Николаев, Галактионов, 2012). Таким образом, общее количество паразитарных систем, связанных с этими моллюсками, вероятно, несколько больше, чем указанные 11.

Видовой состав трематод у двух видов хозяев одинаков. Паразитирующие в моллюсках стадии трематод — материнские спороцисты, а также, в зависимости от вида паразита — дочерние спороцисты или редии — характеризуются способностью к партеногенетическому размножению. Дочерние спороцисты и редии в той или иной степени могут воспроизводить себе подобных в такой группировке (Галактионов, Добровольский, 1998). Таким образом, группировки паразитов в особях хозяина могут быть обозначены как микропопуляции, а с учетом масштаба среды обитания — как локальные микропопуляции. Еще точнее, с учетом того, что такие группировки представлены особями одной стадии жизненного цикла — как локальные микрогемипопуляции (Беклемишев, 1959; Галактионов, Добровольский, 1984).

Относительное количество локальных микрогемипопуляций в популяции хозяина выражается показателем экстенсивности инвазии (зараженностью). Экстенсивность инвазии каждого вида хозяев отдельными видами трематод существенно различается. Для большинства видов парази-

тов она низка (менее 5%) и лишь зараженность двумя представителями микрофаллид группы “*pygmaeus*” — *Microphallus pygmaeus* и *M. piriformes* достигает значимых величин. При этом зараженность последним видом трематод в некоторых популяциях может достигать десятков процентов. Данные об экстенсивности инвазии всех исследованных популяций литторин и динамика зараженности в период исследования приведены в более ранних публикациях (Granovitch et al., 2000, 2009; Granovitch, Maximovich, 2013).

Жизненные циклы *M. piriformes*, *M. pygmaeus*, *M. pseudopygmaeus*, *M. triangulatus*, *Parapronocephalus symmetricum* — диксенны: стадия вторичной дисперсии отсутствует, имеется только первый промежуточный и дефинитивный хозяин. Жизненный цикл *Notocotylus* sp. также диксенен, однако стадия вторичной дисперсии имеется. Отметим, что с эволюционной точки зрения диксенция в этих случаях отражает различные этапы эволюции жизненного цикла трематод (Галактионов, Добровольский, 1998; Galaktionov, Dobrovolsky, 2003). Структура жизненных циклов остальных паразитов отвечает триксенной схеме: имеется вторичная дисперсия, первый и второй промежуточные, а также дефинитивный хозяин.

Паразитарные системы

Популяции *L. saxatilis* и *L. obtusata* в каждой точке литорали выступают в качестве элемента нескольких паразитарных систем. Количество паразитарных систем, в которые вовлечена такая популяция, определяется количеством видов трематод, заражающих моллюсков данной популяции (рис. 1). С точки зрения совокупности паразитарных систем — популяция каждого моллюска служит “точкой взаимодействия”, блоком, сопрягающим эти паразитарные системы (см. Приложение). При этом для каждой из этих паразитарных систем два вида моллюсков выступают как параксенные хозяева.

Данные, используемые в работе

В качестве иллюстративного материала в работе используются результаты обработки данных популяционно-паразитологического анализа, выполненного в 1982–2003 гг. в районах губы Чупа и Северного архипелага Кандалакшского залива Белого моря. Приведены результаты исследования 25 популяций *L. saxatilis* и 23 популяций *L. obtusata*, в которых выполнена единовременная оценка структуры популяций моллюсков-хозяев и их зараженности трематодами. Эти данные позволяют проводить анализ показателей структуры популяции хозяина в условиях различной экстенсивности инвазии — **межпопуляционный анализ**. В двух точках побережья (корга у губы

Левиной, губа Чупа и Западная коса Южной губы о-ва Рязкова, Северный Архипелаг) аналогичные исследования проводили ежегодно в период 1982–1997 г.г., что позволяет выполнить **внутри-популяционный** (“динамический”) **анализ** соответствующих показателей структуры популяций и зараженности (для двух популяций *L. saxatilis* и двух совместно с ними обитающих популяций *L. obtusata*).

Обозначения популяций, подробное описание точек сбора материала, общие особенности обработки выборок, методы определения пола, возраста, размера моллюсков, наличия эмбрионов в выводковой сумке плодовых самок *L. saxatilis* приведены в предшествующих работах (Гранович и др., 1987; Гранович, Сергиевский, 1989; Granovitch et al., 2000; Granovitch et al., 2009; Granovitch, Maximovich, 2013). При необходимости привлекаются иллюстрации из наших ранее опубликованных работ с соответствующими ссылками на первоисточники.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Организменный уровень. Система паразит–хозяин

В результате инокулятивного (*Himasthla elongata*) или контаминативного (все остальные обнаруженные виды трематод) заражения моллюска *L. saxatilis* или *L. obtusata* соответствующим видом трематод начинается становление устойчивой системы паразит-хозяин. Ее формирование связано с развитием в моллюске группировки (локальной гемипопуляции) редий (*Himasthla* sp., *Notocotylus* sp., *Paraprionocephalus symmetricum*, *Cryptocotyle lingua*) или дочерних спорист (все представители семейства Microphallidae, *Podocotyle atomon*, *Renicola* sp.). Размножение и развитие трематод в организме моллюска приводит к накоплению особей паразита в лакунах гемолимфы, протоках пищеварительной и половой системы. Характер локализации и взаимодействия трематод с организмом хозяина видоспецифичны. Комплекс иммунных и метаболических взаимодействий моллюска-хозяина и партенит соответствующего вида может приводить к заметным изменениям свойств особи хозяина (Галактионов, Добровольский, 1998; Galaktionov, Dobrovolskij, 2003). Для рассматриваемых систем паразит-хозяин отметим влияние на адаптации к изменению солености среды обитания у литторин, зараженных микрофаллидами группы “*pygmaeus*” (Сергиевский и др., 1986); различную скорость потери солей при нахождении в пресной воде (Бергер, 1986); изменения в характере роста раковины, приводящие к изменению ее формы у зараженных особей (Панова и др., 1999; Калибердина, Гранович, 2003); изменения поведенческих реакций зараженных осо-

бей, приводящие к различиям в пространственной локализации здоровых и зараженных моллюсков (Сергиевский и др., 1984; Михайлова и др., 1988; Галактионов, 1993).

В то же время важно отметить, что существенного снижения жизнеспособности и способности реагировать на такие неблагоприятные факторы литоральной среды обитания как длительное обсыхание, повышение и понижение температуры, у зараженных моллюсков не происходит (Галактионов, 1993). Зараженные моллюски могут длительное время (годы) оставаться жизнеспособными. Это подтверждается следующими данными. 1. Оценкой возраста начала изменений формы раковины моллюсков, вызванных *M. piriformes* и *M. pygmaeus* (Панова и др., 1999). 2. Реконструкцией сезонной динамики локальных гемипопуляций *Podocotyle atomon*, свидетельствующей о динамической устойчивости группировок паразитов (Русанов, Галактионов, 1984). 3. Прямыми наблюдениями в экспериментах с мечением моллюсков, зараженных *M. piriformes* и их повторным отловом через 1 и 2 года (наши неопубликованные данные). С биологической точки зрения длительное существование систем паразит–хозяин вполне оправдано, поскольку позволяет осуществлять длительную эмиссию церкарий трематодам, имеющим вторичную дисперсию в жизненном цикле, а также повышать вероятность того, что зараженный моллюск будет съеден окончательным хозяином для трематод, в жизненном цикле которых вторичная дисперсия отсутствует.

Независимо от конкретного вида трематод имеется одно следствие зараженности, которое характеризует все рассматриваемые системы. При заражении моллюска каждым из видов трематод происходит его полная и необратимая паразитарная кастрация. И у самцов, и у самок литторин останавливается гаметогенез; гонада существенно уменьшается в объеме; происходит заметная редукция желез паллиального комплекса самок, добавочных желез и семяпроводящих путей самцов; наблюдается значительное уменьшение мышечной массы копулятивного органа и практически полная редукция пениальных желез самцов (Ганжа, Гранович, 2008). У самок *L. saxatilis*, содержащих до заражения развивающиеся эмбрионы в выводковой сумке, после заражения наблюдается полное прекращение поступления новых порций оплодотворенных яиц в выводковую сумку, а уже имеющиеся здесь эмбрионы характеризуются аномалиями развития. В некоторых случаях в выводковой сумке недавно (1–2 месяца назад) зараженных самок содержится несколько аномально крупных молодых моллюсков. Это может свидетельствовать о задержке выхода уже сформированной молодежи литторин в связи с развитием паразитов.

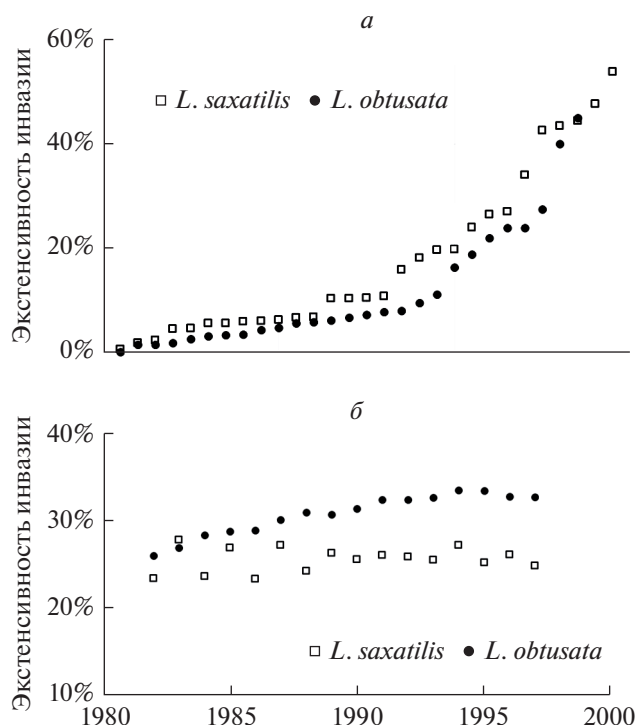


Рис. 2. Суммарная экстенсивность инвазии (ЭИ, %) популяций *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*; а — значения ЭИ в разных популяциях показаны в порядке возрастания, б — динамика ЭИ внутри популяций *L. saxatilis* и *L. obtusata* западной косы Южной губы о-ва Рязькова в период 1982–1997 гг.

Очень важно, что паразитарная кастрация характеризует все рассматриваемые системы паразит–хозяин, любые сочетания вида хозяина и паразита. Это позволяет далее, при рассмотрении популяционного и биоценотического уровня взаимодействий использовать интегральную (по сумме видов трематод) оценку зараженности популяций *L. saxatilis* и *L. obtusata* как сопряженных элементов целого комплекса из 11 паразитарных систем.

В целом изменения свойств особи хозяина при заражении характеризует формирование устойчивой системы (паразит–хозяин) с новыми свойствами. Именно это изменение рассматривается в качестве “воздействия” паразитов, поскольку оно затрагивает такое важное свойство особи хозяина, как репродуктивная способность. С этой точки зрения процесс становления системы паразит–хозяин можно характеризовать как “негативное” воздействие паразитов на особь хозяина.

Популяционный уровень. Паразитарные системы

Рассмотрение взаимодействий паразит–хозяин на популяционном уровне является “проекцией” свойств каждой системы паразит–хозяин

(индивидуальный уровень) на уровень группы. Например, изменение поведения зараженного моллюска данным видом паразитов — на популяционном уровне будет выражаться в изменении этими паразитами пространственной структуры популяции. Особенности взаимодействия данного вида трематод с организмом самцов и самок хозяев — в возможном воздействии на половую структуру популяции хозяина. Особенности взаимодействия с моллюсками разного возраста — в характерном распределении паразитов по возрастным группам хозяев и потенциальным “воздействиям” на возрастную структуру. По аналогии с индивидуальным уровнем рассмотрения — изменения свойств популяции хозяина в связи с зараженностью иллюстрируют ее вовлеченность в качестве элемента в систему более высокого ранга — паразитарную систему.

Одно из наиболее ярких и однозначных последствий зараженности моллюска трематодами — паразитарная кастрация — позволяет на популяционном уровне предметно обсуждать потенциальное “воздействие” паразитов на репродуктивный потенциал популяции хозяев. Именно это позволит нам проиллюстрировать особенности взаимодействий в паразитарных системах.

Экстенсивность инвазии популяций *L. saxatilis* и *L. obtusata*

Экстенсивность инвазии популяции хозяина данным видом трематод (доля зараженных особей; в качестве синонима используется термин зараженность популяции) показывает, насколько сильно данная популяция вовлечена в функциональные взаимодействия в паразитарных системах. Суммарная (общая) экстенсивность инвазии всеми видами трематод показывает степень потенциального совокупного влияния паразитов разных паразитарных систем. В последнем случае популяция моллюска рассматривается как элемент сопряжения комплекса паразитарных систем.

Общая экстенсивность инвазии различных популяций обоих видов хозяев варьирует в широких пределах (рис. 2а), при этом зараженность *L. saxatilis* в большинстве случаев превышает зараженность совместно обитающей популяции *L. obtusata*. Экстенсивность инвазии половины исследованных популяций не превышает 15%. В то же время имеются популяции, в которых более трети особей заражены трематодами. Повторные сборы позволяют заключить, что определенный уровень экстенсивности инвазии характеризует данную точку литорали. Так, несмотря на определенные ежегодные флуктуации, некоторые популяции литторин постоянно характеризуются относительно высокой экстенсивностью инвазии (Granovitch et al., 2000; Granovitch, Maximovich,

2013). В качестве примера приведем данные по западной косе Южной губы о-ва Рязжова (рис. 2б), показывающие зараженность более 20% в течение всего периода исследования для обоих видов хозяев.

Таким образом, в большинстве популяций литторин трематоды взаимодействуют лишь с небольшой частью популяции, однако в некоторых участках побережья это взаимодействие вовлекает из года в год до половины особей популяции хозяина. Учитывая паразитарную кастрацию особей хозяина можно предполагать существенное воздействие трематод на такие сильно зараженные популяции.

Воздействие зараженности на плотность поселения хозяев

В качестве признаков “негативного” воздействия паразитов для популяции хозяина можно указать: а) снижение репродуктивного потенциала (вследствие паразитарной кастрации многих особей); б) сокращение численности популяции за счет повышенной смертности зараженных особей; в) в целом увеличение вероятности гибели популяции по сравнению с незараженной популяцией этого хозяина. При этом проверить последний тезис чрезвычайно сложно, но первые два поддаются верификации имеющимся материалом. Необходимо оценить, имеется ли зависимость численности популяции хозяина от величины экстенсивности инвазии. Такую проверку можно провести материалом межпопуляционного и многолетнего внутривидового анализов.

Как межпопуляционный, так и внутривидовый анализы свидетельствуют об отсутствии корреляционных связей между экстенсивностью инвазии и плотностью поселения обоих видов хозяев (рис. 3а, 3б). Популяции с незначительной экстенсивностью инвазии наравне с сильно зараженными имеют сходные показатели варьирования плотности поселения.

Внутривидовый анализ позволяет проиллюстрировать не только корреляционные связи текущего года, но также проверить предположение о том, что экстенсивность инвазии может воздействовать на плотность поселения хозяев в последующие годы. Приведенные данные (таблица) показывают, что изменения экстенсивности инвазии в сильно зараженных популяциях *L. saxatilis* и *L. obtusata* не только не связаны с плотностью поселения хозяина текущего года, но также не сказываются на плотности поселения следующих двух лет.

Более детальная оценка воздействия зараженности на плотность поселения *L. obtusata* с использованием general linear model показала частичное наличие отрицательной корреляции ве-

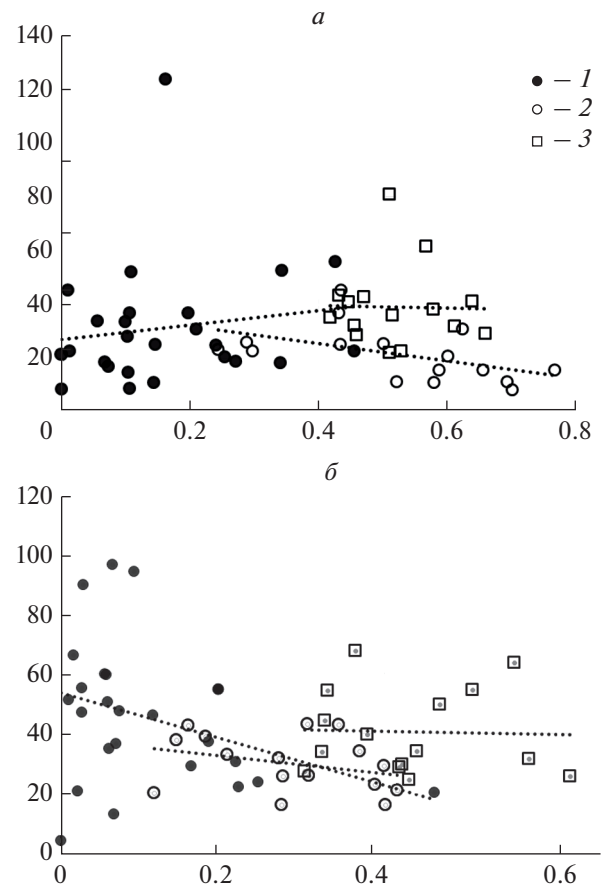


Рис. 3. Отсутствие зависимости между суммарной экстенсивностью инвазии (ось абсцисс, ЭИ, доли) и плотностью поселения популяций (ось ординат, количество особей в расчете на стандартную площадь $1/40 \text{ м}^2$) для *L. saxatilis* (а) и *L. obtusata* (б). На каждом рисунке показаны данные межпопуляционного анализа (1), популяций корги у губы Левина (2) и западной косы Южной губы о-ва Рязжова (3). Значения коэффициентов корреляции для *L. saxatilis* – $r = 0.15, 0.50, 0.02$; для *L. obtusata* $r = 0.33, 0.32, 0.02$. Во всех случаях статистическая значимость отсутствует.

личины экстенсивности инвазии одним из видов трематод *M. piriformes* с плотностью поселения хозяина последующего года. Однако этот эффект связан не с уменьшением репродукции популяции *L. obtusata*, а со смертностью зараженных моллюсков определенного возраста (Granovitch, Maximovich, 2013).

В целом имеющиеся данные не позволяют сделать вывод о сильном негативном влиянии зараженности на репродуктивный потенциал популяций *L. saxatilis* и *L. obtusata* даже в условиях высокой экстенсивности инвазии. Т.е. при действительно значимом количественном “изъятии” потенциально половозрелых особей из популяций хозяев последствия для воспроизводства популяции пред-

Отсутствие корреляционной зависимости между суммарной экстенсивностью инвазии трематодами (ЭИ) и плотностью поселения (количество особей в расчете на стандартную площадь $1/40 \text{ м}^2$) *L. saxatilis* и *L. obtusata* западной косы Южной губы о-ва Рязжова

Корреляция	Коэффициент корреляции	Уровень значимости
Плотность поселения <i>L. saxatilis</i> с ЭИ текущего года	0.01	$P > 0.05$ NS
Плотность поселения <i>L. saxatilis</i> с ЭИ прошлого года	0.28	$P > 0.05$ NS
Плотность поселения <i>L. saxatilis</i> с ЭИ позапрошлого года	0.25	$P > 0.05$ NS
Плотность поселения <i>L. obtusata</i> с ЭИ текущего года	0.06	$P > 0.05$ NS
Плотность поселения <i>L. obtusata</i> с ЭИ прошлого года	0.05	$P > 0.05$ NS
Плотность поселения <i>L. obtusata</i> с ЭИ позапрошлого года	0.31	$P > 0.05$ NS

Внутрипопуляционный анализ по данным 1982–1997 гг.

ставляются не столь существенными. “Негативное” воздействие паразитов на популяцию при анализе ее плотности поселения представляются незначительными.

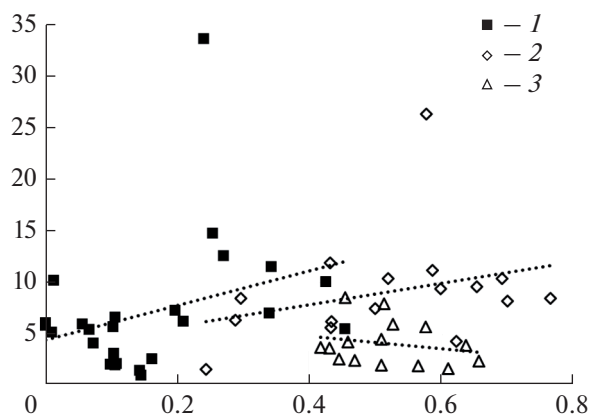


Рис. 4. *Littorina saxatilis*. Отсутствие зависимости между экстенсивностью инвазии (ось абсцисс, ЭИ, доли) и средним количеством эмбрионов в расчете на 1 особь репродуктивного возраста (показатель РС). Показаны данные межпопуляционного анализа (1); данные за последовательные годы для популяций корги у губы Левиной (2) и западной косы Южной губы о-ва Рязжова (3). Числовая оценка корреляционных связей приведена в тексте.

Воздействие зараженности на воспроизводство популяции хозяина

Особенностью репродукции одного из рассматриваемых видов моллюсков — *L. saxatilis* — является развитие молоди от стадии оплодотворенного яйца и до полностью сформированного и готового к рождению молодого моллюска в выводковой сумке самки (слизистая железа; одна из желез паллиальной части яйцевода). Это позволяет, на основе показателя индивидуальной плодовитости, количественно оценить способность к воспроизводству популяции хозяина в целом.

Используя показатель “среднее количество эмбрионов в расчете на 1 особь репродуктивного возраста”, проведем сравнение репродуктивной способности всех популяций *L. saxatilis* (рис. 4).

Данные свидетельствуют о том, что показатель репродуктивной способности варьирует независимо от зараженности трематодами. Это касается как межпопуляционного анализа, так и многолетнего варьирования внутри двух сильно зараженных популяций. Статистическая значимость соответствующих коэффициентов регрессии во всех случаях отсутствует (для межпопуляционного анализа: $r = 0.32$, $p > 0.05$; по многолетним данным: в популяции корги у губы Левиной ($r = 0.22$, $p > 0.05$ и в популяции о-ва Рязжова $r = 0.31$, $p > 0.05$).

Таким образом, даже в сильно зараженных популяциях *L. saxatilis* не наблюдается связанного с воздействием паразитов снижения воспроизводства; здоровые самки производят столько потомства, что его хватает и на заражение части потомства в будущем, и на дальнейшее воспроизводство за счет особей, оставшихся здоровыми.

Резюмируя: а) плотность популяции слабо связана с уровнем ее зараженности; б) количество эмбрионов, продуцируемых популяцией в расчете на 1 взрослую особь, одинаково при разной зараженности; в) нет никаких оснований полагать, что популяции с высокой зараженностью рискуют погибнуть (что подтверждается многолетними наблюдениями). Отсюда — один вывод и один вопрос. Вывод: существенного “негативного” воздействия на способность к воспроизводству популяции хозяев со стороны паразитов нет! На популяционном уровне паразиты не являются “негативным фактором” для сильно зараженных популяций хозяина. Вопрос: как популяции хозяина нейтрализуют очевидное (на индивидуальном уровне) негативное воздействие?

Потенциальные механизмы, поддерживающие
способность к воспроизводству
сильно зараженных популяций *L. saxatilis*

Регуляция индивидуальной плодовитости самок

Индивидуальную плодовитость самок *L. saxatilis* можно оценить по количеству и динамике состава эмбрионов в их выводковой сумке (см. выше, а также Гранович, Сергиевский, 1990; Соколова, 1995; Granovitch, 1992; Sokolova, 1995; Granovitch et al., 2009). Объем выводковой сумки самок зависит от размера моллюска, поэтому индивидуальная плодовитость увеличивается с размером/возрастом самки. Для сравнения показателей индивидуальной плодовитости в разных популяциях необходимо проводить сравнение зависимостей возраст — плодовитость и проводить дополнительную поправку на возможные межпопуляционные размерные различия моллюсков разного возраста. Такой анализ был проведен для популяций *L. saxatilis*, обитающих в условиях различной зараженности (Гранович, Сергиевский, 1990; Granovitch et al., 2009). Он показал сильную положительную корреляцию между экстенсивностью инвазии популяции и плодовитостью незараженных самок этих популяций (рис. 5). В популяциях с постоянно более высокой экстенсивностью инвазии незараженные самки всех возрастных групп характеризуются более высокой плодовитостью. В старших возрастных группах это превышение может достигать двукратной величины. Важно отметить, что аналогичный анализ, проведенный **внутрипопуляционно** — в сильно зараженных популяциях на протяжении ряда лет, — либо вовсе не регистрирует зависимость величины плодовитости от динамики экстенсивности инвазии (популяция западной косы Южной губы о-ва Рязькова), либо дает более сложную картину изменений показателя индивидуальной плодовитости, связанную, вероятно, с изменением размерного состава популяции (популяция корги у губы Левиной). Все это позволяет трактовать повышенную индивидуальную плодовитость незараженных самок как результат адаптации каждой популяции к обитанию в условиях определенного уровня зараженности трематодами. Именно поэтому эффект можно отчетливо обнаружить лишь при межпопуляционном сравнении. Подробный анализ феноменологии и возможных механизмов, лежащих в основе этого явления представлены в статье Грановича с соавторами (Granovitch et al., 2009).

Регуляция состава размножающихся особей

В структуре беломорских популяций *L. saxatilis* среди особей, достигших репродуктивного возраста (старше 2 лет), можно выделить следующие группы (Гранович и др., 2012). Зараженные тре-

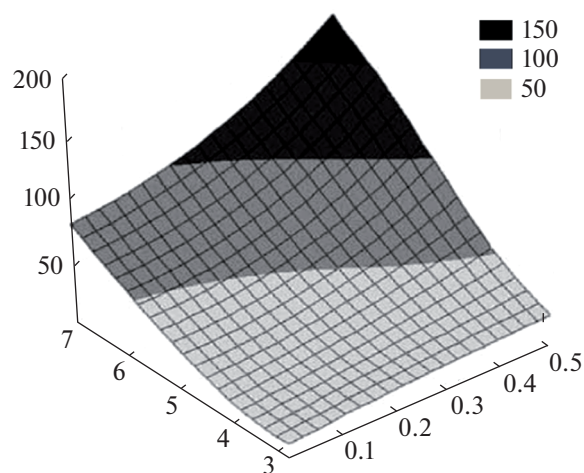


Рис. 5. *Littorina saxatilis*. Диаграмма, показывающая взаимосвязь между возрастом размножающейся самки, ее плодовитостью и экстенсивностью инвазии популяции. Данные межпопуляционного анализа. На оси *X* — возраст размножающихся самок (годы), на оси *Y* — плодовитость (среднее количество эмбрионов на 1 самку), ось *Z* — экстенсивность инвазии. Различные градации серого цвета обозначают различные количественные уровни плодовитости (среднее количество эмбрионов на плодовитую самку). Из Granovitch et al., 2009.

матодами самцы и самки (не участвуют в размножении; доли этих групп прямо пропорциональны экстенсивности инвазии популяции). Участвующие в размножении незараженные самцы, а также незараженные плодовитые самки с эмбрионами в выводковой сумке (доля этих групп должна быть обратно пропорциональна экстенсивности инвазии популяции). Помимо этого, имеется группа незараженных самок, которые по каким-то причинам не участвуют в размножении (эмбрионы в выводковой сумке отсутствуют). Количество таких самок максимально среди более молодых половозрелых моллюсков. Доля моллюсков этой категории сильно уменьшается в популяциях с высокой экстенсивностью инвазии (Гранович и др., 2012).

Исследование соотношения этих групп особей в разных популяциях *L. saxatilis* показало, что оно определенным образом зависит от величины ЭИ популяции (рис. 6). Не удивительно, что чем выше ЭИ, тем меньшие доли в составе популяции представлены здоровыми самцами и здоровыми, не участвующими в размножении самками (соответствующие значения ранговой корреляции — -0.758 , $p < 0.05$ и -0.684 , $p < 0.05$; отрицательная корреляция в обоих случаях статистически значима). Неожиданным оказывается то, что доля плодовитых самок практически одинакова в сильно и слабо зараженных популяциях. Т.е., относительный размер этой группировки не меняется с ростом зараженности популяции (см. рис. 6, коэф-

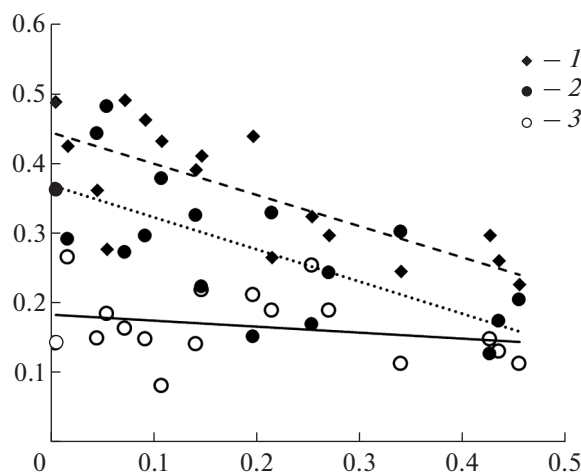


Рис. 6. *Littorina saxatilis*. Относительное количество (ось ординат, доли) здоровых самцов (1), здоровых, но не размножающихся самок (2) и плодовитых самок (3) в популяциях с различной экстенсивностью инвазии (ось абсцисс, доли). Обозначены линейные тренды, численная оценка зависимостей дана в тексте.

коэффициент ранговой корреляции -0.296 , $p > 0.05$, NS). Таким образом, если в слабо зараженных популяциях *L. saxatilis* имеется две многочисленные категории незараженных самок — плодовитые и не участвующие в размножении, то в сильно зараженных популяциях вторая группировка практически отсутствует. Подавляющее большинство незараженных самок принимает участие в размножении. С точки зрения воспроизводства популяции хозяина этот эффект можно рассматривать как популяционную компенсацию “воздействия” экстенсивности инвазии трематодами, позволяющую поддерживать репродуктивный потенциал популяции. Более подробное обсуждение этого эффекта и потенциальных механизмов, лежащих в его основе, — см. в работе (Гранович и др., 2012).

Репродуктивный потенциал популяций *L. saxatilis*, обитающих в условиях различной зараженности трематодами

Поскольку смертность в популяциях невозможно учесть применяемыми методами, мы также не можем оценить мгновенную удельную скорость роста популяции хозяина (r), т.е. репродуктивный потенциал в строгом смысле. В этом разделе идет речь о том компоненте репродуктивного потенциала, который связан с рождаемостью.

Представленные выше эффекты увеличения индивидуальной плодовитости и поддержания доли плодовитых самок в популяциях с высокой экстенсивностью инвазии могут играть роль “компенсаторных” реакций, характеризующих

популяцию хозяина как элемент паразитарных систем. Именно эти компенсации вносят вклад в отмеченный в разделе “Воздействие зараженности на воспроизводство популяции хозяина” эффект — отсутствие значимого снижения способности к воспроизводству сильно зараженных популяций хозяина. За счет вовлечения дополнительных особей в размножение и повышения плодовитости размножающихся особей, популяция хозяина создает определенный задел, перепроизводство особей, значительная доля которых никогда не будет размножаться, поскольку заразится тем или иным видом трематод. При этом все эти особи будут продолжать составлять существенную часть в экологической структуре популяции хозяина: они растут, потребляют ресурсы, взаимодействуют со здоровыми особями.

Таким образом, в условиях высокой экстенсивности инвазии популяции моллюсков приобретают новое свойство, способность к аномально высокой продуктивности, которая необходима в условиях высокой экстенсивности инвазии. Имеющийся материал позволяет количественно оценить такое связанное с зараженностью перепроизводство. Вопрос, на который мы ответим в этом разделе, — каково было бы пополнение популяции хозяина, если бы зараженность трематодами резко снизилась до незначимых величин.

Рассчитаем потенциальную репродуктивную способность популяций *L. saxatilis*, находящихся в условиях различной экстенсивности инвазии. Для оценки используем имеющийся показатель репродуктивной способности популяции (см. раздел “Воздействие зараженности на воспроизводство”). Важно отметить, что этот показатель рассчитан для каждой популяции *L. saxatilis* (межпопуляционный анализ), а для двух популяций — рассчитывался ежегодно в течение 17 лет (внутрипопуляционный анализ). В каждом случае он представляет собой усредненную величину по популяции и, таким образом, включает в себя информацию о индивидуальной плодовитости, возрастном составе и плотности поселения *L. saxatilis* в каждой популяции за каждый год исследования.

Для расчета потенциальной репродуктивной способности последовательно оценим: а) насколько увеличилась бы общая плодовитость, если бы все здоровые, но не размножающиеся самки, вступили бы в размножение (“потенциальная репродуктивная способность 1”); б) насколько увеличилась бы общая плодовитость, если бы все зараженные трематодами самки данной популяции смогли вступить в размножение (“потенциальная репродуктивная способность 2”). Сумма этих величин в целом покажет потенциальное увеличение уровня воспроизводства данной популяции (при данной возрастной структуре и

плотности поселения). Результаты такого анализа для разных популяций *L. saxatilis* представлены на рис. 7а, который иллюстрирует реально наблюдаемую репродуктивную способность, а также показатели потенциальной репродуктивной способности 1 и 2.

При заданных условиях воспроизводство популяций может увеличиться в 1.28–6 раз. В популяциях с экстенсивностью инвазии менее 20% это увеличение было бы достигнуто по большей части за счет потенциального вовлечения в размножение здоровых особей (потенциальная репродуктивная способность 1). В популяциях с более высокой экстенсивностью инвазии больший вклад в увеличение продукции вносило бы потенциальное вовлечение в размножение тех особей, который в данных условиях заражены трематодами (потенциальная репродуктивная способность 2).

Аналогичные расчеты, выполненные для двух сильно зараженных трематодами популяций, представлены на рис. 7б, 7в. Для обеих популяций существенную часть потенциального вклада могло бы обеспечить вступление в размножение количества особей, эквивалентного количеству ныне зараженных, а возможности вовлечения не размножающихся незараженных особей сильно ограничены. Эта категория особей не может обеспечить существенного увеличения репродуктивного потенциала просто из-за своей малочисленности. В целом потенциальный уровень воспроизводства превышает реально наблюдаемый в разные годы в 2.53–7.22 раз в популяции *L. saxatilis* западной косы Южной губы о-ва Ряжкова и в 2.30–5.80 раз в популяции корги у губы Левиной.

Полученные данные показывают, что популяции *L. saxatilis*, постоянно обитающие в условиях высокой экстенсивности инвазии трематодами, характеризуются значительно большей (в 5–7 раз) потенциальной репродуктивной способностью, чем популяции с низкой экстенсивностью инвазии. Именно этот потенциал позволяет популяциям хозяина эффективно выполнять функцию сопряженного блока нескольких паразитарных систем. Очевидно, что реализация этого скрытого потенциала в отсутствие паразитов (например, в случае резкого снижения экстенсивности инвазии) приведет к резкому увеличению плотности поселения популяции хозяина. С точки зрения всего сообщества литоральной зоны последствия этого можно рассматривать как негативные в связи с резким увеличением эксплуатации имеющихся ресурсов и конкурентных взаимодействий с популяциями экологически близких видов. Негативными будут последствия и для самой популяции *L. saxatilis* поскольку неминуемо резко увеличится внутривидовая конкуренция.

Краткие итоги: “по ту сторону добра и зла”

В анализе взаимодействий паразитов и их хозяев на примере литоральных моллюсков и паразитирующих в них трематод мы последовательно рассматривали системы организменного, популяционного и биоценотического уровней. Мы использовали представления о “вреде”, “негативном воздействии”, как характеристике фактора, модифицирующего существенные характеристики системы, и потенциально повышающего вероятность ее дезинтеграции.

В рассматриваемом примере на организменном уровне (система паразит–хозяин) “негативное” влияние трематод на организм моллюска-хозяина действительно проявляется в неизменной паразитарной кастрации (см. раздел “Организменный уровень. Система паразит–хозяин”).

Негативное воздействие на популяцию хозяев должно выражаться в снижении ее репродуктивного потенциала. Однако данные показывают, что в рассматриваемых системах этого не происходит (см. раздел “Воздействие зараженности на воспроизводство популяции хозяина”) несмотря на очевидные предпосылки, связанные с существенным уменьшением числа размножающихся особей в популяциях хозяев при высокой экстенсивности инвазии трематодами. Потенциальные механизмы такой компенсации приведены в разделе “Потенциальные механизмы, поддерживающие способность к воспроизводству сильно зараженных популяций *L. saxatilis*”.

Наконец, рассмотрение популяционных взаимодействий в рамках паразитарной системы и сообщества в целом иллюстрируют роль паразитов как необходимого компонента биоценоза (Беклемишев, 1956; Галактионов, Добровольский, 1984; Галактионов, 1993). Роль паразитов для популяции хозяина в контексте паразитарной системы — это роль любого необходимого фактора среды обитания. Те значения фактора (в данном случае, значения экстенсивности инвазии), к которым популяция хозяина адаптирована длительной коэволюцией становятся необходимым условием ее существования. И лишь резкое снижение или повышение значений фактора зараженности можно расценивать в качестве “негативного” воздействия на популяцию хозяина, предполагая более или менее длительный процесс компенсаторных изменений биотических взаимодействий в сообществе и в структуре паразитарной системы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность всем участникам многолетних популяционно-паразитологических исследований беломорских моллюсков рода *Littorina*, администрациям Кандалакшского государственного заповедника, Беломорской

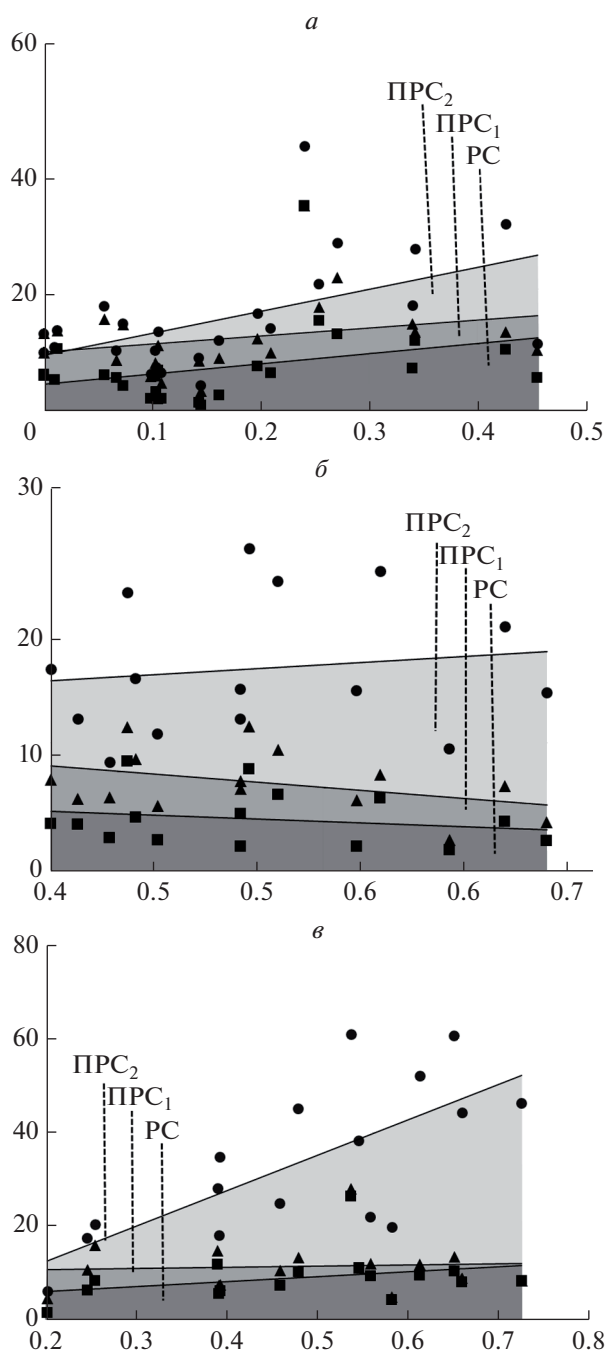


Рис. 7. Реально наблюдающаяся и потенциальная репродуктивная способность популяций *Littorina saxatilis*, в условиях различной зараженности трематодами. Репродуктивная способность (РС, наблюдаемое среднее количество эмбрионов в расчете на 1 особь репродуктивного возраста данной популяции). Потенциальная репродуктивная способность, рассчитанная, а) исходя из допущения о вступлении в размножение всех здоровых, но не размножающихся самок данной популяции (ПРС₁) и б) исходя из допущения о вступлении в размножение всех зараженных трематодами самок данной популяции (ПРС₂). Зависимости каждого параметра от величины экстенсивности инвазии проиллюстрированы линиями линейной регрессии.

a — данные по различным популяциям *L. saxatilis* с различной экстенсивностью инвазии (межпопуляционный анализ); *б*, *в* — данные по популяциям западной косы Южной губы о-ва Рязькова и корги у губы Левина соответственно за разные годы (внутрипопуляционный анализ).

Для наглядности зоны, маркированные соответствующими линиями линейной регрессии, обозначены различными градациями серого цвета с соответствующим указателем РС, ПРС₁ и ПРС₂.

биологической станции “Картеш” ЗИН РАН, Морской биологической станции СПбГУ за логистическое обеспечение работы, а также А.А. Добровольскому за ценные комментарии, высказанные при прочтении рукописи.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ (№15-04-08210).

Приложение

ОСНОВНЫЕ ТЕРМИНЫ И ПОНЯТИЯ, НЕОБХОДИМЫЕ ДЛЯ ОПИСАНИЯ ПАРАЗИТАРНЫХ СИСТЕМ

Система паразит–хозяин: комплекс, формирующийся на основе взаимодействия организма хозяина с особью или группировкой особей паразита. Характеризуется наличием регуляторных связей между компонентами системы. Устойчивость системы определяется специфичностью взаимодействий паразит–хозяин и особенностями жизненного цикла паразитов.

Биоценотическая (биоценологическая) связь: устойчивое взаимодействие в сообществе популяций двух видов на основе закономерных взаимодействий особей этих видов по принципу хищник–жертва, паразит–хозяин, конкуренции и пр. Следствием является взаимное или одностороннее влияние популяций этих видов на численность друг друга или одной на численность другой (по: Беклемишев, 1956; Гранович, 2000).

Биоценотический коннекс: общая система биоценологических связей между всеми популяциями — сочленами биоценоза. Основа симфизиологической структуры сообщества (Tischler, 1949, цит. по: Беклемишев, 1956).

Паразитарная система: совокупность популяций всех хозяев, функционально объединенных популяцией их паразита на основе стабильных биоценологических связей (по: Беклемишев, 1956).

Структура паразитарной системы: наличие в составе паразитарной системы морфологически обособленных и функционально значимых компонентов — отдельных систем паразит–хозяин, параксенных и метаксенных блоков (см. ниже).

Гемипопуляция: группа организмов одного вида, находящихся на одной и той же стадии жизненного цикла, то есть, субпопуляционная группировка морфо-физиологически и экологически сходных особей одного вида. В случае выраженной фазовой структуры популяции — различные гемипопуляции гетеротопных видов занимают различные биотопы (по: Беклемишев, 1960; Гранович, 2000).

Локальная гемипопуляция: пространственно изолированная часть гемипопуляции. Локальные гемипопуляции приурочены к участкам среды, благоприятным для обитания. Пространствен-

ные характеристики локальной гемипопуляции обычно соизмеримы с радиусом индивидуальной активности составляющих ее особей. Локальная гемипопуляция паразитов — группа особей одного вида паразитов, находящихся на одинаковой стадии жизненного цикла и обитающих в/на одной особи хозяина (Галактионов, Добровольский, 1984; Гранович, 2000).

Микропопуляция: независимая (самовоспроизводящаяся) популяция, занимающая типичный локальный биотоп, характеризующийся ограниченным сроком существования (организмы животных и растений, трупы и экскременты животных, мертвые стволы деревьев, “эфемерные” водоемы и пр.). Особый тип микропопуляций — **микрогомипопуляции** — содержат особей лишь одной стадии жизненного цикла, которые способны к воспроизводству особей этой стадии. Микрогомипопуляции встречаются у организмов со сложным жизненным циклом, включающим несколько поколений (по: Беклемишев, 1959).

Параксенные блоки паразитарной системы: структурно-функциональные части паразитарной системы, сформированные популяциями разных видов хозяев, используемых одной гемипопуляцией паразита, то есть, паразитами одного вида, находящимися на одинаковой стадии жизненного цикла. Виды хозяев в таком случае обозначаются как **параксенные**.

Метаксенные блоки паразитарной системы: структурно-функциональные части паразитарной системы, сформированные популяциями разных видов хозяев, используемых разными (“последовательными” с точки зрения жизненного цикла паразита) гемипопуляциями паразитов одного вида. Соответствующие виды хозяев в таком случае обозначаются как **метаксенные**.

Сопряженность паразитарных систем: биоценотическая связь разных паразитарных систем на основе использования паразитами разных видов популяции одного и того же вида хозяина. При этом популяция хозяина входит в качестве элемента в две или большее число паразитарных систем, сформированных разными видами паразитов.

Ди-, три- тетраксенные жизненные циклы: типы жизненных циклов паразитических организмов, для реализации которых необходимо, соответственно, два, три или четыре последовательных (метаксенных, см. выше) хозяина.

Дву- трех-, четырехчленные паразитарные системы: паразитарные системы, в структуре которых имеются два компонента (паразит и один вид хозяина), три компонента (паразит, и два метаксенных хозяина), четыре компонента (паразит и три вида метаксенных хозяев) (Martini, 1932, цит. по: Беклемишев, 1956).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атрашкевич Г.И., 2009. Скребни (Acanthocephala) в бассейне Охотского моря: таксономическое и экологическое разнообразие // Труды Зоол. ин-та РАН. Т. 313. № 3. С. 350–358.
- Беклемишев В.Н., 1945. О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим // Медицинская паразитология. Т. 14. № 1. С. 4–11.
- Беклемишев В.Н., 1956. Возбудители болезней как члены биоценозов // Зоологический журнал. Т. 35. № 12. С. 1765–1779.
- Беклемишев В.Н., 1959. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов // Зоологический журнал. Т. 38. № 8. С. 1128–1137.
- Беклемишев В.Н., 1960. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Сер. биол. Т. 65. № 2. С. 41–50.
- Беклемишев В.Н., 1964. Об общих принципах организации жизни // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Сер. биол. Т. 69. № 2. С. 22–38.
- Бергер В.Я., 1986. Адаптации морских моллюсков к изменениям солености среды. Л.: Наука. 216 с.
- Галактионов К.В., 1993. Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем (опыт анализа на примере представителей семейства Microphallidae). Апатиты: Изд. КНЦ РАН. 193 с.
- Галактионов К.В., Добровольский А.А., 1984. Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофаллид группы “rugmaeus” (Trematoda: Microphallidae) // Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты: КФАН СССР. С. 8–41.
- Галактионов К.В., Добровольский А.А., 1998. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука. 403 с.
- Ганжа Е.В., Гранович А.И., 2008. Заражение партенитами трематод приводит к изменению строения пениальных желез самцов литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* (Oliv) и *L. obtusata* (L.) // Паразитология. Т. 42. № 1. С. 13–22.
- Гончар А.Г., Галактионов К.В., 2012. Морфологические и молекулярные признаки в определении видового состава трематод сем. Notocotylidae Белого и Баренцева морей // Материалы V Всерос. конф. с международным участием по теоретической и морской паразитологии. Калининград: АтлантНИРО. С. 60–63.
- Гранович А.И., 1996. Паразитарные системы и структура популяций паразитических организмов // Паразитология. Т. 30. № 4. С. 343–356.
- Гранович А.И., 2000. Моллюски и трематоды как компоненты паразитарных систем. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: СПбГУ. 30 с.
- Гранович А.И., 2009. Паразитарная система как отражение структуры популяции паразитов: концепция и термины // Труды Зоологического ин-та РАН. Т. 313. № 3. С. 329–337.
- Гранович А.И., Михайлова Н.А., Сергеевский С.О., 1987. Возрастные особенности зараженности популяций литоральных моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* партенитами трематод // Паразитология. Т. 21. № 6. С. 721–729.
- Гранович А.И., Сергеевский С.О., 1989. Использование поселений баянусов в качестве убежища моллюсками *Littorina saxatilis* (Oliv) (Gastropoda: Prosobranchia) в зависимости от их зараженности партенитами трематод // Зоологический журнал. Т. 68. № 4. С. 39–47.
- Гранович А.И., Сергеевский С.О., 1990. Оценка репродуктивной структуры популяций моллюска *Littorina saxatilis* (Oliv) (Gastropoda: Prosobranchia) в Белом море // Зоологический журнал. Т. 69. № 8. С. 32–41.
- Гранович А.И., Ягунова Е.Б., Соколова И.М., 2012. Поддержание репродуктивного потенциала популяции моллюска-хозяина *Littorina saxatilis* за счет неравномерности распределения трематод: “труженицы” и “бездельницы” в популяции моллюсков // Паразитология. Т. 46. № 6. С. 444–462.
- Добровольский А.А., Евланов И.А., Шульман С.С., 1994. Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющие их устойчивость. Экологическая паразитология. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН. С. 5–45.
- Евланов И.А., Колокольникова С.Е., Козловский С.В., 1992. Популяционно-генетические взаимоотношения в системе лещ — *Caryophyllaeus laticeps* (Cestoda) // Паразитология. Т. 26. № 3. С. 240–245.
- Завьялов А.В., 2014. Популяционно-иерархические и функциональные особенности организации метаструктуры паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Ascaridata) в морских биоценозах Крыма // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия “Биология, химия”. Т. 27 (66). № 2. С. 80–95.
- Иешко Е.П., 1988. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука. 118 с.
- Иешко Е.П., Бугмырин С.В., Аниканова В.С., Павлов Ю.Л., 2009. Особенности динамики и распределения численности паразитов мелких млекопитающих // Труды Зоологического ин-та РАН. Т. 313. № 3. С. 319–328.
- Исси И.В., 2002. Паразитарные системы микроспоридий: описание и вопросы терминологии // Паразитология. Т. 36. С. 478–492.
- Калибердина М.В., Гранович А.И., 2003. Зараженность партенитами трематод и воздействие паразитов на форму раковины брюхоногих моллюсков *Littorina saxatilis*: анализ популяций, обитающих на скалистой литорали Белого моря // Паразитология. Т. 37. № 1. С. 69–86.

- Контримавичус В.Л., Атрашкевич Г.И., 1982. Паразитарные системы и их значение в популяционной биологии гельминтов // Паразитология. Т. 16. С. 177–187.
- Краснощев Г.П., 1996. Паразитарные системы: воспроизводство популяций паразита и их биоэкологические взаимодействия. Институт экологии волжского бассейна. Тольятти. 67 с.
- Михайлова Н.А., Гранович А.И., Сергиевский С.О., 1988. Влияние трематодной инвазии на микробиотопическое распределение моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* // Паразитология. Т. 22. № 5. С. 398–407.
- Мошковский Ш.Д., 1943. Количественные закономерности в эпидемиологии малярии // Сообщение I. Медицинская паразитология. Т. 12. № 4. С. 3–23.
- Нигматуллин Ч.М., Шухгалтер О.А., 2009. О структурном сопряжении трофических и паразитарных связей нектонного кальмара *Sthenoteuthis pteropus* в тропической Атлантике: коэволюционный аспект // Труды Зоологического ин-та РАН. Т. 313. № 3. С. 273–282.
- Николаев К.Е., Галактионов К.В., 2012. Особенности реализации жизненных циклов трематод семейств Echinostomatidae и Renicolidae в литоральных экосистемах кандалакшского залива Белого моря // Материалы V Всерос. конф. с международным участием по теоретической и морской паразитологии. Калининград: АтлантНИРО. С. 149–152.
- Панова М.В., Сергиевский С.О., Гранович А.И., 1999. Изменение формы раковины литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* и *Littorina obtusata* при зараженности паразитами трематод // Паразитология. Т. 33. № 1. С. 13–25.
- Ройтман В.А., Беэр С.А., 2008. Паразитарные системы: понятия, концепции, структуры, свойства, функции в экосистемах // Успехи общей паразитологии. Труды ИНПА РАН. М.: Наука. С. 273–319.
- Ройтман В.А., Спирин С.Л., 1987. Анализ пространственного распределения паразитов и личинок некоторых видов трематод. Морфология, таксономия и экология гельминтов животных и растений. М.: Наука. Труды ГЕЛАН. Т. 35. С. 114–127.
- Русанов Н.И., Галактионов К.В., 1984. Сезонная динамика развития и размножения паразитов *Podocotyle atomon* (Rudolphi, 1802) (Trematoda: Opencolidae). в литоральных моллюсках Баренцева моря // Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты. С. 41–59.
- Сергиевский С.О., Гранович А.И., Михайлова Н.А., 1984. Неравномерное распределение на литорали моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* (Gastropoda: Prosobranchia), зараженных паразитами трематод // Зоологический журнал. Т. 63. № 6. С. 929–931.
- Сергиевский С.О., Гранович А.И., Михайлова Н.А., 1986. Влияние трематодной инвазии на выживаемость моллюсков *Littorina obtusata* (L.) и *L. saxatilis* (Oliv.) в условиях экстремально низкой солености среды // Паразитология. Т. 20. № 3. С. 202–207.
- Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Решетников А.Н., Воронаева Е.Л., 2011. Взаимодействие интродуцированного ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) с местными видами рыб: паразитологический аспект проблемы // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 203–211.
- Соколова И.М., 1995. Сезонная динамика плодовитости в популяциях литорального моллюска *Littorina saxatilis* (Oliv.) на Белом море // Труды Зоологического ин-та РАН. Т. 264. С. 78–88.
- Galaktionov K.V., Dobrovolskij A.A., 2003. The biology and evolution of trematodes: an essay on the biology, morphology, life cycles, transmissions, and evolution of digenetic trematodes. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Press. 592 p.
- Granovitch A.I., 1992. The effect of trematode infection on the population structure of *Littorina saxatilis* (Oliv.) in the White Sea // Proceedings of the Third Int. Symp. on Littorinid Biology. P. 255–263.
- Granovitch A.I., 1999. Parasitic systems and the structure of parasite populations // Helgoland Marine Research. V. 53. P. 9–18.
- Granovitch A.I., Maximovich A.N., 2013. Long-term population dynamics of *Littorina obtusata* – the spatial structure and impact of trematodes // Hydrobiologia. V. 706. I. 1. P. 91–101.
- Granovitch A.I., Sergievsky S.O., Sokolova I.M., 2000. Spatial and temporal variation of trematode infection in co-existing populations of intertidal gastropods *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* in the White Sea // Diseases of Aquatic Organisms. V. 41. P. 53–64.
- Granovitch A.I., Yagunova E.V., Maximovich A.N., Sokolova I.M., 2009. Elevated female fecundity as a possible compensatory mechanism in response to trematode infestation in populations of *Littorina saxatilis* (Oliv.) // International Journal for Parasitology. V. 39. P. 1011–1019.
- Janson K., 1983. Selection and migration in two distinct phenotypes of *Littorina saxatilis* in Sweden // Oecologia. V. 59. P. 58–61.
- Martini E., 1932. Unsere Stechmücken als Beispiel für die Zoogeographie verbreitungstüchtiger Organismen // Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. 67. H. 10. S. 16–32.
- Reid D.G., 1996. Systematics and evolution of *Littorina*. London: The Ray Society. 463 p.
- Sokolova I.M., 1995. Influence of trematodes on the demography of *Littorina saxatilis* (Gastropoda: Prosobranchia: Littorinidae) in the White Sea // Diseases of Aquatic Organisms. V. 21. P. 91–101.

**FROM HOST–PARASITE SYSTEMS TO PARASITIC SYSTEMS.
INTERACTIONS OF LITTORAL MOLLUSKS OF THE GENUS *LITTORINA*
WITH THEIR TREMATODE PARASITES**

A. I. Granovitch

Saint-Petersburg State University, St. Petersburg 199034, Russia

e-mail: granovitch@mail.ru

V.N. Beklemishev formulated the notion of parasitic system 70 years ago. This conception became a useful tool for analyzing the role of parasites as members of a community. The core of the conception is the recognition of a system of community relations, which is based on the interaction of a parasite population with populations of all its hosts. From the functional point of view, this system is an important part of the network community interactions. From the structural point of view, this system is a closely connected complex of species populations, so to say a type of the “supraorganismic” system. The problems of the long-term stability and reproduction of host-parasite systems in communities can be resolved only within the frame of the concept of parasitic systems. It is very important that the main notions associated with the concept of parasitic systems have not narrowly parasitological value, since they are derived from the common understanding of the life cycle structure and habitat subdivision of any organisms. This permits to investigate the community systems, which are based on the other, not host-parasite types of interactions (predation, commensalism, competition etc.) using the same approach. Trematode-based parasitic systems, which include populations of intertidal snail of the genus *Littorina*, allow showing how significant “adverse” effects of parasites at the organismal level (full parasitic castration of the host individual) can be compensated for at the population level. This compensation, in turn, leads to the long-term stability of interacting populations of parasites and its hosts within a parasitic system (community level).

Keywords: parasitic systems, trematodes, mollusks, *Littorina*