

УДК: 57.055 576.8 594

**ПОДДЕРЖАНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА
ПОПУЛЯЦИИ МОЛЛЮСКА-ХОЗЯИНА *LITTORINA SAXATILIS*
ЗА СЧЕТ НЕРАВНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ТРЕМАТОД:
«ТРУЖЕНИЦЫ» И «БЕЗДЕЛЬНИЦЫ» В ПОПУЛЯЦИИ МОЛЛЮСКОВ**

© А. И. Гранович,^{1*} Е. Б. Ягунова,¹ И. М. Соколова²

^{1*} Кафедра зоологии беспозвоночных,
Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, С.-Петербург, 199034
E-mail: granovitch@mail.ru

² Department of Biology, University of North Carolina at Charlotte
9201 University City Blvd., Charlotte, Nc 28223, U. S. A.
Поступила 11.09.2012

Взаимодействие паразитов и их хозяев в паразитарных системах может приводить к формированию адаптаций на популяционном уровне. Наиболее отчетливо они проявляются в тех системах, где паразиты существенно влияют на репродуктивные способности особей хозяев. Такое влияние мы наблюдаем в случае трематод, вызывающих полную паразитарную кастрацию своих промежуточных хозяев — гастропод. Исследовано 19 популяций моллюска *Littorina saxatilis* в Белом море с зараженностью трематодами от <1 до 30—50 %. В двух из этих популяций (RI и KLN) проведен долговременный (15—20 лет) мониторинг. Анализ показал, что: 1) средний возраст репродуктивных самок не коррелирует с уровнем зараженности популяции трематодами; 2) соотношение полов смещено в сторону преобладания самок; 3) имеется тенденция к большей зараженности самок по сравнению с самцами; 4) доля незараженных репродуктивных самок — «тружениц» — в младших возрастных категориях (2—4 года) не коррелирует с уровнем зараженности популяции. Доля молодых не зараженных и не размножающихся самок — «бездельниц» — меньше в сильно зараженных популяциях *L. saxatilis*, однако в пределах каждой из высокозараженных популяций (RI и KLN) доля «бездельниц» не связана с варьированием уровня зараженности. Таким образом, поддержание относительно стабильной доли незараженных репродуктивных самок — «тружениц» — независимой от уровня зараженности популяции можно считать одним из механизмов, компенсирующих воздействие паразита на популяцию хозяина.

Ключевые слова: трематоды, *Littorina*, репродуктивный потенциал популяции, система паразит—хозяин.

Козволюционные взаимодействия приводят к ощутимым изменениям в характеристиках жизненных циклов паразитов и их хозяев. Под действием паразитов могут возникать «деформации» характеристик жизненного цикла хозяина, популяции которого обитают в условиях сильного заражения (Minchella, 1985; Lafferty, 1993b; Jokela, Lively, 1995; Sorensen, Minc-

hella, 1998; Hurd, 2001; Hurd et al., 2001; Restif, Koella, 2003; Granovitch et al., 2009). Наиболее значимыми считаются те изменения в особенностях жизненного цикла хозяина, которые непосредственно связаны с системой воспроизводства его популяции.

Хорошо известно, что паразиты во многих случаях снижают плодовитость зараженных особей вплоть до полной паразитарной кастрации значительной части особей популяции хозяина (Granovitch et al., 2000; Nego-vetich, Esch, 2008; Antonovics, 2009; Lafferty, Kuris, 2009). При этом наблюдается успешное воспроизводство зараженных популяций хозяев в природных сообществах. Закономерно возникает вопрос о вероятных механизмах, компенсирующих негативное воздействие паразитов и поддерживающих репродуктивный потенциал таких популяций хозяина. Понимание этих механизмов необходимо для объяснения причин устойчивости паразитарных систем в целом как функциональных элементов в структуре сообщества (Гранович, 1996; Granovitch, 1999).

Высокая зараженность трематодами многих популяций литоральных моллюсков рода *Littorina*, наблюдаемая на протяжении многих лет (Granovitch et al., 2000), сопряжена с паразитарной кастрацией значительной части особей популяции хозяина. В то же время численность сильно и слабо зараженных популяций хозяев в последовательные годы варьирует в сходных пределах. Таким образом, наблюдается успешное воспроизводство даже наиболее высокзараженных популяций моллюсков. Один из механизмов, позволяющих «компенсировать» негативное воздействие паразитарной кастрации для воспроизводства популяции, обсуждался нами ранее. Это увеличение плодовитости оставшихся незараженными особей хозяина в популяциях литторин, характеризующихся высокими значениями экстенсивности инвазии (Granovitch et al., 2009).

Поддержание репродуктивного потенциала высокзараженных популяций хозяина может достигаться и иными популяционными средствами. Накоплен значительный объем данных, свидетельствующих о неравномерности распределения трематод в популяциях хозяев, т. е. о разном уровне зараженности отдельных внутрипопуляционных групп особей (возрастных групп хозяев, самцов и самок, генетически различных групп по признакам устойчивости к паразитам и др.) (Lafferty, 1993a, b; Гранович, Горбушин, 1995; Jokela, Lively, 1995; Curtis, 1996, и др.). Такая неравномерность распределения паразитов в популяции хозяина — одна из ключевых предпосылок, позволяющих моделировать динамически стабильные взаимодействия популяций паразита и хозяина (Anderson, 1982; Janovy, Kutish, 1988; Pakala, Dobson, 1988).

Существенная неравномерность зараженности трематодами различных внутрипопуляционных групп особей яйцеживородящего раздельнополого литорального моллюска *Littorina saxatilis* (Olivi) была нами показана ранее (Гранович и др., 1987; Гранович, Горбушин, 1995). Помимо этого известно, что в разных популяциях литторин существенно варьирует доля участвующих в размножении особей и доля особей, которые в размножении не участвуют (Гранович, Сергиевский, 1990; Соколова, 1995; Sokolova, 1995). Мы предполагаем, что такое варьирование является одним из популяционных механизмов регуляции в системах паразит—хозяин. Для доказательства этого предположения мы используем внутри- и межпопуляционные сравнения по поселениям *Littorina saxatilis* с широким спектром значений зараженности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для межпопуляционного анализа мы используем материал, собранный однократно в период 1982—2002 г. в 19 популяциях *L. saxatilis* в губе Чупа и в Северном Архипелаге Кандалакшского залива Белого моря (рис. 1, популяции 12—15, 17, 24, 51—53, 55—59, 61—63, RI и KLN). Обозначения популяций и подробное описание точек сбора материала приведены в пре-

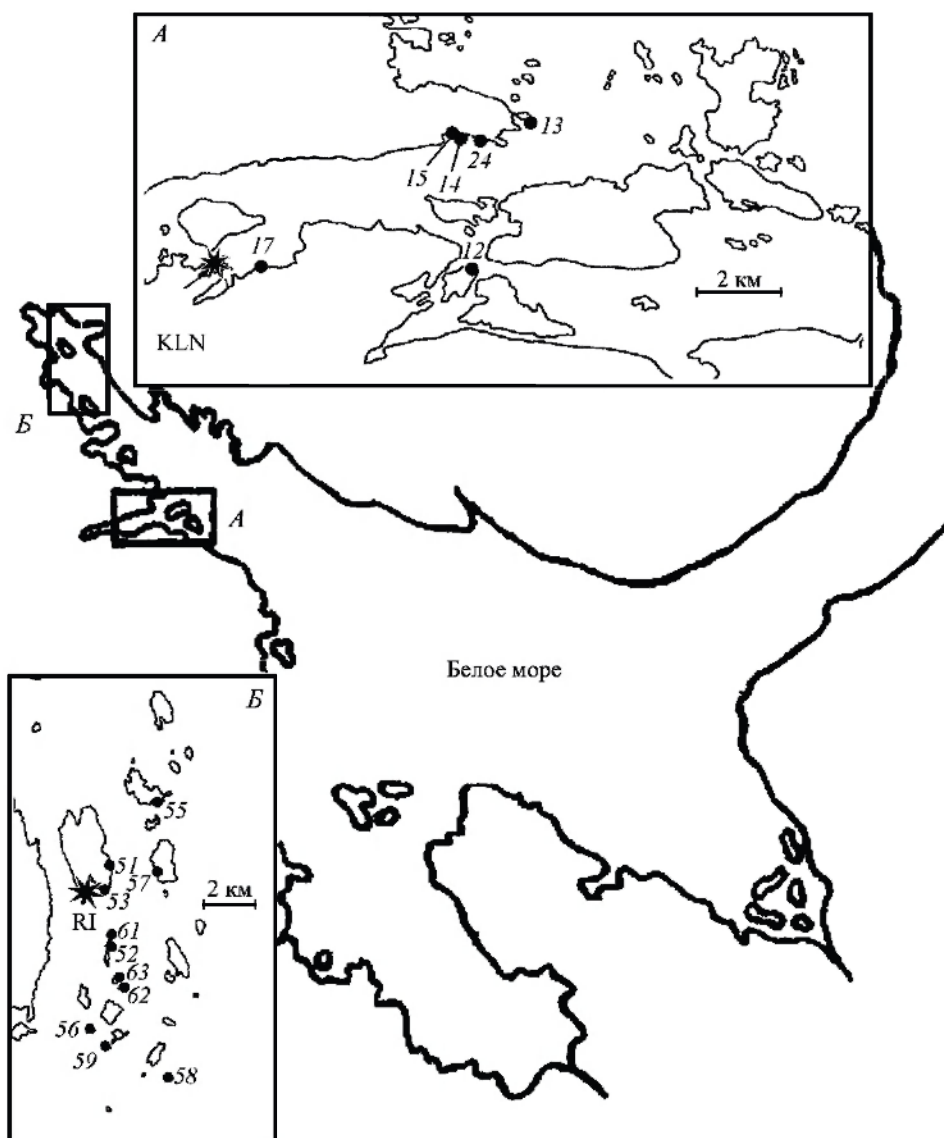


Рис. 1. Точки сбора материала в Кандалакшском заливе Белого моря.

А — Губа Чупа; Б — Северный Архипелаг. Черные круги — точки, в которых сбор материала производился однократно. Звездочки — точки (KLN и RI), в которых проводился долговременный мониторинг.

Location of study sites in the Kandalaksha Bay, White Sea, Russia.

дыдущих работах (Granovitch et al., 2000, 2009). Сбор моллюсков производили с фукоидов во время отлива. Выбор популяций для анализа определялся достаточной величиной выборки моллюсков для надежного определения долей внутривидовых групп особей (см. ниже).

Общие особенности обработки выборок, методы определения пола, возраста, размера моллюсков, а также наличия эмбрионов в выводковой сумке плодовых самок были описаны ранее (Granovitch et al., 2009). Зараженность определяли при вскрытии под бинокулярным микроскопом. Всего обнаружено 11 видов трематод. Более подробные сведения о видовом составе паразитов и особенностях экстенсивности инвазии отдельными видами опубликованы ранее (Granovitch et al., 2000, 2009). Для каждой популяции вычисляли показатель общей зараженности (экстенсивность инвазии суммарно всеми видами трематод), поскольку паразитарную кастрацию особи хозяина вызывает заражение любым из обнаруженных видов трематод (табл. 1, А).

Таблица 1, А

Littorina saxatilis. Даты сбора материала, размер выборки, зараженность трематодами, количество особей в каждой из шести основных категорий для каждой точки сбора материала, а также в последовательные годы для популяций RI и KLN

Table 1, A. Dates of collection, sample size, total trematode prevalence, and abundance of snails in each of the six demographic groups in the studied *L. saxatilis* populations

Популяция	Дата сбора материала	Число моллюсков	Зараженность, %	Число моллюсков в каждой категории					
				M I	M I ₊	F ₊ I	F I	F ₊ I ₊	F I ₊
Межпопуляционный анализ									
17	20.06.1984	175	0.6	86	1	24	64	0	0
12	22.07.1983	395	1.8	168	3	105	115	0	4
15	16.06.1984	174	4.6	63	3	26	77	0	5
63	21.08.1986	54	5.6	15	0	10	26	0	3
24	25.06.1986	55	7.3	27	3	9	15	0	1
13	09.06.1984	108	9.3	50	2	16	32	0	8
58	02.09.1984	37	10.8	16	2	3	14	0	2
53	31.08.1984	120	14.2	47	8	17	39	2	7
51	16.08.1983	197	14.7	81	9	43	44	0	20
55	03.09.1984	66	19.7	29	5	14	10	2	6
14	16.06.1984	158	21.5	42	9	30	52	8	17
KLN	20.08.1982	275	24.4	85	30	52	71	2	35
61	21.08.1986	71	25.4	23	8	18	12	0	10
57	03.09.1984	37	27.0	11	1	7	9	2	7
62	21.08.1986	53	34.0	13	5	6	16	1	12
59	31.08.1984	47	42.6	14	8	7	6	1	11
52	17.08.1983	207	43.5	54	32	27	36	9	49
RI	03.08.1982	590	44.6	172	94	44	161	9	167
56	02.09.1984	44	45.5	10	6	5	9	0	14

Таблица 1, А (продолжение)

Популяция	Дата сбора материала	Число моллюсков	Зараженность, %	Число моллюсков в каждой категории					
				M I	M I+	F+ I	F I	F+ I+	F I+
Внутрипопуляционный анализ									
KLN	20.08.1982	275	22.9	85	30	52	71	2	35
KLN	31.07.1983	699	28.6	227	79	138	133	9	113
KLN	06.08.1984	313	43.1	80	55	56	42	14	66
KLN	24.08.1985	375	29.6	121	50	62	81	6	55
KLN	02.07.1986	182	43.4	45	31	13	45	8	40
KLN	10.07.1987	168	50.3	40	47	18	26	3	34
KLN	07.07.1988	170	62.4	31	42	10	23	8	56
KLN	21.08.1989	201	43.3	56	41	21	37	3	43
KLN	06.08.1990	150	58.9	22	41	23	15	3	46
KLN	12.09.1991	83	57.8	15	23	15	5	4	21
KLN	19.08.1992	173	41.7	43	35	18	22	13	42
KLN	16.08.1993	78	69.6	12	22	7	5	7	25
KLN	30.06.1994	127	69.5	15	36	12	11	3	50
KLN	29.06.1995	150	75.8	14	57	8	13	10	48
KLN	29.06.1996	109	58.7	27	27	12	6	12	25
KLN	22.06.1997	162	64.2	22	52	12	22	7	47
KLN	11.07.2001	123	31.9	39	20	26	16	2	20
KLN	23.07.2002	194	34	66	36	43	15	2	32
RI	03.08.1982	590	48.8	146	82	52	129	11	170
RI	15.08.1983	1258	63.6	212	330	94	150	28	444
RI	05.09.1984	69	56.6	138	140	37	126	13	239
RI	03.09.1985	758	50.9	155	136	51	166	14	236
RI	16.08.1986	647	41.7	172	94	44	161	9	167
RI	08.08.1987	517	46.2	136	103	49	95	14	120
RI	09.08.1988	825	42.9	225	158	67	178	7	190
RI	10.08.1989	725	46.9	172	151	44	169	6	183
RI	14.08.1991	434	50.3	87	84	47	79	5	132
RI	07.08.1992	436	52.8	88	94	52	66	13	123
RI	25.08.1993	321	59.6	68	90	17	40	6	100
RI	09.08.1994	564	65.5	90	141	37	66	13	217
RI	05.08.1995	622	56.8	121	146	66	76	14	199
RI	08.08.1996	666	51.1	143	139	103	78	11	192
RI	04.08.1997	570	46.2	133	119	93	85	16	124

Примечание. Обозначения популяций — см. рис. 1, А, Б.

После определения пола моллюсков самцов и самок маркировали литерами *M* и *F* соответственно. Символами *I*₊ (*I*₋) обозначали зараженных (незараженных) особей. Плодовитым самкам (т. е. самкам с эмбрионами в выводковой сумке) к обозначению *F* добавляли символ «+», а самкам без эмбрионов — символ «-». Таким образом, каждая особь хозяина по результатам вскрытия была отнесена к одной из следующих шести категорий: незараженные трематодами самцы (*MI*₋), зараженные трематодами

Таблица 1, Б

Принятые в статье обозначения

Table 1, B. The abbreviations for the demographic groups of mollusks

	N — количество собранных моллюсков			
	M — самцы		F — самки	
I_+ — зараженные моллюски	MI_+ — зараженные самцы	FI_+ — зараженные самки	$F_+ I_+$ — зараженные самки с эмбрионами в выводковой сумке	$F_- I_+$ — зараженные самки без эмбрионов в выводковой сумке
I_- — незараженные моллюски	MI_- — незараженные самцы	FI_- — незараженные самки	$F_+ I_-$ — незараженные самки с эмбрионами в выводковой сумке, «труженицы»	$F_- I_-$ — незараженные самки без эмбрионов в выводковой сумке, «бездельницы»
			F_+ — репродуктивные самки	F_- — нерепродуктивные самки

Примечание. Индекс $(\square)_k$ означает, что в данной категории рассматриваются только особи возраста k .

самцы (MI_+), незараженные самки без эмбрионов (FI_-), незараженные самки с эмбрионами ($F_+ I_-$), зараженные самки без эмбрионов ($F_- I_+$), зараженные самки с эмбрионами ($F_+ I_+$). Список обозначений приведен в табл. 1, Б. Количество особей этих категорий моллюсков в каждой из популяций приведено в табл. 1, А. Если рассматриваются особи только одного возраста, то к обозначению категории добавляется индекс k [например $(FI_+)_5$] — все зараженные самки возраста 5.

Влияние зараженности на структуру популяции оценивали, применяя последовательно 3 уровня детализации. Во-первых, рассмотрели, как связаны с зараженностью популяции «макрохарактеристики» ее структуры.

1. Соотношение полов (отношение F/N , M/N , N — объем выборки).
2. Экстенсивность инвазии самцов и самок (отношения FI_+/F , MI_+/M).
3. Соотношение 6 основных категорий особей (отношения MI_-/N , MI_+/N , FI_-/N , FI_+/N , $F_+ I_-/N$, $F_+ I_+/N$).

Во-вторых, поскольку именно самки определяют успешность воспроизводства популяции хозяина, подробно проанализировали состав самок в популяциях разной зараженности.

4. Возрастной состав самок.
5. Экстенсивность инвазии самок разных возрастов, т. е. отношения $(FI_-/F)_k$ для каждого возраста k .

И наконец, на третьем уровне детализации рассмотрели относительное количество незараженных самок в популяции с различной экстенсивностью инвазии.

6. Участие в репродукции незараженных самок разных возрастов (отношения $(F_- I_-/F)_k$, $(F_+ I_-/F)_k$ для самок каждого возраста k).

7. Средний возраст репродуктивных незараженных самок, т. е. самок категории $F_- I_-$.

Затем те же три ступени анализа выполнили по материалам долговременных мониторингов, проводившихся в двух популяциях. Для такого

внутрипопуляционного анализа были выбраны популяции KLN (Губа Чупа, рис. 1, А) и RI (район Северного Архипелага, рис. 1, Б). Сборы проводили ежегодно в период 1982—1997 г. в популяции RI и в период 1982—2002 г. в популяции KLN. Популяции RI и KLN существенно различаются по динамике экстенсивности инвазии. В одной точке (RI) наблюдается периодическая динамика. В другой (KLN) — рост зараженности или периодичности с периодом большим, чем время наблюдения (подробнее см.: Granovitch et al., 2009).

Исследуемые в работе величины преимущественно являются долями (доля самок/самцов в популяции, доли 6 перечисленных выше категорий, доли самок отдельных возрастов). Величина «зараженность популяции» также является долей — равна доле зараженных особей в популяции. Распределения этих величин далеки от нормальных, что делает невозможным применение параметрических критериев. Поэтому для сравнения долей самцов и самок и для сравнения их зараженностей мы использовали критерий Вилкоксона для зависимых выборок; связь между зараженностью популяции и долями различных категорий особей протестирована ранговым коэффициентом корреляции Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Межпопуляционный анализ

1. Доля самок в изученных популяциях литторин обычно несколько больше доли самцов (критерий Вилкоксона: $T = 11$, $Z = 3.38$, $p = 0.0007$) и варьирует в относительно широких пределах (46—72 %). Доля самок не связана с зараженностью популяции ($R = 0.343$, $p > 0.1$).
2. Зараженность в рассматриваемых популяциях меняется от очень низкой (всего 0.6 % в популяции 17) до 45.5 % (популяция 56). При этом самки заражены сильнее самцов (табл. 2, строка 1). Заметим, что в наименее зараженных популяциях самцы и самки заражены в равной степени, эффект большей зараженности самок проявляется в популяциях с более высокой экстенсивностью инвазии (рис. 2, А).

Таблица 2

Сравнение зараженности трематодами самок и самцов

Table 2. Trematode prevalences of *Littorina saxatilis* males and females

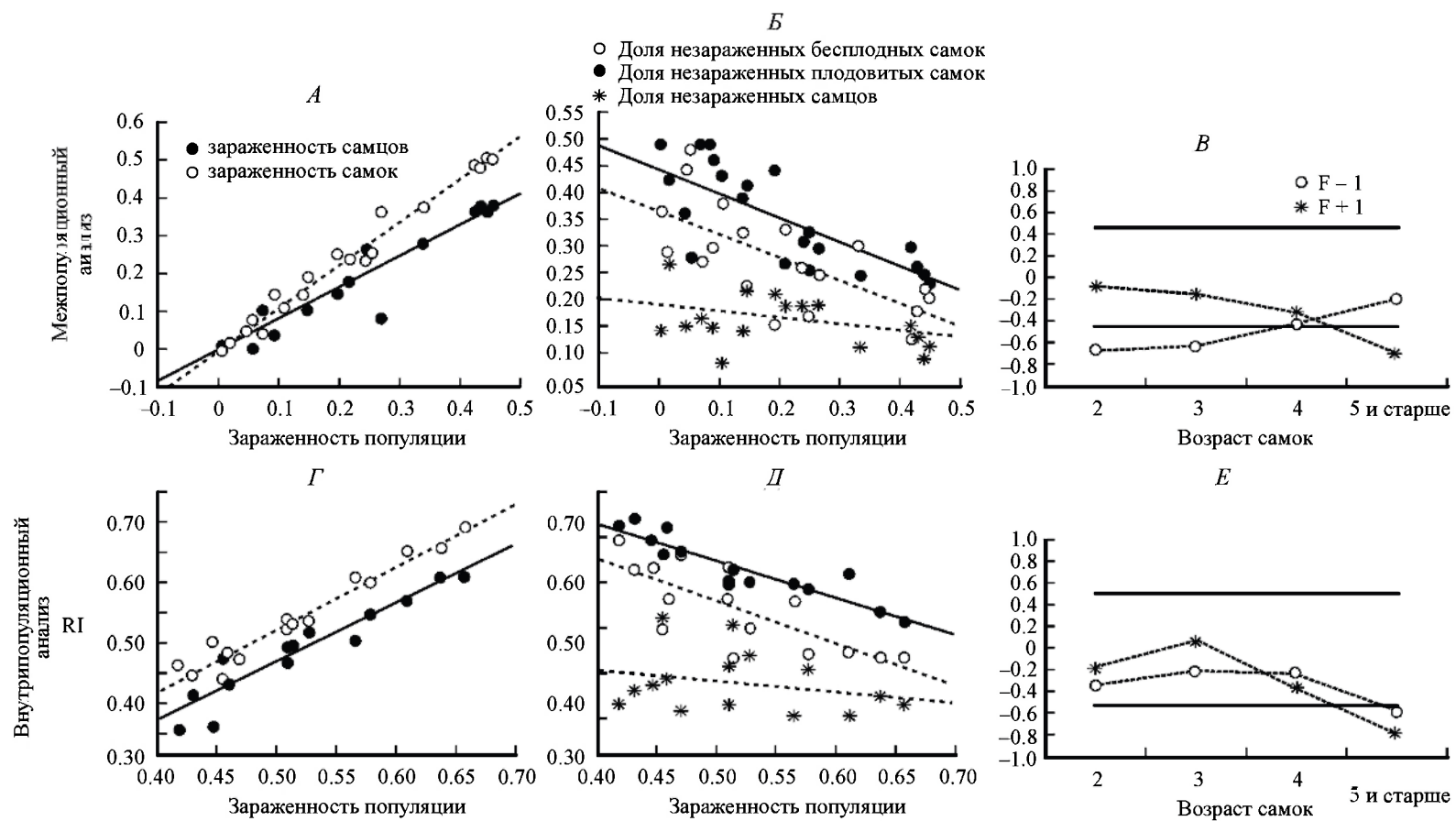
		n	Z	p
Межпопуляционный анализ		19	2.45	0.014
Внутрипопуляционный анализ	RI	15	3.18	0.001
	KLN (все данные)	18	0.54	0.586
	KLN (годы с зараженностью < 50 %)	8	1.82	0.069

Примечание. n — количество выборок, участвующих в анализе (число точек для межпопуляционного анализа и количество лет наблюдения для внутрипопуляционного анализа), Z — значения теста Вилкоксона для зависимых выборок, p — уровень значимости. Выделены значения $p < 0.05$.

3. Как и следовало ожидать, доли всех трех категорий зараженных особей (отношения $MI_{\downarrow}/N$, $F I_{\downarrow}/N$, $F_{\downarrow} I_{\downarrow}/N$) проявляют сильную положительную корреляцию с общей зараженностью популяций (табл. 3, строка 1). С незараженными особями ситуация сложнее. Доля здоровых самцов ($MI_{\downarrow}/N$) и доля здоровых самок, не принимающих участия в размножении ($F_{\downarrow} I_{\downarrow}/N$), отрицательно скоррелированы с уровнем зараженности. Доля чрезвычайно важной для успешного воспроизводства популяции категории самок $F_{\downarrow} I_{\downarrow}/N$ (незараженные плодовитые самки) в разных популяциях колеблется от 7 до 27 %, однако наблюдаемое варьирование в отличие от всех остальных случаев не связано с уровнем зараженности популяции (табл. 3, строка 1; рис. 2, Б).
4. Возрастной состав самок в более и менее зараженных популяциях различается. В более зараженных популяциях меньше доля самых молодых (двухлетних) самок (табл. 4, строка 1). Доли трехлетних, четырехлетних и более старших самок в популяциях разной зараженности существенно не различаются. Однако доля старших самок в целом (возраста 4 года и выше) увеличивается в более зараженных популяциях (коэффициент ранговой корреляции составляет 0.398 и является значимым при $p < 0.1$).
5. Все возрастные когорты самок одинаково «откликаются» на уровень зараженности популяции: в более зараженных популяциях выше зараженность самок каждого возраста (табл. 5, строка 1).
6. Как уже было показано (см. предыдущий пункт), в пределах каждого возраста экстенсивность инвазии самок выше в популяциях с более высокой зараженностью. При этом соотношение участвующих и не участвующих в размножении незараженных самок каждого возраста, т. е. долей $(F_{\downarrow} I_{\downarrow}/F)_{\downarrow}$ и $(F I_{\downarrow}/F)_{\downarrow}$ различно для разных возрастных групп и в популяциях с разным уровнем экстенсивности инвазии. На рис. 2, В показано, как связаны эти доли с зараженностью популяции и с возрастом хозяина. Коэффициент корреляции доли незараженных плодовитых самок с зараженностью популяции отрицательный ($p < 0.05$) для самок старших возрастов. То есть в более зараженных популяциях меньше доля незараженных самок возраста от 5 лет и старше, участвующих в размножении. Доля более молодых репродуктивных незараженных самок (возрастов 2—4) не связана с зараженностью. Противоположные тенденции наблюдаются для не размножающихся незараженных самок. Их доля среди самок младших возрастов уменьшается в более зараженных популяциях, а среди старших остается неизменной.
Итак, среди молодых незараженных самок доля размножающихся примерно одинакова во всех популяциях (независимо от уровня зараженности), а в более старших возрастах эта доля снижается с увеличением зараженности популяции.
7. Средний возраст размножающихся самок в исследованных популяциях различен. Однако эти различия не связаны с уровнем зараженности популяции — коэффициент корреляции среднего возраста размножающихся самок и уровня зараженности популяции составляет всего 0.122 ($p > 0.1$).

Внутрипопуляционный анализ

1. Как и в межпопуляционном анализе, практически на всем протяжении исследований доля самок в обеих популяциях немного превышала долю



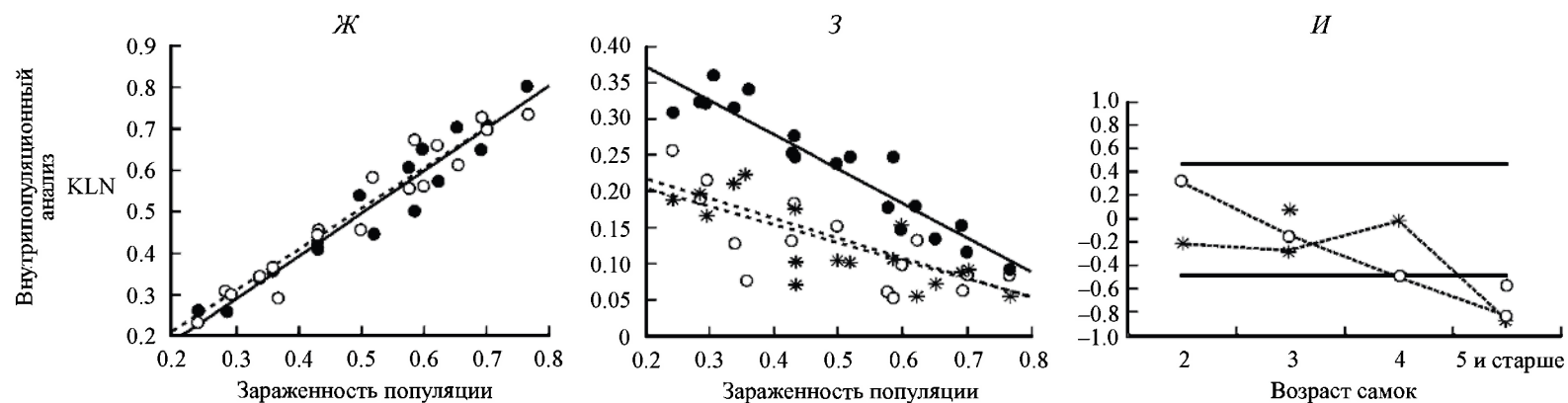


Рис. 2. Влияние зараженности трематодами на различные внутрипопуляционные группы *Littorina saxatilis*.

A, Г, Ж — зараженность самок и самцов при различных значениях зараженности популяции. *Б, Д, 3* — доли различных категорий незараженных моллюсков (MI/N , FI/N , $F.I/N$) в популяции при различных значениях зараженности популяции. *В, Е, И* — значения рангового коэффициента корреляции между долями двух категорий незараженных самок среди самок каждого возраста — долями $(FI/F)_k$, $(F.I/F)_k$ и зараженностью самок данного возраста $(FI/F)_k$. Сплошные линии на чертеже соответствуют критическому значению коэффициента корреляции при $p = 0.05$. *А, Б, В* — результаты межпопуляционного анализа; *Г, Д, Е* — результаты внутрипопуляционного анализа (популяция RI); *Ж, 3, И* — результаты внутрипопуляционного анализа (популяция KLN).

Relationships between the overall trematode infection, infection prevalence of males and females and relative abundance of different demographic groups in *Littorina saxatilis* populations.

Таблица 3

Ранговые корреляции доли каждой из шести категорий моллюсков с экстенсивностью инвазии в популяции

Table 3. Spearman rank correlations of the proportions of each of the six demographic groups with the overall trematode prevalence in *L. saxatilis* populations

Группы особей-хозяев		<i>MI</i> ₊	<i>F. I</i> ₊	<i>F₊ I</i> ₊	<i>MI</i>	<i>F. I</i>	<i>F₊ I</i>
Межпопуляционный анализ		0.874	0.982	0.578	-0.758	-0.684	-0.296
	RI	0.814	0.854	0.411	-0.893	-0.771	-0.279
	KLN	0.924	0.955	0.709	-0.926	-0.581	-0.763

Примечание. Выделены значения коэффициентов корреляции при $p < 0.05$.

самцов (для популяции RI $T = 0.00$, $Z = 3.408$, $p = 0.0007$; для популяции KLN $T = 8.00$, $Z = 3.375$, $p = 0.0007$). Доля самок в популяции RI составляла 51—62 % и 48—60 % в популяциях KLN. Соотношение полов не связано с уровнем зараженности популяции ($R = 0.021$, $p > 0.05$ для популяции RI, $R = 0.115$, $p > 0.05$ для популяции KLN).

2. Экстенсивность инвазии в популяции RI периодическая, колеблется в диапазоне 42—66 %. При этом зараженность самок постоянно выше, чем зараженность самцов (табл. 2, строка 2; рис. 2, Г). Зараженность популяции KLN увеличилась за время мониторинга от 24 до 77 %. Эффект большей зараженности самок в этой популяции не выявлен (табл. 2, строка 3; рис. 2, Ж). Однако, если в этой популяции сравнить зараженности самцов и самок только в годы, когда экстенсивность инвазии популяции не превышала 50 %, то тенденция к большей зараженности самок прослеживается (табл. 2, строка 4).
3. Соотношения долей 6 категорий особей при разных значениях зараженности в пределах популяции оказались схожими с аналогичными результатами, полученными при межпопуляционном анализе. Как и при межпопуляционном анализе, при внутривидовых наблюдениях оказалось, что доля зараженных самцов и доля зараженных нерепродуктивных самок увеличиваются с ростом зараженности популяций (табл. 3,

Таблица 4

Связь между экстенсивностью инвазии и возрастной структурой самок в популяции

Table 4. Spearman rank correlations of the proportions of age groups of females with the overall trematode prevalence in *L. saxatilis* populations

		Возраст самок			
		2	3	4	5 и старше
Межпопуляционный анализ		-0.421	-0.041	0.267	0.372
	RI	-0.450	-0.282	0.361	0.589
	KLN	-0.013	-0.35	-0.480	0.437

Примечание. Приведены ранговые коэффициенты корреляции между долями самок каждого возраста и экстенсивностью инвазии в популяции. Выделены значения коэффициентов корреляции при $p < 0.05$.

Таблица 5

Связь между экстенсивностью инвазии в популяции
и зараженностью самок разных возрастов

Table 5. Spearman rank correlations of the population prevalence with the prevalence of females of different ages in *L. saxatilis* populations

		Возраст самок			
		2	3	4	5 и старше
Межпопуляционный анализ		0.684	0.819	0.809	0.824
Внутрипопуляционный анализ	RI	0.386	0.361	0.586	0.833
	KLN	-0.293	0.325	0.708	0.938

Примечание. Приведены коэффициенты ранговой корреляции. Выделены значения коэффициентов корреляции при $p < 0.05$.

строки 2, 3). В одной из двух изученных популяций (в популяции KLN) обнаружена также достоверная положительная корреляция зараженности популяции и доли зараженных самок, еще сохранивших эмбрионы в выводковой сумке. В популяции RI коэффициент корреляции доли зараженных плодовитых самок с зараженностью положителен, но значимой величины не достигает. В обеих популяциях, так же как при межпопуляционном анализе, значимые отрицательные корреляции с уровнем зараженности обнаружены для доли незараженных самцов и доли незараженных не размножающихся самок (табл. 3, строки 2, 3, рис. 2, Д, 3).

В популяции RI, как и в случае межпопуляционного анализа, доля незараженных плодовитых самок не коррелирует с зараженностью. Доля этой группы в популяции в разные годы составляет от 5 до 16 %. А вот в популяции KLN имеется значимая отрицательная корреляция между долей незараженных плодовитых самок и зараженностью популяции — этим результаты внутрипопуляционного анализа популяции KLN существенно отличаются от результатов межпопуляционного анализа. Если в анализе учитывать только годы, когда зараженность не превосходила 50 %, то корреляция становится слабее ($0.05 < p < 0.1$) и даже выходит за формальные границы уровня значимости.

4. Изменения возрастного состава самок в пределах популяции при разных уровнях экстенсивности инвазии аналогичны различиям возрастной структуры, выявленным при межпопуляционном анализе. При увеличении значений зараженности в популяции увеличивается доля старших самок (возраста 5 лет и старше) и уменьшается суммарная доля молодежи. В популяции RI уменьшение доли молодежи проявляется преимущественно в уменьшении доли двухлетних моллюсков, а в популяции KLN — преимущественно в уменьшении доли четырехлетних моллюсков (табл. 4, строки 2, 3).

5. С ростом зараженности популяции существенно увеличивается зараженность лишь самок старших возрастов (от 4 лет и старше) (табл. 5, строки 2, 3). Зараженность трехлетних самок связана с зараженностью популяции в меньшей степени: полученные коэффициенты корреляции

значимы лишь при $0.1 < p < 0.2$. Отметим, что в высоко зараженной популяции KLN изменения зараженности двухлетних самок практически не связаны с динамикой экстенсивности инвазии популяции.

6. Анализ связи уровня зараженности популяции и долей незараженных самок среди самок каждого возраста — отношения $(F_1 I_1 / F)_k$ и $(F I_1 / F)_k$ дал сходные результаты для обеих популяций (рис. 2, *E, И*). Доля репродуктивных незараженных самок среди более молодых самок не зависит от динамики экстенсивности инвазии популяции. При увеличении зараженности популяции уменьшается доля репродуктивных самок лишь в самой старшей возрастной когорте. Аналогичная тенденция отмечена и для незараженных и не размножающихся самок (рис. 2, *E, И*). Важно подчеркнуть, что результат по этой группе самок противоположен полученному межпопуляционным анализом (рис. 2, *B*). Таким образом, внутривидовой анализ свидетельствует, что варьирование доли младших незараженных самок (как размножающихся, так и неплодовитых) не связано с уровнем зараженности популяции. При этом наблюдается уменьшение доли незараженных и не размножающихся самок старшего возраста в годы максимальной зараженности популяции.
7. Средний возраст размножающихся самок, как и при межпопуляционном исследовании, не связан с изменением уровня зараженности популяций — ранговый коэффициент корреляции этих величин составляет -0.068 и -0.189 для популяций RI и KLN соответственно (в обоих случаях $p > 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Все рассмотренные нами параметры популяций можно условно разделить на 2 группы: параметры популяции, связанные с зараженностью, и параметры популяции, инвариантные относительно зараженности. Эти две группы параметров представлены в табл. 6.

Обратим внимание на значительное совпадение результатов внутри- и межпопуляционного анализа.

1. В более зараженных популяциях, а также при увеличении зараженности в пределах популяции, больше доли трех категорий зараженных особей (MI_+ , $F I_+$, $F I_+$) и меньше доли двух категорий незараженных (MI_- , $F I_-$) (табл. 6, строки 1, 2). Однако доля плодовитых самок $F I_-$ не связана с зараженностью (табл. 6, строка 9).
2. Популяции с большей зараженностью характеризуются более высокой экстенсивностью инвазии всех возрастных когорт самок (табл. 6, строка 3). Однако в пределах популяции зараженность самок младших возрастов не связана с зараженностью (табл. 6, строка 3). Более того, доля плодовитых среди молодых самок не связана с уровнем зараженности популяции (табл. 6, строка 11) ни на внутри-, ни на межпопуляционном уровне. Доля плодовитых самок с ростом зараженности популяции уменьшается лишь среди самок старшего возраста (табл. 6, строка 5).
3. В более зараженных популяциях, а также при увеличении зараженности в пределах популяции не меняется доля молодых самок (табл. 6, строка 6). При этом средний возраст плодовитых самок не связан с заражен-

Таблица 6

Связь изученных демографических параметров популяции *L. saxatilis* с зараженностью

Table 6. The proportions of different intrapopulation groups of host with increasing trematode prevalence

		Межпопуляционный анализ	Внутрипопуляционный анализ
<i>Демографические параметры, которые связаны с экстенсивностью инвазии</i>			
1	Доли зараженных самцов и зараженных самок в популяции — MI_+/N , F_{+I_+}/N и F_{-I_+}/N	↑	↑*
2	Доли незараженных самцов и не зараженных нерепродуктивных самок («бездельниц») в популяции — MI_-/N и F_{-I_-}/N	↓	↓
3	Зараженность самок каждого возраста — $(FI_+/F)_k$	↑	↑**
4	Доля нерепродуктивных незараженных самок («бездельниц») среди молодых самок — $(F_{-I_-}/F)_2$ и $(F_{-I_-}/F)_3$	↓	↓
5	Доля плодовитых незараженных самок («тружениц») среди самок старших возрастов — $(F_{-I_-}/F)_{>5}$	↓	↓
<i>Инвариантные демографические параметры (не связаны с экстенсивностью инвазии)</i>			
6	Доля молодых (2, 3-летних) самок среди всех самок в популяции	Не связаны с зараженностью	
7	Смещенное соотношение полов (доля самок превышает долю самцов)		
8	Дифференциальная зараженность полов (более высокая зараженность самок во всех популяциях во все годы наблюдений)		
9	Доля незараженных плодовитых самок («тружениц») в популяции — F_{+I_-}/N		
10	Доля нерепродуктивных незараженных самок («бездельниц») среди старших самок — $(F_{-I_-}/F)_{>4}$		
11	Доля незараженных размножающихся самок («тружениц») среди молодых самок — $(F_{+I_-}/N)_{2-4}$		
12	Средний возраст незараженных плодовитых самок («тружениц»)		

Примечание. Направление изменений параметра при увеличении зараженности популяции обозначается стрелкой (↓ — уменьшается, ↑ — увеличивается). * — за исключением доли F_{+I_+}/N в популяции RI; ** — только для старших возрастов.

ностью (табл. 6, строка 12) ни на внутри-, ни на межпопуляционном уровнях.

4. Во всех популяциях доля самок выше доли самцов, а зараженность самок несколько выше зараженности самцов (табл. 6, строки 7, 8).

Среди сформулированных выше тезисов 1—4 есть и тривиальные, и хорошо известные. Так, увеличение долей зараженных категорий особей и увеличение зараженностей отдельных возрастных групп являются очевидным следствием увеличения экстенсивности инвазии популяции и не требуют отдельного обсуждения. Сдвиг соотношения полов в сторону преобладания самок отмечался ранее в популяциях разных видов литторин

(Reid, 1996). Наши данные свидетельствуют о том, что этот параметр не связан с внутривидовым изменением зараженности. При исследовании популяций некоторых видов гастропод также был отмечен феномен большей зараженности трематодами самок (Гранович, Горбушин, 1995). Отмеченная нами дифференциальная зараженность самцов и самок более характерна для популяций с более высокой зараженностью, но, по-видимому, не проявляется в случае экстремально высокой экстенсивности инвазии.

Отдельного упоминания заслуживает тезис об отсутствии связи среднего возраста размножающихся самок и уровня зараженности популяции. Это не соответствует нашим более ранним предположениям (Granovitch et al., 2009), а также имеющимся данным о более раннем вступлении в размножение моллюсков *Cerithidea californica* и *Potamopyrgus antipodarum* в популяциях с высокой экстенсивностью инвазии (Jokela, Lively, 1995; Lafferty, 1993b) и в целом представлениям о снижении репродуктивного возраста как одной из стратегий оптимизации жизненного цикла в условиях высокой смертности взрослых организмов (Gasser et al., 2000; Arendt, Reznick, 2005).

Неожиданным (и наиболее значимым!) результатом в ряду рассматриваемых связей представляется независимость доли плодовитых незараженных самок от уровня зараженности популяции. Именно плодовитые незараженные самки определяют успешность воспроизводства популяции хозяина. Наблюдаемую «устойчивость» относительной величины этой группировки можно трактовать как способ поддержания репродуктивного потенциала популяции. Подчеркнем, что отмеченная «устойчивость» достигается за счет размножающихся самок младших возрастных групп. Варьирование их относительной численности не связано с величиной зараженности. Проведенный внутривидовой анализ показывает, что увеличение экстенсивности инвазии популяции в последовательные годы приводит к уменьшению доли размножающихся самок лишь старших возрастных групп. То есть «волна инвазии» захватывает преимущественно старших репродуктивных самок.

В связи с этим обратим внимание на единственное, но весьма существенное различие результатов межпопуляционного и внутривидового анализов. Оно касается категории самок, не участвующих в размножении, но при этом не зараженных трематодами (группа *FL*) (табл. 6, строки 4, 10). В пределах популяции, как и в случае с плодовитыми самками, увеличение зараженности приводит к уменьшению доли этой группы особей среди старших самок. Их доля среди молодых самок не меняется. А при межпопуляционном анализе мы видим обратную ситуацию: в более зараженных популяциях доля не размножающихся среди молодых самок оказывается меньше, а среди старших — не изменяется. Мы предполагаем, что доля этих особей, обнаруживаемая в популяции в момент сбора материала, определяется не уровнем зараженности популяции в этот момент, а средним уровнем зараженности популяции (если зараженность низка — этих особей достаточно много, если велика — относительно мало). Не размножающиеся незараженные самки являются, по-видимому, своеобразным популяционным «резервом», величина которого определяется средним уровнем зараженности популяции, но не текущим уровнем ее зараженности, а их долю можно рассматривать как популяционный инвариант.

Изложенные выше наблюдения по представленности в популяциях двух групп половозрелых незараженных самок (категорий $F I$ и $F_+ I$ — назовем их «бездельницами» и «труженицами» соответственно) позволяют нам сформулировать гипотезу компенсации воздействия паразита на популяцию.

Доля «тружениц» в популяции не связана с зараженностью — это ключевая популяционная инварианта (и при динамике одной популяции, и при сравнении разных популяций). «Бездельницы» представляют собой своеобразный «популяционный резерв». Большая зараженность самок в высокозараженных популяциях достигается за счет уменьшения объема этого популяционного резерва.

В популяциях с высокой экстенсивностью инвазии количество «бездельниц» минимально, большинство самок в младших возрастных группах либо заражены, либо имеют эмбрионы в выводковой сумке. Наоборот, в условиях слабой зараженности среди младших самок, помимо «тружениц», присутствует большое количество «бездельниц» — половозрелых особей, которые не заражены и тем не менее не принимают участия в размножении. В пределах популяции соотношение «тружениц» и «бездельниц» среди молодых особей не связано с зараженностью — это внутрипопуляционные инварианты. Изменение зараженности самок происходит за счет самок старших возрастных групп.

Из вышеизложенного, в частности, следует, что имеет место значительная неравномерность распределения инвазии по возрастным группам хозяев: накопление в популяции значительного количества зараженных самок старших возрастных групп с увеличением экстенсивности инвазии, а также относительную «независимость» доли незараженных самок (плодовитых и не размножающихся) среди молодой части популяций. Детальное объяснение отдельных механизмов, формирующих такое распределение, связано с необходимостью проведения серии экспериментальных исследований. Сейчас можно только предположить, что его формирование происходит за счет нескольких компонентов.

Во-первых, это меньшая вероятность заражения половозрелых самок младших возрастных групп по сравнению с самками среднего и старшего возраста. Ранее опубликованные нами данные свидетельствуют, что для некоторых видов трематод в популяциях *L. saxatilis* реализуется модель накопления инвазии с возрастом (Robson, Williams, 1970; Hughes, Answer, 1982; Гранович и др., 1987). Для других видов — максимальное накопление инвазии касается средних возрастных групп моллюсков, причем характер распределения зависит от величины экстенсивности инвазии (Гранович и др., 1987). Однако в любом случае наиболее младшие половозрелые моллюски оказываются существенно менее зараженными.

Во-вторых, это высокая зараженность самок старших возрастных групп. Причиной этого может быть длительная (годы) жизнь моллюсков после заражения (наши наблюдения, не опубликовано), что обеспечивает накопление инвазии в старших возрастных группах. Еще одной причиной может быть большая устойчивость зараженных моллюсков старшего возраста к неблагоприятным воздействиям среды по сравнению со здоровыми особями того же возраста. О последней возможности свидетельствуют данные некоторых экспериментов с моллюсками, зараженными микро-

фаллидами группы «*rugmaeus*», экстенсивность инвазии которыми составляет основу зараженности в исследуемых популяциях *L. saxatilis* (Галактионов, 1993).

Феномен «поддержания» доли размножающихся самок в популяциях с различной средней экстенсивностью инвазии за счет доли не размножающихся, т. е. «тружениц» за счет «бездельниц», требует дальнейшего экспериментального изучения.

В целом мы считаем, что полученные данные свидетельствуют о наличии эффективной системы популяционной регуляции, обеспечивающей стабильность популяции при изменении экстенсивности инвазии. Поддержание относительной численности плодовитых самок независимо от экстенсивности инвазии популяции в совокупности с описанным ранее (Granovitch et al., 2009) повышением индивидуальной плодовитости самок в условиях высокой экстенсивности инвазии может компенсировать снижение паразитами репродуктивного потенциала популяции хозяина.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят администрацию Кандалакшского заповедника за поддержку многолетних наблюдений на о-ве Ряжков. Мы признательны профессору В. Я. Бергеру (ББС, ЗИН РАН) и М. Г. Левитину (МБС СПбГУ) за обеспечение возможностей работы на соответствующих стационарах; С. О. Сергиевского и Н. А. Михайлову, игравших ключевую роль в осуществлении долговременных мониторингов популяций моллюсков рода *Littorina* на Белом море, а также всех студентов, аспирантов, которые участвовали в полевых работах.

Во время работы над статьей авторы получали поддержку исследовательского гранта СПбГУ № 1.37.80.2011 и гранта РФФИ (№ 12-04-00312); ИС частично поддержана факультетским исследовательским грантом UNC Charlotte (North Karolina, USA).

Список литературы

- Галактионов К. В. 1993. Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем (опыт анализа на примере представителей семейства Microphallidae). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 190 с.
- Гранович А. И. 1996. Паразитарные системы и структура популяций паразитических организмов. Паразитология. 30 (4) : 343—356.
- Гранович А. А., Михайлова Н. А., Сергиевский С. О. 1987. Возрастные особенности зараженности популяций литоральных моллюсков *Littorina obtusata* и *L. saxatilis* партенитами трематод. Паразитология. 21 (6) : 721—729.
- Гранович А. П., Сергиевский С. О. 1990. Оценка репродуктивной структуры популяций моллюска *Littorina saxatilis* (Oliv) (Gastropoda: Prosobranchia) в Белом море. Зоол. журн. 69 (8) : 32—41.
- Гранович А. П., Горбушин А. М. 1995. Различия зараженности самцов и самок литоральных моллюсков родов *Littorina* и *Hydrobia* Кандалакшского залива Белого моря. Паразитология. 29 (3) : 167—178.
- Соколова И. М. 1995. Сезонная динамика плодовитости в популяциях литорального моллюска *Littorina saxatilis* (Oliv) на Белом море. Тр. Зоол. ин-та РАН. 264 : 78—88.

- Anderson R. M. 1982. Host-parasite population biology. In: Parasites — their world and our. Amsterdam—New York—Oxford: Elsevier Biomed. Press. 303—312.
- Antonovics J. 2009. The effect of sterilizing diseases on host abundance and distribution along environmental gradients. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sci.* 276 : 1443—1448.
- Arendt J. D., Reznick D. N. 2005. Evolution of juvenile growth rates in female guppies (*Poecilia reticulata*): predator regime or resource level? *Proc. R. Soc. B.* 272 : 333—337.
- Curtis L. A. 1996. The probability of a marine gastropod being infected by a Trematode. *Journ. Parasitol.* 82 (5) : 830—833.
- Gasser M., Kaiser M., Berrigan D., Stearns S. C. 2000. Life-history correlates of evolution under high and low adult mortality. *Evolution.* 54 : 1260—1272.
- Granovitch A. I. 1999. Parasitic systems and the structure of parasite population. *Helgoland Marine Research.* 53 : 9—18.
- Granovitch A. I., Sergievsky S. O., Sokolova I. M. 2000. Spatial and temporal variation of trematode infestation in coexisting populations of intertidal gastropods *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* in the White Sea. *Dis. Aquat. Org.* 41 : 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* (Olivi). *Int. Journ. Parasitol.* 39 : 1011—1019.
- Hughes R. N., Answer P. 1982. Growth, spawning and trematode infection of *Littorina littorea* (L.) from exposed shore in North Wales. *Journ. Moll. Stud.* 48 : 321—330.
- Hurd H. 2001. Host fecundity reduction: a strategy for damage limitation? *Trends Parasitol.* 17 : 363—368.
- Hurd H., Warr E., Polwart A. 2001. A parasite that increases host lifespan. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 268 : 1749—1753.
- Janovy J., Kutish G. W. 1988. A model encounters between host and parasite population. *Journ. Theor. Biol.* 134 : 391—401.
- Jokela J., Lively C. M. 1995. Parasites, sex, and early reproduction in a mixed population of freshwater snails. *Evolution.* 49 : 1268—1271.
- Lafferty K. D. 1993a. Effects of parasitic castration on growth, reproduction and population dynamics of the marine snail *Cerithidea californica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 96 : 229—237.
- Lafferty K. D. 1993b. The marine snail, *Cerithidea californica*, matures at smaller sizes where parasitism is high. *Oikos.* 68 : 3—11.
- Lafferty K. D., Kuris A. M. 2009. Parasitic castration: the evolution and ecology of body snatchers. *Trends in Parasitol.* 25 (12) : 564—572.
- Minchella D. J. 1985. Host life-history variation in response to parasitism. *Parasitology.* 90 : 205—216.
- Negovetich N. J., Esch G. W. 2008. Quantitative estimation of the effect of parasitic castration in a *Helisoma anseps* population using a matrix population model. *Journ. Parasitol.* 94 : 1022—1030.
- Pakala S. W., Dobson A. P. 1988. The relation between number of parasite/host and host age: population dynamic causes and maximum likelihood estimation. *Parasitology.* 96 : 197—210.
- Reid D. G. 1996. Systematics and Evolution of *Littorina*. London, The Ray Society.
- Restif O., Koella J. C. 2003. Shared control of epidemiological traits in a coevolutionary model of host-parasite interactions. *Am. Nat.* 161 : 827—835.
- Robson E. M., Williams I. C. 1970. Relationships of some species of Digenea with the marine prosobranch *Littorina littorea* (L.). 1. The occurrence of larval Digenea in *L. littorea* on the North Yorkshire coast. *Journ. Helminthol.* 44 : 153—168.
- Sokolova I. M. 1995. Influence of trematodes on the demography of *Littorina saxatilis* (Gastropoda: Prosobranchia: Littorinidae) in the White Sea. *Diseases of aquatic organisms.* 21 : 91—101.
- Sorensen R. E., Minchella D. J. 1998. Parasite influences on host life history: *Echinostoma revolutum* parasitism of *Lymnaea elodes* snails. *Oecologia.* 115 : 188—195.

TREMATODE DISTRIBUTION IN LITTORINA SAXATILIS POPULATIONS CAN
SUPPORT THE REPRODUCTIVE POTENTIAL OF THE HOST: «TOILERS»
AND «IDLERS» AMONG FEMALE PERIWINKLES

A. I. Granovitch, E. B. Yagunova, I. M. Sokolova

Key words: host-parasite interactions, host demography, *Littorina*, trematodes, parasitic castration, host reproductive potential.

SUMMARY

Co-evolution between parasites and their hosts can involve adaptations on the individual and population levels likely to be especially prominent in the systems where parasites have a direct strong impact on the hosts fitness, as is the case with castrating trematodes and their gastropod hosts. We studied populations of the rough periwinkles *Littorina saxatilis* in the White Sea infested by castrating trematodes to determine whether spatial and temporal variations in the trematode prevalence affect the demographic structure of the host population. Sex, age, reproductive status and infestation of *L. saxatilis* from 19 populations with different trematode burdens (from <1 % to 30—50 %); in two of these 19 populations (RI and KLN) a long-term monitoring over the period of 15—20 years was also performed. These analyses showed that (1) the average age of gravid females did not correlate with the trematode prevalence of the population, (2) the ratio was skewed towards females, (3) the trematode prevalence in females tended to be higher than in males, (4) the proportion of the non-infested gravid females of the younger ages classes (2—4 years) did not correlate with trematode prevalence of the population. The proportion of young non-infested females that were not reproducing («idlers») decreased significantly with increasing infestation prevalence when compared among different populations of *L. saxatilis*, but remained relatively stable within two heavily infested populations RI and KLN despite the year-to-year fluctuations of the infestation prevalence. Thus, a demographic mechanism to compensate for the parasite pressure in *L. saxatilis* populations may involve the maintenance of a relatively constant proportion of uninfected gravid female («toilers») at the expense of uninfected, but not reproducing females of fertile age («idlers»); the latter can be viewed a reproductive reserve of the population tapped into under the conditions of high infestation prevalence. This mechanism, in combination with the previously described elevated individual fecundity of females in heavily infested populations, may compensate for the parasite-induced decrease in the reproductive potential of the host population and ensure the stability of the host-parasite system.
