

Научная статья
УДК 595.122.2:594.3
doi:10.37614/2949-1185.2024.3.3.010

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОЧАГОВ ИНВАЗИИ ЛИТОРАЛЬНЫХ МОЛЛЮСКОВ ПАРТЕНИТАМИ И ЛИЧИНКАМИ ТРЕМАТОД В ГУБАХ И ЗАЛИВАХ МУРМАНСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ В МАЕ–ИЮНЕ 2021 ГОДА

Вадим Владимирович Куклин, Марина Михайловна Куклина

Мурманский морской биологический институт Российской академии наук, г. Мурманск, Россия
kuklin@mmbi.info, kuklina@mmbi.info

Аннотация

По итогам паразитологического обследования у литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792), *L. obtusata* (L., 1758), *L. littorea* (L., 1758) и *Nucella lapillus* (L., 1758) Мурманского побережья обнаружены представители 10 таксонов трематод. Повсеместно в прибрежье Мурмана встречаются личинки и партениты трематод *Microphallus pygmaeus*, *M. piriformes* и *Podocotyle atomon*. Наибольшее видовое разнообразие гельминтов отмечено в Кольском заливе и в губе Ивановская, наименьшее – в губе Дворовая. В большинстве районов Мурманского побережья условия для циркуляции отмеченных гельминтов в целом достаточно однородны. Выраженных трендов в распределении очагов заражения не отмечено. Некоторые особенности распределения экстенсивности инвазии трематодами *M. pygmaeus* и *P. atomon* характерны для моллюсков в губах Печенга и Ивановская соответственно. Вероятно, это обусловлено различной интенсивностью потоков инвазионного начала от окончательных хозяев.

Ключевые слова:

литоральные гастроподы, личинки трематод, Мурманское прибрежье

Original article

DISTRIBUTION OF TREMATODE PARTHENITE AND LARVAE THROUGHOUT OF INTERTIDAL SNAILS IN THE INLETS AND BAYS ALONG THE MURMANSK COAST ACCORDING TO DATA OF PARASITOLOGICAL STUDY IN 2021

Vadim V. Kuklin, Marina M. Kuklina

Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russia
kuklin@mmbi.info, kuklina@mmbi.info

Abstract

Species composition and geographical variation in the distribution of digenean parthenite and larvae in intertidal snails in the littoral zones along the Murmansk coast were examined. Four species of littoral gastropods (*Littorina saxatilis*, *L. obtusata*, *L. littorea* and *Nucella lapillus*) were investigated. We found 10 species of digeneans, of which 9 have marine birds as a final host. The exception was *Podocotyle atomon* which uses fish as a definitive host. Larvae of trematode *Microphallus pygmaeus*, *M. piriformes* and *Podocotyle atomon* are found everywhere on the Murmansk coast. The richest helminth fauna were recorded in the Kola Bay and in Ivanovskaya Bay, the poorest helminth fauna were recorded in Dvorovaya Bay. No pronounced trends in distribution of infection foci were noted. Trematode prevalence appears to be predominantly determined by local site condition favoring or hindering final host (birds and fishes) abundance.

Keywords:

littoral gastropods, digenean parthenite and larvae, Murmansk coast

Введение

В северных морях реализация жизненных циклов большинства гельминтов, завершающих развитие в рыбах, морских птицах и млекопитающих, происходит в биоценозах литорали и верхней сублиторали. Поэтому для детальной характеристики паразитологической ситуации в прибрежных экосистемах ключевое значение имеет анализ гельминтофауны промежуточных хозяев – литоральных и сублиторальных беспозвоночных, ведущих прикрепленный или малоподвижный образ жизни. Наличие у них личиночных стадий тех или иных паразитов, а также количественные показатели инвазии дают основания утверждать о наличии или отсутствии очагов заражения в районе проведения работ.

Многочисленные паразитологические исследования литорального макробентоса на побережье Баренцева моря (Успенская, 1963; Чубрик, 1966; Подлипаев, 1979; Galaktionov, Bustnes, 1999) показали, что

состав гельминтофауны беспозвоночных не одинаков в различных районах. Очаги инвазии на Мурмане, как правило, локализованы в губах и заливах, а таксономическое разнообразие паразитов обусловлено комплексным влиянием экологических и физико-географических условий. Кроме того, в районах с антропогенным прессом может иметь место значительная вариабельность зараженности прибрежных беспозвоночных из-за изменения среды обитания и структуры связей с другими хозяевами в цепочке жизненного цикла трематод (Bustnes, Galaktionov, 1999).

Цель настоящего исследования – изучение гельминтофауны брюхоногих моллюсков в различных районах Мурманского побережья, определение количественных показателей инвазии паразитами разных видов и выявление закономерностей в распределении очагов заражения.

Материал и методы

Исследования проведены в мае–июле 2021 г. в ходе береговых экспедиций и научного рейса НИС “Дальние Зеленцы” в нескольких районах баренцевоморского побережья Кольского полуострова – губе Печенга, Кольском заливе, губе Териберская, в районе н. п. Дальние Зеленцы, а также в губах Дворовая, Дроздовка и Ивановская. Расположение районов и точек сбора моллюсков представлено на рисунках 1, 2.

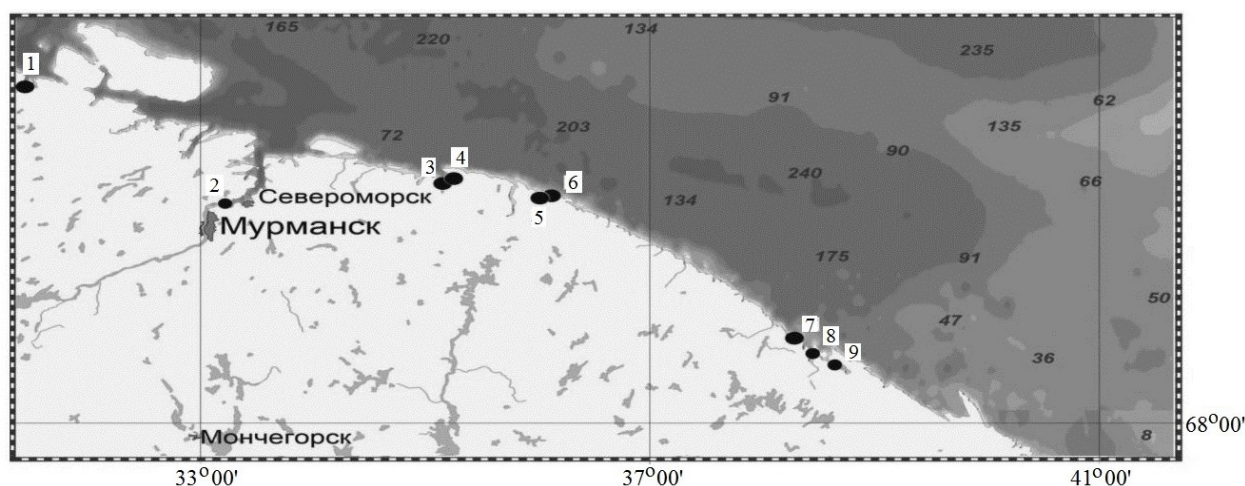


Рис. 1. Карта-схема районов проведения паразитологической съемки литоральных брюхоногих моллюсков в прибрежье Мурмана (Баренцево море) в 2021 г.:

1 – губа Печенга, 2 – Кольский залив, 3 – бухта Корабельная (Териберская губа), 4 – бухта Завалишина (Териберская губа), 5 – губа Ярнышная, 6 – губа Зеленецкая, 7 – губа Дворовая, 8 – губа Дроздовка, 9 – губа Ивановская

Fig. 1. The geographical location of the study areas on the Murmansk coast (Barents Sea), 2021:

1 – Pechenga Bay, 2 – Kola Bay, 3 – Korabelnaya Inlet (Teriberskaya Bay), 4 – Zavalishina Inlet (Teriberskaya Bay), 5 – Yarnyshnaya Bay, 6 – Zelenetskaya Bay, 7 – Dvorovaya Bay, 8 – Drozdovka Bay, 9 – Ivanovskaya Bay

Сбор материала проводился вручную в период отлива на среднем горизонте литорали с поверхности камней, грунта и водорослей. Обследовано 4147 особей гастропод: *Littorina saxatilis* (Oliv, 1792) – 3215 экз., *L. obtusata* (L., 1758) – 442 экз., *L. littorea* (L., 1758) – 391 экз. и *Nucella lapillus* (L., 1758) – 99 экз. Данные по датам сборов и количеству обследованных моллюсков в каждом районе представлены в табл. 1.

У моллюсков измеряли высоту раковины, затем их раздавливали, а внутренние органы помещали в чашку Петри и просматривали под биноклем Leica EZ4D. Определяли пол моллюска, наличие или отсутствие паразитов и в случае наличия их таксономическую принадлежность и стадии жизненного цикла. При определении трематод использовали таксономические сводки (Подлипаев, 1979; Levakin et al., 2013; Galaktionov et al., 2023).

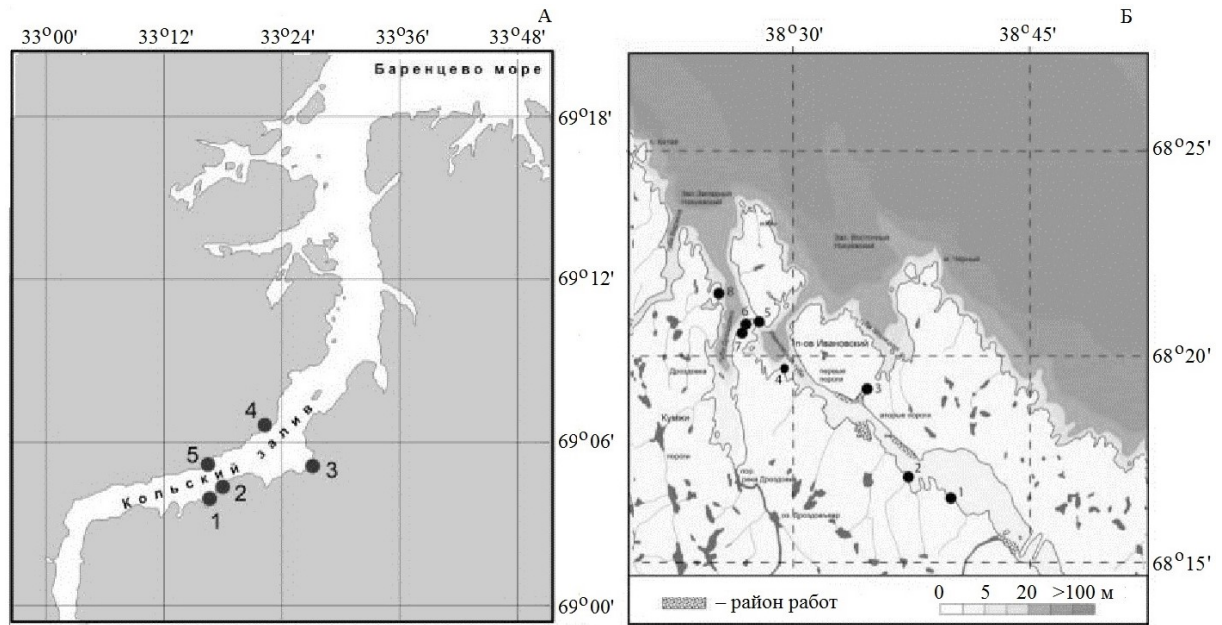


Рис. 2. Карта-схема районов проведения паразитологической съемки литоральных брюхоногих моллюсков в Кольском заливе (А: 1 – губа Грязная, 2 – губа Хлебная, 3 – губа Ваенга, 4 – губа Ретинская, 5 – губа Белокаменная) и губе Ивановская (Б) в 2021 г.

Fig. 2. The geographical location of the study areas in the Kola Bay (А: 1 – Gryaznaya Bay, 2 – Khlebnaya Bay, 3 – Vaenga Bay, 4 – Retinskaya Bay, 5 – Belokamennaya Bay) and in Ivanovskaya Bay, 2021

Объем исследованного материала в прибрежье Кольского полуострова в 2021 г., экз. Таблица 1

Sample sizes of intertidal snails collected in different regions on the Murmansk coast (Barents Sea), 2021, spec. Table 1

Район	Дата	<i>Littorina saxatilis</i>	<i>Littorina obtusata</i>	<i>Littorina littorea</i>	<i>Nucella lapillus</i>
Губа Печенга	28.05	208	13	128	2
Кольский залив:		896	388	262	–
губа Ретинская	27.05	36	91	6	–
губа Белокаменная	27.05	123	8	170	–
губа Ваенга	30.06	253	4	50	–
губа Хлебная	30.06	32	275	36	–
губа Грязная	30.06	452	10	–	–
Губа Териберская:		629	13	–	2
бухта Корабельная	28.06	365	1	–	–
бухта Завалишина	28.06	264	12	–	2
Н. п. Дальние Зеленцы:		390	3	1	1
губа Ярнышная	10.07	226	1	1	1
губа Зеленецкая	10.07	164	2	–	–
Губа Дворовая	29.07	171	1	–	25
Губа Дроздовка:		290	1	–	–
ст. 6	27.07	101	1	–	1
ст. 7	27.07	89	–	–	–
ст. 8	28.07	100	–	–	–
Губа Ивановская:		631	23	–	69
ст. 1	20.07	130	–	–	–
ст. 2	20.07	130	–	–	–
ст. 3	21.07	110	23	–	69
ст. 4	24.07	131	–	–	–
ст. 5	23.07	130	–	–	–

Рассчитывали значение экстенсивности инвазии (отношение количества моллюсков, зараженных паразитом данного вида, к общей численности моллюсков в выборке, выраженное в процентах). При статистической обработке результатов использовали методы сравнения границ доверительных интервалов экстенсивности инвазии на 5-процентном уровне значимости, рассчитанных с использованием компьютерной программы Quantitative parasitology 3.0 (Rozsa et al., 2000). Достоверность обнаруженных различий оценивали с помощью точного критерия Фишера F . Проведена оценка сходства состава гельминтофауны моллюсков в различных районах Мурманского побережья с использованием коэффициента Сёренсена:

$$K_s = \frac{2c}{a+b},$$

где a – количество видов гельминтов в первом районе, b – количество видов гельминтов во втором районе, c – количество видов, общих для первого и второго районов.

Результаты

У моллюсков обнаружены представители 10 таксонов трематод. Помимо моноинвазий, зарегистрировано 9 вариантов двойного заражения. Общая зараженность составила для *L. saxatilis* 40.03 %, *L. obtusata* 21.04 %, *L. littorea* 6.14 %, *N. lapillus* 7.07 % при следующих значениях нижней и верхней границ 95 %-ного доверительного интервала: 38.3–41.7, 17.3–25.1, 4.09–9.0, 2.9–14.0 соответственно. Состав гельминтофауны моллюсков и показатели экстенсивности инвазии представлены в табл. 2.

Таблица 2

Видовой состав и экстенсивность инвазии литоральных моллюсков в прибрежье Мурман в 2021 г., %

Table 2

Prevalence of digeneans in the intertidal snails on the Murmansk coast (Barents Sea), 2021, %

Вид паразита	Стадия паразита	<i>Littorina saxatilis</i>	<i>Littorina obtusata</i>	<i>Littorina littorea</i>	<i>Nucella lapillus</i>
<i>Microphallus pygmaeus</i> (Levensen, 1881)	Метацеркарии	24.73 (23.2–26.3)	12.90 (9.9–16.4)	4.35 (2.6–6.9)	–
<i>Microphallus piriformes</i> (Odhner, 1905)	Метацеркарии	9.08 (8.1–10.1)	6.79 (4.6–9.5)	–	–
<i>Microphallus pseudopygmaeus</i> (Galaktionov, 2009)	Метацеркарии	0.69 (0.4–1.0)	0.23 (0.0–1.3)	–	–
<i>Himasthla</i> sp.	Редии с церкариями	0.59 (0.4–0.9)	–	–	–
<i>Cryptocotyle lingua</i> (Creplin, 1825)	Редии с церкариями	0.40 (0.2–0.7)	–	1.28 (0.4–3.0)	–
<i>Renicola parvicaudatus</i> (Stunkard, Shaw, 1931)	Спороцисты с церкариями	0.22 (0.1–0.4)	0.23 (0.0–1.3)	–	7.07 (2.9–14.0)
<i>Parvatrema homoeotecnium</i> (James, 1964)	Редии с церкариями	0.81 (0.5–1.2)	0.23 (0.0–1.3)	–	–
<i>Paramonostomum chabaudi</i> (Van Strydonck, 1965)	Редии с церкариями	0.09 (0.0–0.3)	–	–	–
<i>Parapronocephalum symmetricum</i> (Belopolskaya, 1952)	Метацеркарии	0.03 (0.0–0.2)	–	–	–
<i>Podocotyle atomon</i> (Rudolphi, 1802) Odhner, 1905	Спороцисты с церкариями	2.77 (2.2–3.4)	0.46 (0.1–1.6)	0.26 (0.0–1.4)	–
<i>Himasthla</i> sp. + <i>M. pygmaeus</i>	–	0.28 (0.1–0.5)	–	–	–
<i>Himasthla</i> sp. + <i>M. piriformes</i>	–	–	0.23 (0.0–1.3)	–	–

Окончание табл. 2

Вид паразита	Стадия паразита	<i>Littorina saxatilis</i>	<i>Littorina obtusata</i>	<i>Littorina littorea</i>	<i>Nucella lapillus</i>
<i>P. atomon</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	0.12 (0.0–0.3)	–	–	–
<i>R. parvicaudatus</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	0.06 (0.0–0.2)	–	–	–
<i>C. lingua</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	0.03 (0.0–0.2)	–	–	–
<i>P. homoeotecnum</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	0.03 (0.0–0.2)	–	–	–
<i>M. pseudopygmaeus</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	0.03 (0.0–0.2)	–	0.26 (0.0–1.4)	–
<i>P. atomon</i> + <i>M. piriformes</i>	–	0.03 (0.0–0.2)	–	–	–
<i>P. homoeotecnum</i> + <i>M. piriformes</i>	–	0.03 (0.0–0.2)	–	–	–

ПРИМЕЧАНИЕ. Здесь и в таблицах 4–6: в скобках приведены значения нижней и верхней границ 95 %-го доверительного интервала.

Из числа обнаруженных трематод лишь *P. atomon* завершает свое развитие в рыбах, для остальных окончательными хозяевами служат морские птицы. Наибольшее видовое разнообразие трематод отмечено у гастропод в Кольском заливе и губе Ивановская, наименьшее – в губе Дворовая. Повсеместно в прибрежье Мурмана встречаются личинки и партениты трех видов трематод (табл. 3).

Таблица 3

Встречаемость личинок трематод у брюхоногих моллюсков в прибрежье Мурмана в 2021 г.

Table 3

Occurrence of trematode larvae in different species of intertidal snails in different areas of the Murmansk coast (Barents Sea), 2021

Трематоды	Районы						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>M. pygmaeus</i>	1	1, 2, 3	1, 2	1, 2, 3	1	1	1, 2
<i>M. piriformes</i>	1, 2	1, 2	1	1	1	1	1, 2
<i>M. pseudopygmaeus</i>	1	1, 2	1	1	–	–	1
<i>Himasthla</i> sp.	–	1	1	1	–	1	1
<i>C. lingua</i>	–	1, 3	–	–	–	–	1
<i>R. parvicaudatus</i>	1	2	1	4	4	–	1, 4
<i>P. homoeotecnum</i>	–	1	–	1	–	1	1, 2
<i>P. chabaudi</i>	–	1	–	–	–	–	–
<i>P. symmetricum</i>	–	–	–	–	–	1	–
<i>P. atomon</i>	1, 2	1, 3	1	1	1	1	1, 2
<i>Himasthla</i> sp. + <i>M. pygmaeus</i>	–	1	–	1	–	1	1
<i>Himasthla</i> sp. + <i>M. piriformes</i>	–	2	–	–	–	–	–
<i>P. atomon</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	–	–	1	–	1	1
<i>R. parvicaudatus</i> + <i>M. pygmaeus</i>	1	–	–	1	–	–	–
<i>C. lingua</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	1	–	–	–	–	–
<i>P. homoeotecnum</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	–	–	1	–	–	–
<i>M. pseudopygmaeus</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	3	–	1	–	–	–
<i>P. atomon</i> + <i>M. piriformes</i>	–	–	–	–	–	1	–
<i>P. homoeotecnum</i> + <i>M. piriformes</i>	–	–	–	1	–	–	–

ПРИМЕЧАНИЕ. Здесь и в табл. 6: I – губа Печенга, II – Кольский залив, III – губа Териберская, IV – губы Ярнышная и Зеленецкая, V – губа Дворовая, VI – губа Дроздовка, VII – губа Ивановская. Моллюски: 1 – *L. saxatilis*, 2 – *L. obtusata*, 3 – *L. littorea*, 4 – *N. lapillus*.

Выраженных географических трендов в динамике состава трематодофауны моллюсков выявлено не было.

Количественная оценка показала довольно высокую степень сходства фауны паразитов моллюсков в разных районах побережья Кольского полуострова. Значение коэффициента Сёренсена варьировало от 0.60 до 0.94.

Анализ отличий инвазии между самцами и самками показал, что у *N. lapillus* заражение трематодами характерно только для самок. Более высокая инвазия зарегистрирована у самок *L. saxatilis* по сравнению с самцами. У остальных видов статистически значимых отличий в заражении разных полов не обнаружено (рис. 3).

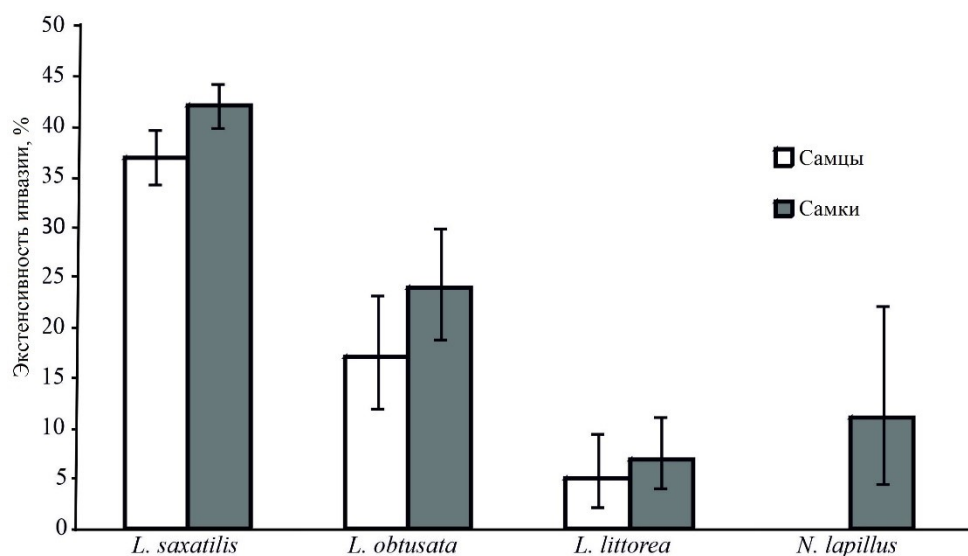


Рис. 3. Общая зараженность парthenитами и личинками трематод у самок и самцов брюхоногих моллюсков в прибрежье Мурмана в 2021 г.

Fig. 3. Total infestation by digeneans in females and males of intertidal snails on the Murmansk coast (Barents Sea), 2021

***Littorina saxatilis*.** Наиболее массовым и повсеместно встречающимся был вид *L. saxatilis*. Поэтому паразитофауна этих гастропод требует более детального анализа.

Помимо общих данных по зараженности, представленных в таблицах 2, 3 и на рис. 3, у *L. saxatilis* были изучены особенности инвазии моллюсков разных размерных классов, а также географические аспекты заражения различными видами трематод.

Результаты изучения зараженности трематодами в шести размерных классах *L. saxatilis* представлены в табл. 4. Обращают на себя внимание невысокие значения экстенсивности инвазии и низкое видовое разнообразие гельминтофауны у моллюсков с высотой раковины менее 6.0 мм. Наибольшее количество вариантов заражения (включая двойные инвазии) отмечено в размерных классах 12.1–14.0 мм, 10.1–12.0 мм и 8.1–10.0 мм – по 13. Статистически достоверные отличия в зараженности моллюсков различными видами трематод регистрировались редко и касались в основном двух-трех отдельных размерных классов (в частности, инвазии *L. saxatilis* из классов 10.1–12.0 мм и 8.1–10.0 мм по сравнению с инвазией в классах 6.1–8.0 мм и менее 6.0 мм). Необходимо отметить, что наибольшее количество вариантов двойных инвазий характерно для размерного класса 12.1–14.0 мм – 5, а наибольшее количество моллюсков с двойной инвазией для размерного класса 10.1–12.0 мм – 7 экз.

При анализе инвазии самцов и самок *L. saxatilis* в прибрежье Мурмана установлено, что, помимо уже упомянутой более высокой общей зараженности самок (рис. 3), статистически достоверные

отличия значений экстенсивности инвазии характерны для заражения моллюсков личинками *Parvatrema homoeotecnium* (выше у самцов) и *P. atomon* (выше у самок) (табл. 5). Один вариант моноинвазии и шесть случаев двойного заражения отмечены у моллюсков одного пола, но практически все эти находки были единичными.

Таблица 4

Видовой состав и экстенсивность инвазии в различных размерных классах *Littorina saxatilis* в прибрежье Мурмана в 2021 г., %

Table 4

Composition and prevalence of digeneans in various size classes of the periwinkle *Littorina saxatilis* on the Murmansk coast (Barents Sea), 2021, %

Виды паразитов	Размерные классы (высота раковины), мм					
	> 14.0 <i>n</i> = 87	12.1–14.0 <i>n</i> = 341	10.1–12.0 <i>n</i> = 955	8.1–10.0 <i>n</i> = 1266	6.1–8.0 <i>n</i> = 491	≤ 6.0 <i>n</i> = 75
<i>M. pygmaeus</i>	24.14 (15.6–34.5)	24.34 (19.9–29.3)	28.06 (25.2–31.0)	26.07 (23.7–28.6)	17.72 (14.4–21.4)	8.00 (3.0–16.6)
<i>M. piriformes</i>	3.45 (0.7–9.7)	7.04 (4.6–10.3)	6.49 (5.0–8.2)	10.11 (8.5–11.9)	13.65 (10.7–17.0)	10.66 (4.7–19.9)
<i>M. pseudopygmaeus</i>	2.30 (0.3–8.1)	1.76 (0.6–3.8)	0.63 (0.2–1.4)	0.63 (0.3–1.2)	–	–
<i>Himasthla</i> sp.	2.30 (0.3–8.1)	1.76 (0.6–3.8)	0.84 (0.4–1.6)	0.24 (0.0–0.7)	–	–
<i>C. lingua</i>	2.30 (0.3–8.1)	0.88 (0.2–2.5)	0.52 (0.2–1.2)	0.24 (0.0–0.7)	–	–
<i>R. parvicaudatus</i>	–	0.59 (0.1–2.1)	0.42 (0.1–1.1)	0.08 (0.0–0.4)	–	–
<i>P. homoeotecnium</i>	1.15 (0.0–6.2)	0.29 (0.0–1.6)	0.52 (0.2–1.2)	0.87 (0.4–1.5)	1.63 (0.7–3.2)	–
<i>P. chabaudi</i>	–	–	0.21 (0.0–0.8)	0.08 (0.0–0.4)	–	–
<i>P. symmetricum</i>	–	–	–	0.08 (0.0–0.4)	–	–
<i>P. atomon</i>	1.15 (0.0–6.2)	2.93 (1.4–5.2)	3.66 (2.6–5.1)	3.00 (2.1–4.1)	1.02 (0.3–2.4)	–
<i>Himasthla</i> sp. + <i>M. pygmaeus</i>	2.30 (0.3–8.1)	0.29 (0.0–1.6)	0.42 (0.1–1.1)	0.16 (0.0–0.6)	–	–
<i>P. atomon</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	0.29 (0.0–1.6)	0.10 (0.0–0.6)	0.08 (0.0–0.4)	0.20 (0.0–1.1)	–
<i>R. parvicaudatus</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	–	0.10 (0.0–0.6)	0.08 (0.0–0.4)	–	–
<i>C. lingua</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	–	0.10 (0.0–0.6)	–	–	–
<i>P. homoeotecnium</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	0.29 (0.0–1.6)	–	–	–	–
<i>M. pseudopygmaeus</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	0.29 (0.0–1.6)	–	–	–	–
<i>P. atomon</i> + <i>M. piriformes</i>	–	0.29 (0.0–1.6)	–	–	–	–
<i>P. homoeotecnium</i> + <i>M. piriformes</i>	1.15 (0.0–6.2)	–	–	–	–	–
Всего	40.23 (29.9–51.3)	41.06 (35.8–46.5)	42.09 (38.9–45.3)	41.71 (39.0–44.5)	34.22 (30.0–38.6)	18.67 (10.6–29.3)

Таблица 5

Экстенсивность инвазии партенитами и личинками трематод у самок и самцов *Littorina saxatilis* в прибрежье Мурмана в 2021 г., %

Table 5

Prevalence of digeneans in females and males of the periwinkle *Littorina saxatilis* on the Murmansk coast (Barents Sea), 2021, %

Виды паразитов	Самцы, n = 1292	Самки, n = 1923
<i>M. pygmaeus</i>	22.60 (20.3–25.0)	26.16 (24.2–28.2)
<i>M. piriformes</i>	8.98 (7.5–10.7)	9.15 (7.9–10.5)
<i>M. pseudopygmaeus</i>	0.74 (0.3–1.6)	0.83 (0.5–1.3)
<i>Himasthla</i> sp.	0.74 (0.3–1.6)	0.68 (0.4–1.2)
<i>C. lingua</i>	0.31 (0.1–0.8)	0.47 (0.2–0.9)
<i>R. parvicaudatus</i>	0.61 (0.2–1.4)	0.10 (0–0.4)
<i>P. homoeotecnum</i>	1.63 (1.0–2.5)	0.26 (0.1–0.6)
<i>P. chabaudi</i>	0.15 (0–0.6)	0.05 (0–0.3)
<i>P. symmetricum</i>	0.08 (0–0.4)	–
<i>P. atomon</i>	1.47 (0.9–2.3)	3.64 (2.8–4.6)
<i>Himasthla</i> sp. + <i>M. pygmaeus</i>	0.23 (0–0.7)	0.31 (0.1–0.7)
<i>P. atomon</i> + <i>M. pygmaeus</i>	0.08 (0–0.4)	0.16 (0–0.5)
<i>R. parvicaudatus</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	0.10 (0–0.4)
<i>C. lingua</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	0.05 (0–0.3)
<i>P. homoeotecnum</i> + <i>M. pygmaeus</i>	0.08 (0–0.4)	–
<i>M. pseudopygmaeus</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	0.05 (0–0.3)
<i>P. atomon</i> + <i>M. piriformes</i>	0.08 (0–0.4)	–
<i>P. homoeotecnum</i> + <i>M. piriformes</i>	–	0.05 (0–0.3)

Данные о видовом составе паразитофауны *L. saxatilis* и показатели экстенсивности инвазии в разных районах представлены в табл. 6. Наибольшее разнообразие гельминтов отмечено в Кольском заливе и губе Ивановская, наименьшее – в губе Дворовая. В то же время наивысшее значение общей экстенсивности инвазии и максимальное количество двойных инвазий зарегистрировано в прибрежье н. п. Дальние Зеленцы, в губах Териберская и Дворовая моллюсков с двойным заражением не обнаружено.

Таблица 6

Экстенсивность инвазии *Littorina saxatilis* личинками и партенитами трематод в разных районах прибрежья Мурмана в 2021 г., %

Table 6

Prevalence of digeneans in the periwinkle *Littorina saxatilis* in various areas of the Murmansk coast (Barents Sea), 2021, %

Трематоды	Районы						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>M. pygmaeus</i>	2.40 (0.8–5.5)	28.57 (25.6–31.7)	9.54 (7.4–12.1)	64.87 (59.9–69.6)	25.15 (18.8–32.3)	29.31 (24.1–34.9)	14.74 (12.1–17.7)
<i>M. piriformes</i>	23.56 (18.0–29.9)	16.29 (13.9–18.9)	2.70 (1.6–4.3)	3.59 (2.0–5.9)	0.58 (0–3.2)	4.48 (2.4–7.5)	8.24 (6.2–10.7)
<i>M. pseudopygmaeus</i>	0.48 (0–2.6)	1.12 (0.5–2.0)	0.95 (0.4–2.1)	1.03 (0.3–2.6)	–	–	0.16 (0–0.9)
<i>Himasthla</i> sp.	–	0.56 (0.2–1.3)	0.64 (0.2–1.6)	1.28 (0.4–3.0)	–	0.69 (0.1–2.5)	0.48 (0.1–1.4)
<i>C. lingua</i>	–	1.12 (0.5–2.0)	–	–	–	–	0.48 (0.1–1.4)
<i>R. parvicaudatus</i>	0.48 (0–2.6)	–	0.64 (0.2–1.6)	–	–	–	0.32 (0–1.1)
<i>P. homoeotecnum</i>	–	0.22 (0–0.8)	–	0.77 (0.2–2.2)	–	3.45 (1.7–6.2)	1.74 (0.9–3.1)

Окончание табл. 6

Трематоды	Районы						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>P. chabaudi</i>	–	0.33 (0.1–1.0)	–	–	–	–	–
<i>P. symmetricum</i>	–	–	–	–	–	0.34 (0–1.9)	–
<i>P. atomon</i>	0.48 (0–2.6)	1.56 (0.9–2.6)	1.12 (0.4–2.3)	1.54 (0.6–3.3)	0.58 (0–3.2)	1.38 (0.4–3.5)	8.87 (6.8–11.4)
<i>Himasthla</i> sp. + <i>M. pygmaeus</i>	–	0.45 (0.1–1.1)	–	0.77 (0.2–2.2)	–	0.34 (0–1.9)	0.16 (0–0.9)
<i>P. atomon</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	–	–	0.51 (0.1–1.8)	–	0.34 (0–1.9)	0.16 (0–0.9)
<i>R. parvicaudatus</i> + <i>M. pygmaeus</i>	0.48 (0–2.6)	–	–	0.26 (0–1.4)	–	–	–
<i>C. lingua</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	0.11 (0–0.6)	–	–	–	–	–
<i>P. homoeotecnium</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	–	–	0.26 (0–1.4)	–	–	–
<i>M. pseudopygmaeus</i> + <i>M. pygmaeus</i>	–	–	–	0.26 (0–1.4)	–	–	–
<i>P. atomon</i> + <i>M. piriformes</i>	–	–	–	–	–	0.34 (0–1.9)	–
<i>P. homoeotecnium</i> + <i>M. piriformes</i>	–	–	–	0.26 (0–1.4)	–	–	–
Всего	27.88 (21.9–34.5)	50.33 (47.0–53.7)	15.58 (12.8–18.7)	75.38 (70.8–79.6)	26.32 (19.9–33.6)	40.69 (35.0–46.6)	35.34 (31.6–39.2)

Обсуждение

Детальный анализ зараженности моллюсков разных видов провести сложно из-за несопоставимости объемов выборок и отсутствия некоторых видов в отдельных районах (табл. 1). Можно отметить наличие инвазии *M. pygmaeus* и *P. atomon* у всех видов моллюсков рода *Littorina*. При этом *M. pseudopygmaeus*, обладающий широкой специфичностью к промежуточным хозяевам (Галактионов, 2009), не был отмечен у *L. littorea*. Этот же вид моллюсков оказался свободным от заражения *R. parvicaudatus*. Примечательно, что на Мурмане инвазия *L. littorea* рениколидами не отмечалась и ранее (Чубрик, 1966; Подлипаев, 1979), хотя находки *R. parvicaudatus* (главным образом под названием *R. roscovita*) у этих моллюсков описаны на Белом (Зеликман, 1966) и Балтийском (Lauckner, 1984) морях, а также на западном (Pohley, 1976; Controls ..., 2008) и восточном (Werdning, 1969; Lauckner, 1980; Overview ..., 2023) побережье Северной Атлантики. Вероятно, отсутствие инвазии *L. littorea* рениколидами и другими редкими видами трематод связано с разреженностью их популяции. На открытых участках в прибрежье Мурмана эти моллюски практически не встречаются, а в губах и заливах их численность обычно не превышает 2–3 особей на 1 м² (Кузнецов, 1960).

Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что в большинстве районов прибрежья Мурмана условия для реализации жизненных циклов трематод, использующих в качестве промежуточных хозяев литоральных гастропод (прежде всего *L. saxatilis*), достаточно однородны. Об этом свидетельствуют высокие значения коэффициентов сходства фаун, а также небольшое количество видов с локальной встречаемостью. Выявленные отличия в разнообразии трематодофауны моллюсков в различных районах (табл. 3), скорее всего, объясняются разным объемом выборок и особенностями распределения окончательных хозяев гельминтов.

В этой связи заслуживает внимания низкая зараженность *L. saxatilis* в губе Печенга трематодой *M. pygmaeus*, для которой характерен 2-хозяинный жизненный цикл [окончательные хозяева – морские утки рода *Somateria* (Leach, 1819)], а влияние абиотических факторов на успешность их циркуляции ограничено. Вероятно, основной причиной незначительной инвазии моллюсков можно считать невысокую численность окончательных хозяев. Для губы Печенга характерен ряд признаков,

неблагоприятных для пребывания гаг (распределение и недостаток пищевых ресурсов; небольшое количество участков на побережье, пригодных для гнездования; высокий уровень антропогенного пресса). Поэтому численность уток в губе Печенга (особенно в летний период) обычно невелика (Иваненко, 2013). Соответственно, поток инвазионного начала в период активной циркуляции гельминтов тоже незначителен. Невысокой численностью окончательных хозяев (прежде всего обыкновенных гаг из-за фактора беспокойства) (Гурба, 2023), вероятнее всего, объясняется и низкая зараженность моллюсков в губе Териберская.

В качестве другой отличительной особенности инвазии моллюсков следует указать относительно высокую зараженность гастропод в губе Ивановская *P. atomon*. Возможно, это объясняется тем, что указанная губа относится к водоемам «ковшового» типа, у которых затруднен водообмен с внешней акваторией. Гидрологическая изоляция нарастает от устья к кутовой части, что способствует стабильности состояния литоральных экосистем губы (Бобков и др., 2010) и облегчает контакты между окончательными и первыми промежуточными хозяевами. Кроме того, высокая зараженность литторин в губе Ивановская трематодами *P. atomon* может быть связана и с наличием здесь постоянной популяции реликтовой формы трески (Макеев, 2016), которая играет роль окончательных хозяев для этих гельминтов и обеспечивает стабильный поток инвазионного начала (яиц трематод).

Слабая зараженность *L. saxatilis* младших размерных классов и отсутствие значимых различий в показателях экстенсивности инвазии (и общей, и отдельными видами) у остальных (табл. 5) объясняется, видимо, влиянием нескольких причин. С одной стороны, по мере увеличения возраста хозяина растет и вероятность его контакта с инвазионным началом паразитов. С другой, заражение многими видами трематод в ряде случаев может приводить к замедлению темпов роста моллюсков (Mouritsen et al., 1999; Горбушин, 2000), вызывать их паразитарную кастрацию (Lauckner, 1980; Галактионов, 1993) и даже гибель при совокупном воздействии неблагоприятных условий внешней среды (Сергиевский и др., 1986; Галактионов, 1993). В итоге определенная доля литторин либо не достигает более крупных размеров, либо элиминирует. Возможно, эти факторы в определенной степени уравнивают друг друга, что и нашло отражение в результатах исследований.

Полученные данные об особенностях инвазии самцов и самок моллюсков (особенно в случаях обобщения данных по всем видам паразитов и популяциям моллюсков) следует интерпретировать с большой осторожностью. Для корректной трактовки таких показателей необходимо учитывать многолетнюю динамику биотических и абиотических условий в каждом районе, фактор элиминации моллюсков (особенно зимой и ранней весной), эффект «накопления» инвазии по мере изменения возрастного состава популяций и т. д. (Галактионов, 1985, 1993; Гранович, Горбушин, 1995). Эти нюансы невозможно учесть в формате единовременных сборов. Однако некоторые установленные факты в отношении *L. saxatilis* заслуживают рассмотрения.

Достоверные отличия в общей зараженности между самцами и самками обнаружены только в губе Ивановская (экстенсивность инвазии самцов – 27.68 %, самок – 39.56 %). При анализе общей зараженности в размерных классах статистически значимые различия отмечены лишь в классе 8.1–10.0 мм (экстенсивность инвазии самцов – 36.95 %, самок – 45.29 %). Кроме того, в размерном классе 12.1–14.0 мм различия зарегистрированы при инвазии *M. piriformes* (экстенсивность инвазии самцов – 15.96 %, самок – 3.64 %). По большинству других параметров инвазии различий между моллюсками разных полов не найдено. Достоверность отличий в общей зараженности (табл. 4), а также в инвазии редкими видами (*P. homoeotectum* и *P. atomon*), скорее всего, объясняется «накопительным эффектом» при суммировании незначительных разниц в экстенсивности инвазии в отдельных районах. Большинство локальных особенностей заражения самцов и самок нивелируется при макромасштабном анализе на уровне региона.

Заключение

По итогам паразитологической съемки, проведенной в 2021 г. в губах и заливах Мурмана, у литоральных гастропод обнаружены представители 10 таксонов трематод. Для состава паразитофауны и показателей инвазии выявлена определенная пространственная изменчивость на

региональном уровне, но явных географических трендов в распределении инвазии не обнаружено. Различия в зараженности самцов и самок выражены незначительно и касаются отдельных размерных классов или редко встречающихся видов трематод. Для моллюсков *L. saxatilis* из младших возрастных групп характерны низкое видовое разнообразие гельминтов и невысокие значения экстенсивности инвазии, но во всех остальных классах значимых отличий по этим показателям не обнаружено. С учетом однотипного характера литорали в точках сбора, незначительного влияния прибойности и штормовых волн, определяющую роль в формировании состава трематодофауны и степени зараженности моллюсков в губах и заливах играет, по-видимому, наличие и обилие окончательных хозяев (как источников инвазионного начала).

Работа выполнена по теме «Экология, физиология и паразитология птиц Арктического бассейна в условиях климатических и антропогенных трансформаций среды обитания» (№ госрегистрации 124013000721-1) в рамках государственного задания ММБИ РАН.

Список литературы

1. Бобков А. А., Стрелков П. П., Ильина А. Н. Приливная изменчивость океанологических условий сублиторали губы Ивановской // Вестн. СПбГУ. 2010. Сер. 7: Геология, география. Вып. 1. С. 86–99. URL: http://vestnik.unipress.ru/pdf10/s07/s07v1_10_S.pdf
2. Галактионов К. В. Зараженность самцов и самок моллюсков рода *Littorina* (Gastropoda, Prosobranchia) партенитами трематод на побережье Баренцева моря // Паразитология. 1985. Т. 19, № 3. С. 213–219. URL: https://www.zin.ru/Journals/parazitologiya/content/1985/prz_1985_3_8_Galaktionov.pdf
3. Галактионов К. В. Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем (опыт анализа на примере представителей семейства Microphallidae). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1993. 198 с.
4. Галактионов К. В. Описание марит и определение статуса вида *Microphallus pseudopygmaeus* sp. nov. (Trematoda: Microphallidae) // Паразитология. 2009. Т. 43, № 4. С. 289–299. URL: https://www.zin.ru/Journals/parazitologiya/content/2009/prz_2009_4_2_Galaktionov.pdf
5. Горбушин А. М. Сравнительный морфофункциональный анализ взаимоотношений в системе моллюски–трематоды // Паразитология. 2000. Т. 34, № 6. С. 502–514. URL: https://www.zin.ru/Journals/parazitologiya/content/2000/prz_2000_6_5_Gorbushin.pdf
6. Гранович А. И., Горбушин А. М. Различия зараженности самцов и самок литоральных моллюсков родов *Littorina* и *Hydrobia* Кандалакшского залива Белого моря партенитами трематод // Паразитология. 1995. Т. 29, № 3. С. 167–178. URL: https://www.zin.ru/Journals/parazitologiya/content/1995/prz_1995_3_4_Granovich.pdf
7. Гурба А. Н. Результаты орнитологических наблюдений в ходе береговых экспедиций ММБИ РАН в 2021–2022 годах // Тр. Кольского науч. центра РАН. Сер. Естественные и гуманитарные науки. 2023. Т. 2, № 3. С. 26–33. DOI: 10.37614/2949-1185.2023.2.3.004
8. Зеликман Э. А. Некоторые эколого-паразитологические связи на литорали северной части Кандалакшского залива // Жизненные циклы паразитических животных северных морей. Л.: Наука, 1966. С. 7–77.
9. Иваненко Н. Ю. Орнитофауна Западного Мурмана на примере губы Печенга и Айновых Островов // Птицы северных и южных морей России: фауна, экология. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2013. С. 64–102.
10. Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 332 с.
11. Макеенко Г. А. Генетическая изменчивость атлантической трески (*Gadus morhua* L.) на северо-востоке ареала. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2016. 22 с.
12. Подлипаев С. А. Партениты и личинки трематод литоральных моллюсков Восточного Мурмана // Экологическая и экспериментальная паразитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. С. 47–101.
13. Сергиевский С. О., Гранович А. И., Михайлова Н. А. Влияние трематодной инвазии на выживаемость моллюсков *Littorina obtusata* (L.) и *L. saxatilis* (Oliv.) в условиях экстремально низкой солености // Паразитология. 1986. Т. 20, № 3. С. 202–207. URL: https://www.zin.ru/Journals/parazitologiya/content/1986/prz_1986_3_6_Sergievskey.pdf

14. Успенская А. В. Паразитофауна бентических ракообразных Баренцева моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 128 с.
15. Чубрик Г. К. Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей // Жизненные циклы паразитических животных северных морей. Л.: Наука, 1966. С. 78–159.
16. Bustnes J. O., Galaktionov K. Antropogenic influences on the infestation of intertidal gastropods by seabird trematode larvae on the Southern Barents sea coast // Mar. Biol. 1999. Vol. 133. P. 449–453. DOI: 10.1007/s002270050484
17. Controls of spatial variation in the prevalence of trematode parasites infecting a marine snail / J. E. Byers, A. M. H. Blakeslee, E. Linder, A. B. Cooper, T. J. Maguire // Ecology. 2008. Vol. 89, iss. 2. P. 439–451. DOI: 10.1890/06-1036.1
18. Galaktionov K. V., Bustnes J. O. Distribution patterns of marine bird digenean larvae in periwinkles along the southern coast of the Barents Sea // Diseases of aquatic organisms. 1999. Vol. 37, iss. 3. P. 221–230. DOI: 10.3354/dao037221
19. Lauckner G. Diseases of Mollusca: Gastropoda // Diseases of marine animals / O. Kinne (Ed.). New York: Wiley and Sons Publ., 1980. Vol. 1. General aspects, protozoa to gastropoda. P. 311–424.
20. Lauckner G. Brackish-water submergence of the common periwinkle, *Littorina littorea*, and its digenean parasites in the Baltic Sea and in the Kattegat // Helgoländer Meeresuntersuchungen. 1984. Vol. 37, iss. 1. P. 177–184. DOI: 10.1007/BF01989302
21. Levakin I. A., Nikolaev K. E., Galaktionov K. V. Long-term variation in trematode (Trematoda, Digenea) component communities associated with intertidal gastropods is linked to abundance of final hosts // Hydrobiologia. 2013. Vol. 706, iss. 1. P. 103–118. DOI: 10.1007/s10750-012-1267-x
22. Mouritsen K. N., Gorbushin A., Jensen K. T. Influence of trematode infection on *in situ* growth rates of *Littorina littorea* // J. Mar. Biol. Ass. UK. 1999. Vol. 79, iss. 3. P. 425–430. DOI: 10.1017/S002531549800054X
23. Overview of renicolid digeneans (Digenea, Rencolidae) from marine gulls of northern Holarctic with remarks on their species statuses, phylogeny and phylogeography / K. V. Galaktionov, A. I. Solovyeva, A. M. H. Blakeslee, K. Skirnisson // Parasitology. 2023. Vol. 150, iss. 1. P. 55–77. DOI: 10.1017/S0031182022001500
24. Pohley W. J. Relationships among three species of *Littorina* and their larval digenea // Mar. Biol. 1976. Vol. 37, iss. 2. P. 179–186. DOI: 10.1007/BF00389127
25. Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of hosts // J. Parasitology. 2000. Vol. 86, iss. 2. P. 228–232.
26. Werding B. Morphologie, Entwicklung und Ökologie digener Trematoden-Larven der Strandschnecke *Littorina littorea* // Mar. Biol. 1969. Vol. 3, iss. 4. P. 306–333. DOI: 10.1007/BF00698861

References

1. Bobkov A. A., Strelkov P. P., Il'ina A. N. Prilivnaya izmenchivost' okeanologicheskikh usloviy sublitorali guby Ivanovskoy [Tidal variability of oceanological conditions of submarine landscapes on sublittoral of the Inlet Ivanovskaya]. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Seriya 7: Geologiya, Geografiya* [Bull. St. Petersburg State University. Series 7: Geology, Geography], 2010, No. 1, pp. 86–99 (In Russ.). Available at: http://vestnik.unipress.ru/pdf10/s07/s07v1_10_S.pdf
2. Galaktionov K. V. Zarazhennost' samtsov i samok mollyuskov roda *Littorina* (Gastropoda, Prosobranchia) partenitami trematod na poberezh'e Barentseva morya [The infection of males and females of molluscs of the genus *Littorina* (Gastropoda, Prosobranchia) with parthenites of trematodes in the Barents Sea coastal waters]. *Parazitologia* [Parasitology], 1985, Vol. 19, No. 3, pp. 213–219 (In Russ.). Available at: https://www.zin.ru/Journals/parazitologiya/content/1985/prz_1985_3_8_Galaktionov.pdf
3. Galaktionov K. V. *Zhiznennyye tsikly trematod kak komponenty ekosistem (opyt analiza na primere predstaviteley semeystva Microphallidae)* [Digenean life cycles as a components of ecosystems (an attempt of analysis by example of representatives of family Microphallidae)]. Apatity, Publ. KSC RAS, 1993, 198 p. (In Russ.).

4. Galaktionov K. V. Opisanie marit i opredelenie statusa vida *Microphallus pseudopygmaeus* sp. nov. (Trematoda: Microphallidae) [Description of the maritae and determination of the species status of *Microphallus pseudopygmaeus* sp. nov. (Trematoda: Microphallidae)]. *Parazitologia* [Parasitology], 2009, Vol. 43, No. 4, pp. 289–299 (In Russ.). Available at: https://www.zin.ru/Journals/parazitologiya/content/2009/prz_2009_4_2_Galaktionov.pdf
5. Gorbushin A. M. Sravnitel'nyy morfofunktsional'nyy analiz vzaimootnosheniy v sisteme mollyuski–trematody [Comparative morphofunctional analysis of the gastropod–trematode interactions]. *Parazitologia* [Parasitology], 2000, Vol. 34, No. 4, pp. 502–514 (In Russ.). Available at: https://www.zin.ru/Journals/parazitologiya/content/2000/prz_2000_6_5_Gorbushin.pdf
6. Granovich A. I., Gorbushin A. M. Razlichiya zarazhennosti samtsov i samok litoral'nykh mollyuskov rodov *Littorina* i *Hydrobia* Kandalakshskogo zaliva Belogo morya partenitami trematod [Differences in the trematode parthenite infection rate in males and females of the littoral snail genera *Littorina* and *Hydrobia* in the Kandalaksha Bay of White Sea]. *Parazitologia* [Parasitology], 1995, Vol. 29, No. 3, pp. 167–178 (In Russ.). Available at: https://www.zin.ru/Journals/parazitologiya/content/1995/prz_1995_3_4_Granovich.pdf
7. Gurba A. N. Rezul'taty ornitologicheskikh nablyudeniy v khode beregovykh ekspeditsiy MMBI RAN v 2021–2022 godax [The results of ornithological observation during coastal expedition of the MMBI RAS in 2021–2022]. *Trudy Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN. Seriya: Estestvennye i humanitarnye nauki* [Transactions of the Kola Science Centre of the RAS. Series: Natural Sciences and Humanities], 2023, Vol. 2, No. 3, pp. 26–33 (In Russ.). DOI: 10.37614/2949-1185.2023.2.3.004
8. Zelikman E. A. Nekotorye ekologo-parazitologicheskie svyazi na litorali severnoy chasti Kandalakshskogo zaliva [Some ecological and parasitological interconnections in the littoral zone of the northern part of the Kandalaksha gulf]. *Zhiznennyye tsikly paraziticheskikh zhivotnykh severnykh morey* [Life cycles of parasitic worms from Northern seas]. Leningrad, Nauka, 1966, pp. 7–77 (In Russ.).
9. Ivanenko N. Yu. Ornitofauna Zapadnogo Murmana na primere guby Pechenga i Aynovykh ostrovov [Avifauna of West Murman by the example of Pechenga Bay and Islands of Ainov]. *Ptitsy severnykh i yuzhnykh morey Rossii: fauna, ekologiya* [Birds of northern and southern Russian seas: fauna, ecology]. Apatity, Publ. KSC RAS, 2013, pp. 64–102 (In Russ.).
10. Kuznetsov V. V. *Beloe more i biologicheskie osobennosti ego flory i fauny* [The White Sea and the biological peculiarities of its flora and fauna]. Moscow, Leningrad, Publ. of Academy of Science USSR, 1960, 332 p. (In Russ.).
11. Makeenko G. A. *Geneticheskaya izmenchivost' atlanticheskoy treski (Gadus morhua L.) na severo-vostoke areala. Avtoref. kand. biol. nauk* [Genetic variability of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in the northeast of the areal: PhD Thesis]. Moscow, 2016. 22 p. (In Russ.).
12. Podlipaev S. A. Partenity i lichinki trematod litoral'nykh mollyuskov Vostochnogo Murmana [Trematode parthenitae and larvae in the intertidal molluscs of the Eastern Murman]. *Ekologicheskaya i eksperimental'naya parazitologiya* [Ecological and Experimental Parasitology]. Leningrad, Publ. Leningrad State University, 1979, pp. 47–101 (In Russ.).
13. Sergievsky S. O., Granovich A. I., Mikhailova N. A. Vliyanie trematodnoy invazii na vyzhivaemost' mollyuskov *Littorina obtusata* (L.) i *L. saxatilis* (Olivi) v usloviyakh ekstremal'no nizkoy solenosti [Effect of trematode infection on the survival of periwinkles *Littorina obtusata* and *L. saxatilis* under the conditions of extremely low salinity]. *Parazitologia* [Parasitology], 1986, Vol. 20, No. 3, pp. 202–207 (In Russ.). Available at: https://www.zin.ru/Journals/parazitologiya/content/1986/prz_1986_3_6_Sergievsky.pdf
14. Uspenskaya A. V. *Parazitofauna benticheskikh rakoobraznykh Barentseva morya* [Parasitic fauna of benthic crustaceans of the Barents Sea]. Moscow, Leningrad, Publ. of Academy of Science USSR, 1963, 128 p. (In Russ.).
15. Chubrik G. K. Fauna i ekologiya lichinok trematod iz mollyuskov Barentseva i Belogo morey [Fauna and ecology of trematode larvae from molluscs of the Barents and White Seas]. *Zhiznennyye tsikly paraziticheskikh zhivotnykh severnykh morey* [Life cycles of parasitic worms from northern seas]. Leningrad, Nauka, 1966, pp. 78–159 (In Russ.).

16. Bustnes J. O., Galaktionov K. Antropogenic influences on the infestation of intertidal gastropods by seabird trematode larvae on the Southern Barents Sea coast. *Mar. Biol.*, 1999, Vol. 133, pp. 449–453. DOI: 10.1007/s002270050484
17. Byers J. E., Blakeslee A. M. H., Linder E., Cooper A. B., Maguire T. J. Controls of spatial variation in the prevalence of trematode parasites infecting a marine snail. *Ecology*, 2008. Vol. 89, iss. 2, pp. 439–451. DOI: 10.1890/06-1036.1
18. Galaktionov K. V., Bustnes J. O. Distribution patterns of marine bird digenean larvae in periwinkles along the southern coast of the Barents Sea. *Diseases of aquatic organisms*, 1999, Vol. 37, iss. 3, pp. 221–230. DOI: 10.3354/dao037221
19. Lauckner G. Diseases of Mollusca: Gastropoda. *Diseases of marine animals*. O. Kinne (Ed.). New York: Wiley and Sons Publ., 1980, Vol. 1. General aspects, protozoa to gastropoda, pp. 311–424.
20. Lauckner G. Brackish-water submergence of the common periwinkle, *Littorina littorea*, and its digenean parasites in the Baltic Sea and in the Kattegat. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 1984, Vol. 37, iss. 1, pp. 177–184. DOI: 10.1007/BF01989302
21. Levakin I. A., Nikolaev K. E., Galaktionov K. V. Long-term variation in trematode (Trematoda, Digenea) component communities associated with intertidal gastropods is linked to abundance of final hosts. *Hydrobiologia*, 2013, Vol. 706, iss. 1, pp. 103–118. DOI: 10.1007/s10750-012-1267-x
22. Mouritsen K. N., Gorbushin A., Jensen K. T. Influence of trematode infection on *in situ* growth rates of *Littorina littorea*. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 1999, Vol. 79, iss. 3, pp. 425–430. DOI: 10.1017/S002531549800054X
23. Galaktionov K. V., Solovyeva A. I., Blakeslee A. M. H., Skirnisson K. Overview of renicolid digeneans (Digenea, Renicolidae) from marine gulls of northern Holarctic with remarks on their species statuses, phylogeny and phylogeography. *Parasitology*, 2023, Vol. 150, iss. 1, pp. 55–77. DOI: 10.1017/S0031182022001500
24. Pohley W. J. Relationships among three species of *Littorina* and their larval digenea. *Mar. Biol.*, 1976, Vol. 37, iss. 2, pp. 179–186. DOI: 10.1007/BF00389127
25. Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of hosts. *J. Parasitology*, 2000, Vol. 86, iss. 2, pp. 228–232.
26. Werding B. Morphologie, Entwicklung und Ökologie digener Trematoden-Larven der Strandschnecke *Littorina littorea*. *Mar. Biol.*, 1969, Vol. 3, iss. 4, pp. 306–333. DOI: 10.1007/BF00698861

Информация об авторах

Вадим Владимирович Куклин – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник,
<https://orcid.org/0000-0002-7517-2056>

Марина Михайловна Куклина – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник,
<https://orcid.org/0000-0003-3293-6383>

Information about the authors

Vadim V. Kuklin – PhD (Biology), Leading Researcher, <https://orcid.org/0000-0002-7517-2056>

Marina M. Kuklina – PhD (Biology), Leading Researcher, <https://orcid.org/0000-0003-3293-6383>

Статья поступила в редакцию 20.03.2024; одобрена после рецензирования 25.03.2024; принята к публикации 08.04.2024.
The article was submitted 20.03.2024; approved after reviewing 25.03.2024; accepted for publication 08.04.2024.