

УДК 576.895.122.594 (268.45)

© 1992

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА ГЕМИПОПУЛЯЦИЙ
ДОЧЕРНИХ СПОРОЦИСТ МИКРОФАЛЛИД ГРУППЫ PYGMAEUS
(TREMATODA: MICRORHALLIDAE) В ЛИТОРАЛЬНЫХ МОЛЛЮСКАХ
LITTORINA SAXATILIS БАРЕНЦЕВА МОРЯ

К.В.Галактионов

Исследование выполнено с учетом многочисленных данных по биологии и экологии обоих сочленов паразито-хозяйинной системы партениты микрофаллид группы «*pygmaeus*» — моллюски рода *Littorina*, появившихся в литературе в 80-х годах. Применение нового методического подхода позволило установить, что обычные при выполнении паразитологического обследования моллюсков методы сбора и анализа материала не всегда дают адекватное представление о реально происходящих в природе событиях.

На Баренцевом и Белом морях моллюски *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792) используются в качестве первых промежуточных хозяев 4 видами микрофаллид группы «*pygmaeus*»: *Microphallus pygmaeus*, *M. piriformes*, *M. pseudopygmaeus* и *M. triangulatus* (Галактионов, 1980, 1983, 1984). Метацеркарии этих паразитов созревают внутри дочерних спороцист. Заражение окончательных хозяев — обыкновенная гага и ряд других видов морских птиц (Белопольская, 1949, 1952) — происходит при поедании ими моллюсков, содержащих инвазионных личинок.

В силу особенностей своего жизненного цикла и широкой распространенности в районе Баренцева и Белого морей микрофаллиды группы «*pygmaeus*» в 80-х годах стали объектом многочисленных исследований, выполнявшихся на разных уровнях, начиная с молекулярного (Михайлова и др., 1990), и до популяционного (Галактионов, Русанов, 1983; Галактионов, Добровольский, 1984, 1989; Сергиевский, 1985; Сергиевский и др., 1984, 1986; Гранович и др., 1987, и др.). Накопленные данные отчетливо показали, что применявшиеся нами ранее (Галактионов, 1982) для изучения сезонной динамики развития партенит микрофаллид группы «*pygmaeus*» в литторинах методики не позволяют адекватно отразить реально происходящие в природе события. Это заставило нас в 1987—1988 гг. предпринять повторное исследование.

При сборе и обработке материала мы учитывали ряд выясненных к тому времени особенностей экологии и биологии жизненных циклов микрофаллид группы «*pygmaeus*» и моллюсков рода *Littorina*, а также и характер взаимоотношений между этими двумя компонентами системы паразит—хозяин. Их кратким описанием мы предваряем изложение собственно материалов настоящей работы. Приводимые в этом обзоре данные служат обоснованием для использованного нами методического подхода.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

L. saxatilis — один из массовых видов литоральных гастропод. На Баренцевом море он представлен двумя вариантами: *L. saxatilis* var. *tenebrosa* и *L. saxatilis* var. *groenlandica* (Голиков, Кусакин, 1978). В губе Ярнышной, где проводились наши

исследования, первый вариант доминирует в верхнем и среднем горизонтах литорали, а второй — в нижнем (А.Н.Голиков, личное сообщение). Плотность поселений литторин сильно варьирует на разных субстратах. По нашим наблюдениям, летом в губе Ярнышной значения этих показателей для *L. saxatilis* var. *tenebrosa* в среднем горизонте литорали во время отлива колеблются на поверхности камней в пределах 250—800 экз./м², в толще талломов макрофитов (фукоиды) — 300—1700 экз./м², на грунте под талломами фукоидов — 1000—2500 экз./м², а на свободных от покрова макрофитов пятнах крупнозернистого песка и гравия — 2200—5800 экз./м². Для *L. saxatilis* var. *groenlandica* в нижнем горизонте плотность поселения составила на тех же субстратах соответственно 360—1150, 200—350, 200—450 и 300—600 экз./м².

Молодь с высотой раковины до 3.5—4 мм у *L. saxatilis* var. *tenebrosa* сосредоточена преимущественно на свободных от покрова фукоидов пятнах грунта, представленного крупнозернистым песком и гравием. Молодые экземпляры *L. saxatilis* var. *groenlandica* также обнаруживаются на этом субстрате, но предпочитают валуны, покрытые «мхом» нитчатых водорослей.

Холодное время года литорины проводят в неактивном состоянии, образуя плотные агрегации под камнями (Матвеева, 1948). При этом моллюски не покидают тот горизонт литорали, который занимали летом (наши данные). Начало формирования агрегаций связано с первыми заморозками и приходится на конец октября—начало ноября. К активному образу жизни моллюски возвращаются в апреле. Уже в мае восстанавливается характерное для лета распределение численности литторин по разным субстратам осушной зоны.

На сложную и динамичную во времени картину распределения моллюсков *L. saxatilis* накладывается также весьма сложная пространственно-временная организация гемипопуляций их паразитов — партенит микрофаллид группы «*rugmaeus*». Характерной чертой развития этих трематод в литоринах является синхронное созревание как самих дочерних спороцист, так и формирующихся в них зародышей (Галактионов, Добровольский, 1985). В силу этого в инвазированном моллюске все партениты находятся примерно на одной стадии морфогенеза, т.е. образуют достаточно однородную по возрастному составу локальную гемипопуляцию (Галактионов, Добровольский, 1984).

Зараженность литторин разновозрастными локальными гемипопуляциями дочерних спороцист группы «*rugmaeus*» дифференциальна на разных субстратах осушной зоны (Галактионов, Русанов, 1983; Галактионов, Добровольский, 1984; Галактионов, Марасаев, 1986; Сергиевский и др., 1984; Сергиевский, 1985; Михайлова и др., 1988, и др.). Экстенсивность инвазии группировками молодых партенит относительно выше у моллюсков, сосредоточенных во время отлива в защищенных микростациях (толща талломов фукоидов и грунт под ними, под камнями и т.п.). Зараженность локальными гемипопуляциями спороцист, содержащих инвазионных метацеркарий, достигает максимальных значений у литторин, локализующихся во время отлива на открытой поверхности камней, валунов, макрофитов и на грунте, свободном от покрова фукоидов. Первое определяется тем, что в условиях литорали яйца, содержащие мирацидиев микрофаллид группы «*rugmaeus*», концентрируются в укрытых микростациях, где соответственно и происходит с наибольшей интенсивностью заражение ими первых промежуточных хозяев (Галактионов, 1990а). По мере развития дочерних спороцист и созревания в них метацеркарий они начинают воздействовать на поведение моллюсков: заставляют выползать их на открытые поверхности субстратов (Галактионов, Добровольский, 1984; Галактионов, Марасаев, 1986; Галактионов, 1988). Здесь литорины, инвазированные группировками дочерних спороцист с инвазионными метацеркариями, оказываются легкодоступными для поедания окончательными хозяевами микрофаллид группы «*rugmaeus*» — обыкновенной гагой и другими видами птиц, связанными с морским побережьем.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Моллюски *L. saxatilis* var. *tenebrosa* и *L. s.* var. *groenlandica* собирались соответственно со среднего и нижнего горизонтов участка литорали губы Ярнышной (Восточный Мурман) в октябре—ноябре 1987 г., феврале, апреле—мае, июне—июле и сентябре 1988 г. Пробы брались во время отлива отдельно с поверхности камней, в зарослях фукоидов (толща талломов и грунт под ними) и с грунта (крупнозернистый песок и гравий), свободного от покрова макрофитов. В феврале сбор литторин производился из агрегаций под камнями. Во всех случаях использовалась описанная ранее (Галактионов, Добровольский, 1984) методика взятия количественных проб моллюсков с серии площадок 0.1 и 0.25 м².

При статистической обработке материала исключались данные по моллюскам с высотой раковины менее 3.5 мм, в силу их крайне низкой зараженности микрофаллидами группы «*pygmaeus*». По той же причине при выполнении настоящей работы мы не принимали в расчет пробы с субстратов (покрытая «мхом» нитчаток поверхность валунов и пятна крупнозернистого песка и гравия, свободные от зарослей фукоидов), где более 90% численности литторин составляют особи младших возрастных классов.

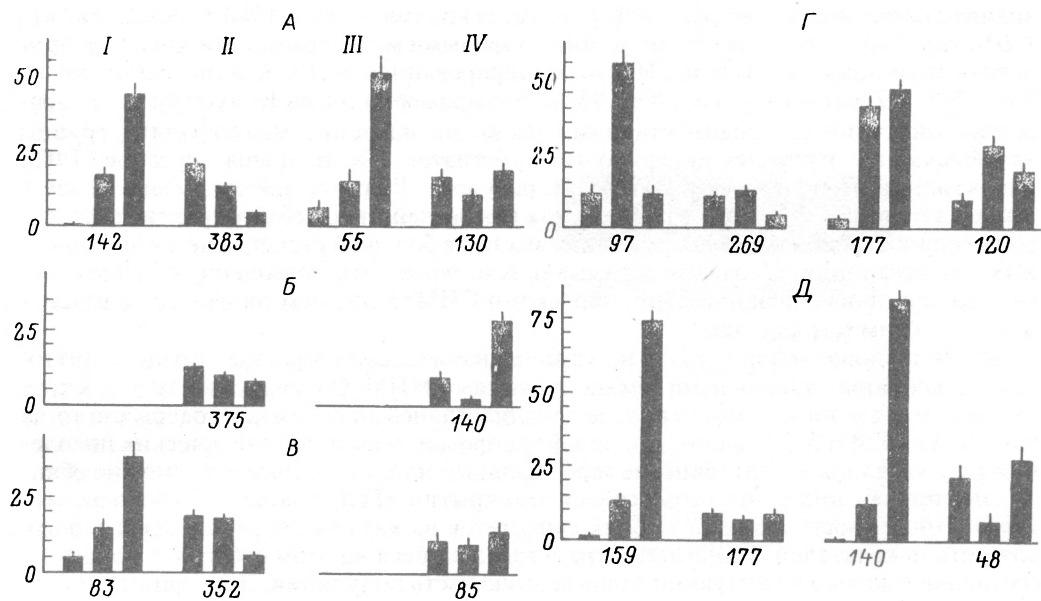
При вскрытии моллюсков регистрировалась их зараженность локальными гемипопуляциями партенит микрофаллид группы «*pygmaeus*», которые были условно разбиты на 3 возрастные категории. К молодым (М) мы относили такие группировки, дочерние спороцисты в которых содержали зародышевые шары, зародышевые шары и эмбрионы криптоцеркарий, криптоцеркарий и развивающихся метацеркарий. Дифференцировать видовую принадлежность паразитов на этих стадиях развития невозможно. Вторую возрастную категорию составили локальные гемипопуляции партенит с молодыми инвазионными метацеркариями (МИМ). Спороцисты белого, бело-желтого (*M. piriformes*), либо бело-розового (остальные представители микрофаллид группы «*pygmaeus*») цвета. Извлеченные из них метацеркарии при наблюдении в микроскоп кажутся матово-плотными, как и их зародыши на завершающих этапах морфогенеза. Группировки партенит со старыми инвазионными метацеркариями (СИМ) — третья возрастная категория — отличаются бело-желтым и желтым (*M. piriformes*) или розовым до ярко-красного (остальные представители микрофаллид группы «*pygmaeus*») цветом дочерних спороцист. Содержащиеся в них метацеркарии выглядят на просвет более прозрачными, что, возможно, связано с возрастными изменениями структуры паренхимы (Галактионов, Добровольский, 1987). Экспериментальные исследования подтвердили, что метацеркарии в спороцистах двух последних возрастных категорий (МИМ и СИМ) инвазионны для окончательного хозяина (наши данные).

В августе 1988 г. в районе сбора материала в губе Ярнышной проводилось микрокартирование субстратов в среднем горизонте литорали с площадки 21 м². По этим данным было рассчитано отношение площадей, занимаемых разными субстратами на исследуемом участке осушной зоны.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В составе заражения моллюсков *L. saxatilis* губы Ярнышной микрофаллидами группы «*pygmaeus*» около 80% приходится на вид *M. pygmaeus*, 1—2% — на *M. pseudopygmaeus*, а остальное — на *M. piriformes*. Вид *M. triangulatus* встретился 5 раз за весь период исследования. В силу сходства жизненных циклов мы посчитали возможным суммировать данные, полученные для каждого из вышеперечисленных видов в отдельности.

Показатели зараженности моллюсков *L. saxatilis* обоих сортов разновозрастными группировками партенит микрофаллид группы «*pygmaeus*» в различные сезоны 1987—1988 гг. приведены на рисунке. Ниже мы попытаемся на основе этих материалов представить общую картину сезонной динамики гемипопуляции дочер-



Зараженность (%) моллюсков *L. saxatilis* на литорали губы Ярнышной разновозрастными локальными гемипопуляциями микрофаллид группы «*pygmaeus*» в 1987—1988 гг.

А — 25.10—4.11.1987; Б — 7—15.02.1988; В — 20.04—3.05.1988; Г — 27.06—4.07.1988; Д — 14—24.09.1988. Гистограммы I, II — зараженность *L. saxatilis* var. *tenebrosa* в среднем горизонте литорали, III, IV — *L. saxatilis* var. *groenlandica* в нижнем горизонте литорали. В каждой из названных пар гистограмм в I, III приводятся показатели для моллюсков, собранных с поверхности камней, а в II, IV в защищенных микро-стациях (толща фукоидов и грунт под ними). В каждой гистограмме левый столбец — зараженность литторин локальными гемипопуляциями М, средний — МИМ, правый — СИМ. Числа под гистограммами — число вскрытых моллюсков в пробе.

Invasion (%) of *Littorina saxatilis* molluscs in the intertidal zone of the Yarnyshnaya inlet with the local hemi-populations of daughter sporocysts of «*pygmaeus*» microphallids of different ages in different seasons of 1987—1988.

них спорцист этих паразитов в изученных популяциях первых промежуточных хозяев.

В конце апреля на камнях в среднем горизонте литорали в незначительном числе обнаруживаются особи *L. saxatilis* var. *tenebrosa* (численность 83 экз./м²), которые поражены преимущественно группировками СИМ (см. рисунок). У моллюсков обоих вариантов, концентрирующихся в защищенных микро-стациях, зараженность локальными гемипопуляциями СИМ незначительна, но относительно выше экстенсивность инвазии молодыми партенитами (М) и спорцистами с молодыми инвазионными метацеркариями (МИМ).

В конце июня—начале июля зараженность *L. saxatilis* СИМ понижается, причем особенно резко на камнях среднего горизонта осушной зоны. Мы связываем это с гибелью инвазированных моллюсков в критический для них весенний период. Он приходится на май—начало июня, когда литторины в массе переходят к активному образу жизни. Их организм ослаблен длительным зимним голоданием. Они акклиматизированы к холоду и поэтому хуже, чем летом, переносят обсыхание и перегрев в солнечные дни (Галактионов, 1990б). Помимо того, в мае—начале июня вода на литорали сильно распресняется вследствие интенсивного таяния снега и льда. Все, вместе взятое, приводит к повышенной смертности литторин, причем в первую очередь, вероятно, гибнут особи, существенно ослабленные инвазией, т.е. содержащие группировки СИМ.

В разные годы в мае—июне мы обнаруживали на литорали губы Ярнышной значительное число мертвых литторин. Их вскрытия в июне 1988 г. показали, что *L. obtusata* была заражена спороцистами со зрелыми метацеркариями (дифференцировать группировки МИМ и СИМ на мацерированном материале невозможно) на 73.1 ± 8.7 , а *L. saxatilis* — на $56 \pm 9.93\%$. Это примерно соответствует уровню заражения литторин сходными стадиями развития партенит микрофаллид группы «*rugmaeus*» на открытых поверхностях субстратов (Галактионов, Русанов, 1983; Галактионов, Добровольский, 1984; см. рисунок). Видимо, локализующиеся здесь моллюски погибают в первую очередь, так как воздействие неблагоприятных факторов внешней среды сказывается в таких местах в большей степени, чем в защищенных микростациях. Сходным образом можно объяснить повышенную смертность моллюсков, инвазированных группировками СИМ, в среднем горизонте по сравнению с нижним (см. рисунок).

В конце июня—начале июля на камнях значительно возрастает процент литторин, зараженных локальными гемипопуляциями МИМ. Очевидно, на этот субстрат выходят моллюски, которые в апреле локализовались в укрытиях и содержали тогда группировки М и более ранние стадии формирования партеногенетических поколений микрофаллид — материнские герминальные массы, которые невозможно обнаружить при обычном паразитологическом вскрытии (Галактионов, Добровольский, 1985). Численность *L. saxatilis* обоих вариантов на камнях достигает характерных для лета показателей. Напомним, что встречающиеся на этом субстрате моллюски составляют далеко не самую многочисленную часть популяции. Литторины, в которых развивающиеся партениты микрофаллид группы «*rugmaeus*» достигают в июне—июле стадии М, были, по всей видимости, заражены ранней весной, а некоторые, возможно, еще осенью предшествующего года. В условиях эксперимента формирование паразитов с момента проникновения мирацидия в кишечный эпителий моллюска-хозяина и до стадии группировки дочерних спороцист с зародышевыми шарами занимает 2—2.5 мес (Галактионов, Добровольский, 1985).

К сентябрю—октябрю локальные гемипопуляции МИМ созревают до стадии СИМ и процент пораженных ими литторин отчетливо увеличивается на камнях, тогда как у моллюсков из других микростаций остается практически неизменным по сравнению с июнем—июлем и апрелем—маем (см. рисунок). Между тем в сентябре—октябре у моллюсков на камнях почти полностью отсутствует заражение молодыми партенитами, а у особей из защищенных микростаций экстенсивность инвазии ими увеличивается. Последнее вполне понятно. Самое массовое за год инвазирование моллюсков происходит в июле—августе, когда в осушенной зоне кормятся выводки гаги, интенсивно использующие литторин в качестве объектов питания (Бианки и др., 1979). У заразившихся в июле моллюсков к осени партениты как раз успевают развиться до стадий спороцист с зародышевыми шарами и эмбрионами криптоцеркарий, т.е. локальных гемипопуляций М.

В холодный период процессы морфогенеза сильно затормаживаются или вовсе прекращаются (Добровольский и др., 1983), поэтому дальнейшее формирование молодых партенит начинается только в апреле—мае. Учитывая, что существенная часть зараженных группировками СИМ моллюсков весной погибает, следует допустить, что среди выползающих летом на камни литторин, содержащих спороцисты с инвазионными метацеркариями, весомый процент составляют особи, которые предшествующим летом локализовались в укрытых микростациях, где и были инвазированы паразитами. Это происходит вследствие смены системы поведенческих реакций литторин под влиянием инвазии микрофаллидами группы «*rugmaeus*».

Зимой, как неоднократно отмечалось в литературе (Зеликман, 1966; Чубрик, 1966; Подлипаев, 1976; Галактионов, 1982), происходит резкое понижение зараженности литторин микрофаллидами группы «*rugmaeus*». Это падение между тем лишь кажущееся и связано с уходом моллюсков с открытых поверхностей субстрата при наступлении осенних заморозков. Хотя они и поражены с высокой экстенсивностью

группировками СИМ, но составляют только малую долю от общего числа особей популяции. Поэтому они как бы растворяются в ее слабозараженной локальными гемипопуляциями СИМ части, которая летом локализовалась в защищенных микропиростациях. Действительно, уровни зараженности *L. saxatilis* разновозрастными группировками партенит микрофаллид группы «*pygmaeus*» в феврале в агрегациях под камнями вполне сопоставимы с таковыми у моллюсков, собранных летом с талломов фукоидов и грунта под ними (см. рисунок).

Еще нагляднее демонстрирует рассматриваемое явление произведенный нами пересчет летних показателей зараженности *L. saxatilis* var. *tenebrosa* в целом для сообщества, населяющего средний горизонт литорали губы Ярнышной. Предварительно по результатам микрокартирования мы установили, что отношение площадей, занимаемых здесь разными субстратами: поверхность камней, открытый грунт и заросли фукоидов (вместе с грунтом под ними), составляет 1:1.5:6.5. Соотнеся эти значения с результатами анализа количественных проб, мы получили, что в конце июня—начале июля зараженность литторин группировками молодых партенит (М) и спороцист с инвазионными метацеркариями (МИМ+СИМ) составили соответственно 10.7 и 19.7%, а в сентябре — 8.2 и 17.3%. В феврале значения этих показателей в агрегациях моллюсков под камнями оказалось соответственно 12.3 и 17.7%. При всей не слишком высокой точности подобных расчетов, все же следует признать, что говорить о резком падении зараженности литторин микрофаллидами группы «*pygmaeus*» зимой вследствие якобы имеющей место массовой гибели инвазированных особей нет достаточных оснований. Кроме того, высокое соответствие показателей зараженности, полученных в разные сезоны года, указывает на стабильность гемипопуляций партенит микрофаллид группы «*pygmaeus*» во времени. Последнее обеспечивается целой системой адаптаций жизненных циклов этих трематод, проявляющихся как на организменном, так и на популяционном уровнях (Галактионов, 1987) и позволяющих, в частности, сглаживать антагонизм между сочленами рассматриваемых в настоящей статье паразито-хозяйственных систем.

Список литературы

- Белопольская М. М. Цикл развития трематоды *Spelotrema pygmaeum*, паразитирующей у птиц // ДАН СССР. 1949. Т. 66, № 1. С. 133—135.
- Белопольская М. М. Паразитофауна морских водоплавающих птиц // Уч. зап. ЛГУ. 1952. Сер. биол. № 141, вып. 28. С. 127—180.
- Бианки В. В., Бойко Н. С., Нинбург Е. А., Шкляревич Г. А. Питание обыкновенной гаги Белого моря // Экология и морфология гаг. М.: Наука, 1979. С. 126—170.
- Галактионов К. В. Четыре типа метацеркарий рода *Microphallus* из моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* Баренцева и Белого морей // Вест. ЛГУ. 1980. Сер. биол. № 3. С. 21—28.
- Галактионов К. В. Сезонная динамика развития партенит микрофаллид группы «*pygmaeus*» (Trematoda: Microphallidae) в моллюсках *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* Баренцева и Белого морей // Планктон прибрежных вод Восточного Мурмана. Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1982. С. 89—105.
- Галактионов К. В. Микрофаллиды группы «*pygmaeus*». I. Описание видов *Microphallus pygmaeus* (Levinsen, 1881) nec Odhner, 1905 и *M. piriformes* (Odhner, 1905) nom. nov. (Trematoda: Microphallidae) // Вест. ЛГУ. 1983. Сер. биол. № 15. С. 20—30.
- Галактионов К. В. Микрофаллиды группы «*pygmaeus*» II. Описание вида *Microphallus triangulatus* sp. nov. (Trematoda: Microphallidae) // Вест. ЛГУ. 1984. Сер. биол. № 3. С. 5—11.
- Галактионов К. В. Жизненные циклы трематод литоральных биоценозов // Жизненные циклы паразитов в биоценозах северных морей. Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1987. С. 5—28.
- Галактионов К. В. Влияние паразитов на пространственную структуру популяций промежуточных хозяев // Тр. III Всес. конф. по морской биологии. Севастополь: Наукова Думка. 1988. Т. 2. С. 56—57.
- Галактионов К. В. К вопросу о влиянии паразитирования партенит микрофаллидных трематод на распределение моллюсков р. *Littorina* по субстратам литоральной зоны // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря (Тез. докл. IV региональной конф.). Архангельск. 1990а. С. 236—237.

- Галактионов К. В. Влияние паразитирования партенит микрофаллидных трематод на резистентность литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* (Oliv) к стрессовым воздействиям // Морфология и экология паразитов морских животных. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра АН СССР, 1990. С. 12—33.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофаллид группы «*rugmaeus*» (Trematoda: Microphallidae) // Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1984. С. 8—41.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Развитие и размножение материнского поколения партенит трематод рода *Microphallus* (Plagiorchiida, Microphallidae) // Зоол. журн. 1985. Т. 64, вып. 10. С. 1468—1475.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Гермафродитное поколение трематод. Л.: Наука, 1987. 184 с.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Жизненные циклы паразитов в экосистемах северных морей // Жизнь и среда полярных морей. Л.: Наука, 1989. С. 199—217.
- Галактионов К. В., Марасаев С. Ф. Некоторые закономерности в распределении зараженности моллюсков рода *Littorina* партенитами трематод на литорали Баренцева и Белого морей // Вест. ЛГУ. 1986. Сер. 3, вып. 1. С. 88—90.
- Галактионов К. В., Русанов Н. И. Некоторые экологопопуляционные аспекты взаимоотношений в системе моллюски рода *Littorina* — партениты трематод на участке побережья Восточного Мурмана // Исследования биологии, морфологии и физиологии гидробионтов. Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1983. С. 65—82.
- Голиков А. Н., Кусакин О. Г. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР. Л.: Наука, 1978. 256 с.
- Гранович А. И., Михайлова Н. А., Сергиевский С. О. Возрастные особенности зараженности популяций литоральных моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* партенитами трематод // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 6. С. 721—729.
- Добровольский А. А., Галактионов К. В., Мухамедов Г. К., Тихомиров И. А. Партеногенетические поколения трематод // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1983. Т. 82, вып. 4. С. 3—108.
- Зеликман Э. А. Некоторые эколого-паразитологические связи на литорали северной части Кандакшского залива // Жизненные циклы паразитических червей северных морей. Л.: Наука, 1966. С. 3—78.
- Матвеева Т. А. Сезонные изменения литорального населения на каменистой фауне в губе Дальне-Зеленецкой // Тр. Мурман. биостанции. 1948. Т. 1. С. 123—145.
- Михайлова Н. А., Гранович А. И., Сергиевский С. О. Влияние трематод на микробиотическое распределение моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* // Паразитология. 1988. Т. 22, вып. 5. С. 398—404.
- Михайлова Н. А., Подгорная О. И., Галактионов К. В. Использование метода белкового электрофореза для видовой диагностики трематод // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 1. С. 18—26.
- Подлипаев С. А. Партениты и личинки трематод литоральных моллюсков Восточного Мурмана. Фауна, морфология и экология: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ, 1976. 23 с.
- Сергиевский С. О. Анализ зараженности беломорских популяций полиморфного моллюска *Littorina obtusata* партенитами трематод // Паразитол. сб. Л.: Наука, 1985. Т. 33. С. 99—124.
- Сергиевский С. О., Гранович А. И., Михайлова Н. А. Неравномерное распределение на литорали моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* (Gastropoda: Prosobranchia), зараженных партенитами трематод // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 6. С. 929—931.
- Сергиевский С. О., Гранович А. И., Михайлова Н. А. Влияние трематодной инвазии на выживаемость моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* в условиях экстремально низкой солености среды // Паразитология. 1986. Т. 20, вып. 3. С. 202—207.
- Чубрик Г. К. Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей // Жизненные циклы паразитических червей северных морей. Л.: Наука, 1966. С. 78—159.

Мурманский морской биологический институт
КНЦ РАН

Поступила 23.06.1992

SEASONAL DYNAMICS OF THE AGE COMPOSITION OF HEMIPOPULATIONS OF DAUGHTER
SPOROCASTS OF PYGMAEUS MICROPHALLIDS (TREMATODA: MICROPHALLIDAE) IN
INTERTIDAL MOLLUSCS LITTORINA SAXATILIS FROM THE BARENTS SEA

K.V. Galaktionov

Key words: Microphallidae, group «*pygmaeus*», age composition of hemipopulations, *Littorina saxatilis*, invasion, seasonal dynamics

SUMMARY

In different seasons of 1987—1988 the quantitative samples of *Littorina saxatilis* molluscs were collected from several squares (0.1 and 0.25 m²). The samples were collected separately from the open surfaces (stone surfaces, macrophytes, etc.) and from the sheltered microstations (macrophyte thickness, grounds under it) in the middle and lower strata of the intertidal zone of the Yarnyshnaya inlet (the East Murman). The section of molluscs was accompanied by the registration of the invasion with local hemipopulations (= the totality of parasite individuals of the same species within one host individual) of daughter sporocysts of «*pygmaeus*» microphallids. The following groups were distinguished among them: young sporocysts (YS); sporocysts containing young metacercariae which were invasional for the final host (common eider) (YIM) and sporocysts containing old invasional metacercariae (OIM).

Mass death of molluscs containing OIM took place in spring. It was connected with an influence of the whole complex of unfavourable environmental factors. The number of littorines invaded with YIM increased at the open surfaces in June—July. YS-group invading molluscs in sheltered microstations in April had already matured up to this stage. The behaviour alterations caused by developing parasites forced molluscs to crawl to the surface. In September—October the local YIM-hemipopulations matured up to OIM-stage and the number of littorines invaded with them at the open surfaces increased. Invasion of molluscs with YS was not revealed here but it was rather high in the individuals from sheltered microstations. It was connected with the concentration of «*pygmaeus*» eggs with miracidia, which were distributed by ducklings and adult common eiders in July—August. In littorines, which had been invaded in summer, the daughter sporocysts matured up to YS-stage till September—October.

In winter littorines left the open surfaces and formed aggregations under stones. As compared to the whole population the number of molluscs at the open surfaces was small. As a result, molluscs leaving them in autumn and heavily invaded with OIM were masked by the other part of *L. saxatilis* population. This fact caused an erroneous idea of the sharp decrease in the invasion of littorines with «*pygmaeus*» microphallids supposedly owing to mass death of invaded molluscs in that period. During the cold period the further development of YS ceased and renewed only in spring, with the transition of littorines to active life.