

УДК 576.895.122.2 : 594.37

**ЗАРАЖЕННОСТЬ ПАРТЕНИТАМИ ТРЕМАТОД  
И ВОЗДЕЙСТВИЕ ПАРАЗИТОВ НА ФОРМУ РАКОВИНЫ  
БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ *LITTORINA SAXATILIS*:  
АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ, ОБИТАЮЩИХ НА СКАЛИСТОЙ ЛИТОРАЛИ  
БЕЛОГО МОРЯ**

© М. В. Калибердина, А. И. Гранович

Показана существенная неравномерность распределения экстенсивности инвазии литоральных гастропод *Littorina saxatilis* трематодами *Microphallus piriformes* и *M. pygmaeus*, в зависимости от степени прибойности и зональности местообитаний моллюсков на скалистой литорали. На фоне изменчивости формы раковины литторин, коррелирующей с типом местообитания, выявлены характерные изменения формы раковины моллюсков, зараженных трематодами. На статистическом уровне обнаружены особенности формы раковины моллюсков-хозяев, связанные с паразитированием разных видов трематод.

Трематоды способны оказывать влияние на различные стороны жизнедеятельности моллюсков-хозяев (Гинецинская, 1968; Lauckner, 1980; Cheng, Snyder, 1982; Moore, 1984, и др.). Раковина моллюсков, как своеобразная «регистрирующая» структура, может отражать влияние паразитов в изменениях своих морфометрических характеристик. В этом случае партениты трематод изменяют не просто скорость, но характер роста моллюсков-хозяев. Случаи подобного воздействия паразитов отмечались ранее для различных систем моллюски—партениты трематод (Rothschild, 1936; Rothschild, Rothschild, 1939; Cheng, 1967; Sturrock, Sturrock, 1971). Яркий пример такого влияния трематод — существенная деформация раковин у моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*, обитающих на каменистой литорали Белого моря и зараженных микрофаллидами группы «*pygmaeus*» (Панова и др., 1999).

Изменчивость формы раковины моллюсков определяется совокупным влиянием различных экологических факторов. В этом смысле воздействие паразитирующих в них трематод должно рассматриваться как пусть весьма специфический, но всего лишь один из ряда факторов, определяющих особенности морфометрических параметров раковины. Форма раковины моллюсков характеризуется значительной внутривидовой пластичностью. Популяции, обитающие в различных условиях среды, могут иметь генетически обусловленные различия в морфометрических характеристиках раковины (Charman, 1995; Johannesson, Johannesson, 1996), по-видимому, являющиеся результатом действия длительного отбора.

Цель данного исследования — анализ видового состава трематод, распределения зараженности в популяциях литторин и влияния паразитов на форму раковины моллюсков-хозяев, обитающих в условиях контрастного гидродинамического (прибойность) и водно-воздушного (зональность) режима скалистого типа литорали.

Исследования распределения трематод в популяциях литторин на Белом море неоднократно проводились ранее (Сергиевский и др., 1984; Михайлова и др., 1988; Гранович и др., 1987; Granovitch e. a., 2000, и др.). Именно анализ этих систем

послужил основой для важных заключений об особенностях взаимодействий паразит—хозяин на популяционном уровне. Однако все опубликованные данные касаются зараженности литторин на каменистом типе литорали. В то же время условия обитания литторин на скалистой литорали позволяют более однозначно трактовать воздействие таких важных факторов среды, как степень прибойности и водно-воздушный режим местообитаний, на различные популяционные и индивидуальные характеристики моллюсков, в том числе и на форму раковины. Следует подчеркнуть также, что изучение особенностей зараженности литторин на скалистой литорали Белого моря ранее не проводилось.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа была проведена в июле—августе 2000 г. на Морской биологической станции СпбГУ (о. Средний, губа Чупа Кандалакского залива Белого моря). Материал для исследований был собран на трех островах — луда Виченная, луда Высокая и о. Боршовец. На каждом из островов сбор литторин производили на участках скалистой литорали с контрастным гидродинамическим режимом. Скалы с интенсивной гидродинамикой, расположенные на мористой оконечности изученных островов, мы будем в дальнейшем называть прибойными местообитаниями *L. saxatilis*, а скалы, находящиеся в закрытой части островов, — затишными. Местонахождение шести изученных поселений *L. saxatilis* приведено на рис. 1.

Все исследованные поселения можно считать изолированными, несмотря на то что поселения 1, 2 (луда Виченная), 3, 4 (луда Высокая) и 5, 6 (о. Боршовец) находятся недалеко друг от друга в пределах каждого из перечисленных островов. Важной особенностью *L. saxatilis* является яйцеживорождение. В жизненном цикле этих литторин нет стадии свободноплавающей личинки, выполняющей расселительную функцию. Самки отрождают уже вполне сформировавшуюся молодь (Матвеева, 1974). Моллюски не отличаются заметной подвижностью, их перемещения ограничены пределами конкретного поселения (Матвеева, 1974). Было показано, что поселения, удаленные друг от друга хотя бы на 10 м, можно считать генетически изолированными (Janson, 1982). Исходя из всего этого, изученные поселения *L. saxatilis* следует рассматривать как обособленные популяции.

На всех скалах сбор *L. saxatilis* производили вручную во время отлива в верхнем и нижнем горизонтах литорали. В верхнем горизонте сбор моллюсков осуществляли с поверхности скалы и из щелей вблизи границы распространения *L. saxatilis*. В нижнем горизонте литторин собирали у основания скалы. В лаборатории всех отобранных *L. saxatilis* измеряли, фиксируя 6 параметров раковины: высоту, диаметр последнего оборота (ширину раковины), диаметр двух предыдущих оборотов, высоту и ширину устья по схеме, описанной в работе Кларке и др. (Clarke e. a., 1999). Измерение раковины *L. saxatilis* проводили под биноклем МБИ-9 с помощью окуляр-микрометра с точностью до 0.1 мм. При этом моллюсков жестко фиксировали, ориентируя их раковину так, чтобы плоскость устья была расположена горизонтально. После проведения измерений моллюсков вскрывали и определяли зараженность партенитами трематод, вид паразитов и стадию их зрелости.

На основе полученных для каждого моллюска параметров раковины подсчитаны 5 индексов, описывающих ее форму: а)  $W$  — отношение диаметров двух предпоследних оборотов раковины, характеризует скорость расширения оборотов в «старой» части раковины (Raup, 1966); б)  $ShO$  — отношение высоты устья к его ширине описывает форму устья; в)  $Pt$  — диаметр последнего оборота, отнесенный к высоте раковины, характеризует степень вытянутости раковины; г)  $RoO$  — отношение диаметра предпоследнего оборота и диаметра последнего оборота характеризует скорость расширения недавно сформированных оборотов раковины; д)  $ReO$  — отношение половины диаметра последнего оборота к ширине устья характеризует соотношение размеров раковины и устья.



Рис. 1. Карта-схема расположения исследованных популяций *Littorina saxatilis* в устьевой части губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря.

Точки сбора (1—6): светлые кружки — места, подверженные воздействию прилива; темные кружки — места, защищенные от прямого воздействия волн.

Fig. 1. Position of the study sites within the region of Chupa Inlet (Kandalaksha Bay, White Sea).

Данные по эктенсивности инвазии *L. saxatilis* были проанализированы с использованием критерия  $\chi^2$  (Урбах, 1963) и лог-линейного анализа. В результате получена картина распределения отдельных видов паразитов и общей зараженности. Анализ влияния на форму раковины *L. saxatilis* абиотических факторов среды и зараженности различными видами партенит трематод проводили с использованием факторного анализа с последующим многофакторным дисперсионным анализом (MANOVA) факторных оценок. В этих расчетах использовались данные по литторинам, чья высота раковины составляет 6—9 мм. Предварительный анализ показал, что при использовании моллюсков этой размерной группы проявление аллометрических зависимостей незначительно. Для того чтобы избежать влияния различий между изучаемыми островами на результаты анализа, оценку влияния зараженности трематодами и абиотических факторов среды на форму раковины *L. saxatilis* проводили для каждого острова в отдельности, сравнивая данные по незараженным особям с каждой группой зараженных моллюсков по следующей схеме.

1. По средним значениям индексов формы раковины (W, ShO, Pr, PoO, ReO) проводился факторный анализ. На основе полученных факторных оценок формулировалась гипотеза о связи факторов, выявленных в ходе анализа, с зараженностью или другими факторами окружающей среды.

2. Факторный анализ по индивидуальным (для каждого моллюска) значениям индексов (W, ShO, Pr, PoO, ReO). Оценка связи факторных оценок с зараженностью,

прибойностью местообитания и горизонтом литорали с помощью многофакторных дисперсионных анализов (подтверждение гипотезы).

3. Анализ изменчивости значений индексов формы раковины в зависимости от тех факторов, которые с ними связаны статистически значимо.

4. Выводы и описание изменения формы раковины моллюсков.

Факторные анализы проводили только для выборок с численностями более 5 шт. В связи с этим проведение факторного анализа по данным с луды Высокой оказалось невозможным. Максимальное количество выделяемых факторов в факторных анализах составляло 3, порог значимости 0.05, применялось вращение факторов по методу Варимакса.

Перед проведением любого дисперсионного анализа анализируемое распределение проверяли на соответствие нормальному с помощью критерия  $\chi^2$  (Урбах, 1963). Кроме того, проводили проверку на гомогенность дисперсий анализируемого распределения с помощью тестов Кокрана, Хартли и Бартлетта. Попарные сравнения средних значений проводили с использованием Таки-теста для выборок с неравным объемом и  $t$ -критерия Стьюдента (Урбах, 1963). Во всех статистических анализах использовался 95 %-ый уровень значимости (если не указано иначе). Проведение факторных, многофакторных дисперсионных и лог-линейного анализов осуществляли с использованием статистического пакета Statistika v5.5. Всего в исследованиях были использованы данные по 1273 особям *L. saxatilis*.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### 1. Распределение трематод в исследованных популяциях *L. saxatilis*

В исследованном материале обнаружены следующие виды трематод: *Podocotyle atomon* (Rudolphi, 1802) (сем. Opencolidae), *Cryptocotyle lingua* (Creplin, 1825) (сем. Heterophyidae), *Renicola* sp. Podlipaev, 1976 (сем. Rencolidae), *Himasthla* sp. Podlipaev, 1976 (сем. Echinostomatidae), а также представители видового комплекса «pygmaeus» (сем. Microphallidae) — *Microphallus piriformes* (Odhner, 1905), *M. pygmaeus* (Levinsen, 1881), *M. pseudopygmaeus* Galaktionov, 1980. Общая экстенсивность инвазии и частоты встречаемости отдельных видов паразитов представлены в табл. 1.

Во всех изученных поселениях наиболее часто встречаются *M. piriformes* (0.66—52.97 %) и *M. pygmaeus* (1.13—27.16 %). *M. pseudopygmaeus* и виды, в жизненном цикле которых присутствует фаза свободной церкарии, встречаются значительно реже и не во всех местообитаниях. Частота встречаемости двойных заражений также достаточно низка (0.66—2.04 %) и отмечена не во всех поселениях *L. saxatilis*.

Лог-линейный анализ по факторам «прибойность», «горизонт» и «остров» показал существенную неравномерность общей зараженности популяций *L. saxatilis* партенитами трематод в различных местообитаниях. Во-первых, на всех трех изученных островах отмечается статистически значимая связь степени прибойности и значений общей зараженности моллюсков паразитами (табл. 2, А). При этом общая зараженность в прибойном местообитании ниже, чем в затишном: на луде Виченная —  $\chi^2 = 124.74$ ,  $p < 0.0001$ ; на луде Высокая —  $\chi^2 = 13.2$ ,  $p = 0.0003$ ; на о. Боршовец —  $\chi^2 = 67.09$ ,  $p < 0.0001$  (рис. 2).

Во-вторых, в местах с повышенной гидродинамикой зараженность *L. saxatilis* верхней и нижней зоны литорали не различается (результаты лог-линейного анализа; табл. 2, Б). Попарное сравнение значений инвазии на верхнем и нижнем горизонтах прибойных местообитаний также не выявляет значимых различий (на луде Виченная —  $\chi^2 = 0.2$ ,  $p = 0.66$ ; на луде Высокая —  $\chi^2 = 0.47$ ,  $p = 0.49$ ; на о. Боршовец —  $\chi^2 = 3.07$ ,  $p = 0.08$ ) (рис. 2).

В-третьих, в затишных местообитаниях, наоборот, наблюдаются существенные различия зараженности *L. saxatilis* верхнего и нижнего горизонтов, причем их характер не одинаков на разных островах (табл. 2, Б). Сравнение значений общей экстен-

Таблица 1

Экстенсивность инвазии (%) популяций *Littorina saxatilis* трематодами на скалистой литорали трех о-вов Кандалакшского залива Белого моря

Table 1. Infection prevalence (%) of *Littorina saxatilis* populations on the rocky shores of Kandalaksha Bay, White Sea

Остров	Место обитания	Горизонт	Общий объем выборки, N	<i>Microphallus piriformes</i>	<i>Microphallus pugnatus</i>	<i>Microphallus pseudopugnatus</i>
Луда Виченная	Прибойное	Верхний	177	5.08	1.13	1.13
		Нижний	151	0.66		1.99
	Затишное	Верхний	185	52.97	2.16	
		Нижний	196	6.63	16.33	1.53
Луда Высокая	Прибойное	Верхний	66	1.52		3.03
		Нижний	69	2.9		2.9
	Затишное	Верхний	70	5.71	2.86	
		Нижний	67	11.94	11.94	
О. Боршовец	Прибойное	Верхний	65			
		Нижний	65	1.54	1.54	
	Затишное	Верхний	81	35.8	7.41	1.23
		Нижний	81	6.17	27.16	1.23

Таблица 1 (продолжение)

Остров	Незрелые спороцисты	<i>Renicola</i> sp.	<i>Podocotyle atomon</i>	<i>Cryptocotyle lingua</i>	<i>Himastla</i> sp.	Двойные заражения (суммарно)	Общая зараженность
Луда Виченная	0.56						7.91
	0.66	1.99	0.66			0.66	6.62
	0.54		0.54			1.62	57.84
	3.06		2.04	1.02		2.04	32.65
Луда Высокая	3.03	1.52				1.52	10.61
	1.45						7.25
	4.29		1.43				14.29
	5.97	2.99		1.49	1.49	1.49	37.31
О. Боршовец			1.54				0
	2.47		1.23			1.23	4.62
	1.23		2.47			1.23	49.38

сивности инвазии литторин в этих местах показало, что в верхнем горизонте луды Виченная общая зараженность партенитами трематод значимо выше, чем в нижнем ( $\chi^2 = 24.4$ ,  $p < 0.0001$ ). На о. Боршовец наблюдается аналогичная тенденция, но различия в значениях общей зараженности на разных горизонтах не подтверждаются статистически ( $\chi^2 = 1.6$ ,  $p = 0.21$ ). В противоположность этому, на луде Высокая зараженность *L. saxatilis* паразитами в верхнем горизонте значимо ниже, чем в нижнем ( $\chi^2 = 9.54$ ,  $p = 0.002$ ) (рис. 2).

Величина общей зараженности популяций *L. saxatilis* в значительной степени определяется экстенсивностью инвазии двух видов микрофаллид — *M. piriformes* и *M. pugnatus*. Лог-линейный анализ показал, что на всех изученных островах частота встречаемости *M. piriformes* различается в местах с различной прибойностью (табл. 3, А): в местах с активным воздействием волн *M. piriformes* отмечается значительно реже, чем в затишных (0.66—5.11 и 5.71—52.97 % соответственно,  $p < 0.0001$ ) (рис. 2).

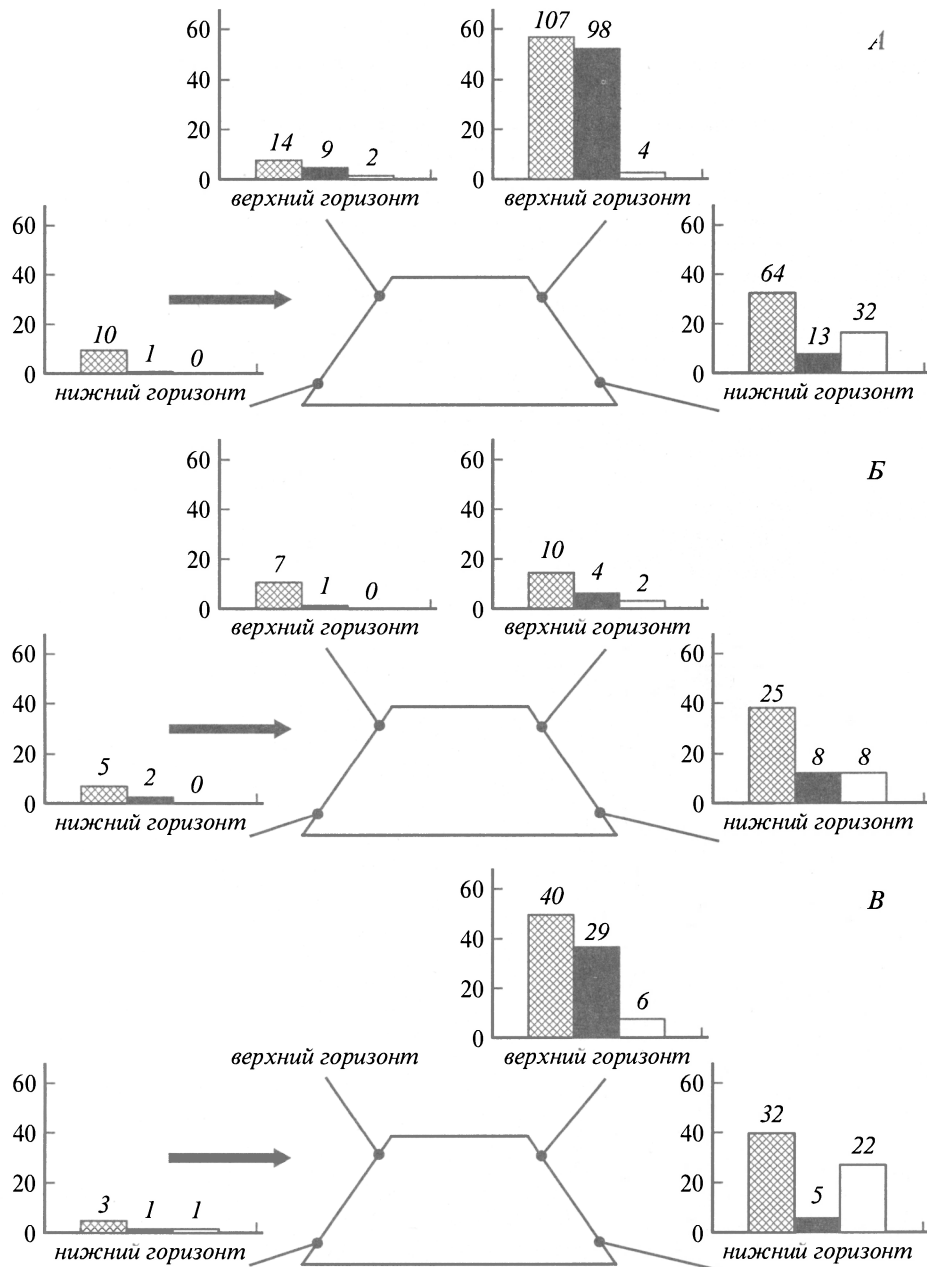


Рис. 2. Общая зараженность (заштрихованные столбцы), экстенсивность инвазии трематодами *Microphallus piriformes* (темные столбцы) и *M. pygmaeus* (светлые столбцы) в поселениях *Littorina saxatilis* на луге Виченной (А), луге Высокой (Б) и о. Боршовец (В).

По оси ординат — доля зараженных *L. saxatilis*, %; стрелки — прибойное местообитание; числа над столбцами — количество зараженных моллюсков. На о. Боршовец (В) заражение моллюсков партенитами трематод в верхнем горизонте отсутствует.

Fig. 2. General infection (gray), *Microphallus piriformes* (black) and *M. pygmaeus* (white) prevalences of the populations of *Littorina saxatilis* at three islands.

Таблица 2

Оценка неравномерности общей экстенсивности инвазии  
в изученных популяциях *Littorina saxatilis* (данные лог-линейных анализов)

Table 2. Test of homogeneity of general infection prevalence of *Littorina saxatilis* populations (log-linear analysis data)

А. Взаимодействие факторов	Луда Виченная		Луда Высокая		О. Боршовец	
	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p
Зараженность + «прибойность»	136.48	<i>0.00000</i>	13.16	<i>0.00029</i>	78.11	<i>0.00000</i>
Зараженность + «горизонт»	12.99	<i>0.00031</i>	4.24	<i>0.04</i>	0.44	0.51
Б. Взаимодействие факторов	Прибойное местообитание		Затишное местообитание			
	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p		
Зараженность + «остров»	5.35	0.07	17.1	<i>0.00019</i>		
Зараженность + «горизонт»	0.05	0.82	9.32	<i>0.00227</i>		

Примечание. Здесь и в табл. 3: А — результаты анализов по факторам «прибойность» и «горизонт» для разных островов; Б — результаты анализов по факторам «остров» и «горизонт» для поселений *L. saxatilis* с контрастной прибойностью. Статистически значимые величины «p» выделены курсивом.

В прибойных местообитаниях не выявляется зональных особенностей в распределении частот встречаемости *M. piriformes* (табл. 3, Б), за исключением луды Виченной, где показано превышение зараженности литторин этим паразитом в верхней части литорали ( $\chi^2 = 5.39$ ,  $p = 0.02$ ) (рис. 2). Наоборот, в местах, закрытых от действия прибоя, по данным лог-линейного анализа, фактор «горизонт» достоверно связан с частотой встречаемости *M. piriformes* (табл. 3, Б). *L. saxatilis* из верхнего горизонта

Таблица 3

Оценка неравномерности экстенсивности инвазии популяций *L. saxatilis* трематодами  
*M. piriformes* и *M. pygmaeus* (данные лог-линейного анализа)

Table 3. Test of homogeneity of infection prevalence of *Littorina saxatilis* populations of the trematodes *M. piriformes* and *M. pygmaeus* (log-linear analysis data)

А. Взаимодействие факторов	Луда Виченная		Луда Высокая		О. Боршовец	
	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p
Зараженность + «прибойность»	<i>M. piriformes</i>					
	96.38	<i>0.0000</i>	5.19	<i>0.023</i>	32.27	<i>0.0000</i>
Зараженность + «горизонт»	<i>M. pygmaeus</i>					
	89.33	<i>0.0000</i>	1.59	0.207	17.44	<i>0.0000</i>
Зараженность + «прибойность»	<i>M. pygmaeus</i>					
	30.73	<i>0.0000</i>	9.98	<i>0.0016</i>	24.77	<i>0.0000</i>
Зараженность + «горизонт»	<i>M. pygmaeus</i>					
	20.54	<i>0.0000</i>	3.28	0.0703	10.95	<i>0.0009</i>
Б. Взаимодействие факторов	Прибойное местообитание		Затишное местообитание			
	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p		
Зараженность + «остров»	<i>M. piriformes</i>					
	1.29	0.53	25.91	<i>0.0000</i>		
Зараженность + «горизонт»	<i>M. pygmaeus</i>					
	1.78	0.18	99.35	<i>0.0000</i>		
Зараженность + «остров»	<i>M. pygmaeus</i>					
	0.45	0.8	8.63	<i>0.013</i>		
Зараженность + «горизонт»	<i>M. pygmaeus</i>					
	0.1	0.75	38.06	<i>0.0000</i>		

Таблица 4

Различия в экстенсивности инвазии *Microphallus piriformes* и *M. pygmaeus* в изученных биотопах трех островов

Table 4. Comparison of infection prevalences of *Littorina saxatilis* populations at exposed and sheltered shores and at high and low shore levels of the trematodes *M. piriformes* and *M. pygmaeus*

Остров	Местообитание	Горизонт	Различия в частоте встречаемости <i>Microphallus piriformes</i> и <i>M. pygmaeus</i> , $\chi^2$ и уровень значимости
Луда Виченная	Прибойное	Верхний	<i>M. piriformes</i> > <i>M. pygmaeus</i> , $\chi^2 = 4.6$ , $p = 0.03$
		Нижний	<i>M. piriformes</i> = <i>M. pygmaeus</i> , $\chi^2 = 1$ , $p = 0.32$
	Затишное	Верхний	<i>M. piriformes</i> > <i>M. pygmaeus</i> , $\chi^2 = 119.6$ , $p = 0.0000$
		Нижний	<i>M. piriformes</i> < <i>M. pygmaeus</i> , $\chi^2 = 9.06$ , $p = 0.003$
Луда Высокая	Прибойное	Верхний	<i>M. piriformes</i> = <i>M. pygmaeus</i> , $\chi^2 = 1.01$ , $p = 0.32$
		Нижний	<i>M. piriformes</i> = <i>M. pygmaeus</i> , $\chi^2 = 2.03$ , $p = 0.15$
	Затишное	Верхний	<i>M. piriformes</i> = <i>M. pygmaeus</i> , $\chi^2 = 0.7$ , $p = 0.40$
		Нижний	<i>M. piriformes</i> = <i>M. pygmaeus</i> , $\chi^2 = 0$ , $p = 1.00$
О. Боршовец	Прибойное	Верхний	Заражение моллюсков партенитами трематод отсутствует
		Нижний	<i>M. piriformes</i> = <i>M. pygmaeus</i> , $\chi^2 = 0$ , $p = 1.00$
	Затишное	Верхний	<i>M. piriformes</i> > <i>M. pygmaeus</i> , $\chi^2 = 19.28$ , $p = 0.0000$
		Нижний	<i>M. piriformes</i> < <i>M. pygmaeus</i> , $\chi^2 = 12.84$ , $p = 0.0003$

Примечание. Знак «>» или «<» — частота встречаемости *Microphallus piriformes* в данном местообитании достоверно выше или соответственно ниже, чем *M. pygmaeus*; знак «=» — различия в значениях частот встречаемости этих двух видов статистически не значимы.

сильнее заражены *M. piriformes* на луде Виченной и на о. Боршовец ( $\chi^2 = 98.99$ ,  $p < 0.0001$  и  $\chi^2 = 21.44$ ,  $p < 0.0001$  соответственно). На луде Высокая различий в частоте встречаемости *M. piriformes* в зависимости от вертикального распределения хозяев не наблюдается (табл. 3, А; рис. 2).

Для *M. pygmaeus* также характерны различия в частоте встречаемости в прибойном и затишном местообитаниях (табл. 3, А), причем в последнем частота встречаемости значительно выше (0—1.54 и 2.16—27.16 % соответственно).

На всех трех островах в местах, характеризующихся сильным воздействием прибоя, *M. pygmaeus*, как и *M. piriformes*, встречается редко. Результаты лог-линейного анализа подтверждают существование неравномерности в распределении *M. pygmaeus* в затишных местообитаниях в зависимости от зональности места сбора (горизонта) (табл. 3, Б). Во всех точках зараженность литторин *M. pygmaeus* в нижнем горизонте достоверно выше, чем в верхнем (луда Виченная —  $\chi^2 = 22.32$ ,  $p < 0.0001$ ; о. Боршовец —  $\chi^2 = 11.05$ ,  $p = 0.0009$ ; луда Высокая —  $\chi^2 = 4.17$ ,  $p = 0.04$ ). Таким образом, изменение частот встречаемости двух наиболее распространенных видов трематод в местах, защищенных от действия прибоя, имеет противоположный характер. Доля *M. piriformes* уменьшается в нижних горизонтах литорали по сравнению с верхними, а доля *M. pygmaeus*, наоборот, увеличивается (рис. 2).

Сравнение зараженности литторин трематодами *M. piriformes* и *M. pygmaeus* в пределах каждого отдельного поселения *L. saxatilis* представлено в табл. 4. Данные свидетельствуют, что на о. Боршовец и луде Виченная в прибойном местообитании частота встречаемости *M. piriformes* и *M. pygmaeus* практически одинакова и, как было показано выше, достаточно низка по сравнению с затишным местообитанием. В верхнем горизонте литорали, закрытой от действия прибоя, доля *M. piriformes* выше, чем *M. pygmaeus*. В нижнем горизонте, наоборот, процент заражений *M. piriformes* уменьшается, а доля *M. pygmaeus* возрастает. На луде Высокая различий в частотах встречаемости этих двух видов рода *Microphallus* не отмечается.



## 2. Влияние зараженности партенитами трематод на форму раковины *L. saxatilis*

Анализ связи морфометрических характеристик и зараженности трематодами проведен только для популяций *L. saxatilis* с луды Виченная и о. Боршовец в связи с небольшим количеством зараженных моллюсков на луде Высокая. В ходе факторного анализа по средним значениям индексов было выделено 3 фактора. Первый фактор наиболее тесно связан с гидродинамическими особенностями местообитания (прибойностью), второй, по-видимому, описывает изменчивость формы, связанную с положением места сбора на литорали (горизонтом), а третий связан с зараженностью моллюсков *M. piriformes* (рис. 3). На обоих островах первый фактор оказывает значимое влияние на индексы W и Pr, а второй — на индекс ShO (табл. 5, левая часть). Третий фактор определяет изменчивость индексов PoO и ReO у моллюсков с луды Виченная. В отличие от этого указанные индексы связаны с первым фактором в популяциях *L. saxatilis* о. Боршовец.

Результат факторного анализа индивидуальных (для каждой особи) значений индексов в целом не отличается от результата анализа по их средним значениям (табл. 5, правая часть). Отметим, однако, что анализ данных по луде Виченная «меняет местами» факторы 2 и 3. Кроме того, выявляется существенная связь индекса ReO с 3-им фактором по данным с о. Боршовец.

С помощью ряда дисперсионных анализов, в которых оценивалось влияние «прибойности», «горизонта» и «зараженности *M. piriformes*» на полученные для каждой особи по каждому фактору значения, удалось подтвердить нашу гипотезу о природе

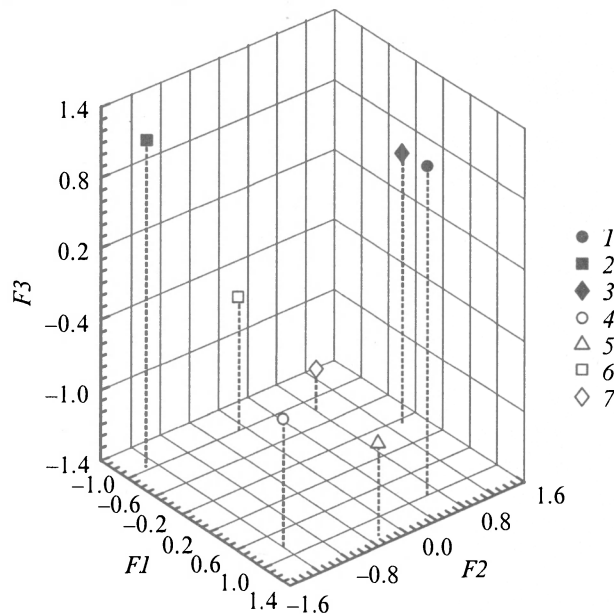


Рис.3. Распределение групп зараженных трематодами *Microphallus piriformes* и не зараженных *Littorina saxatilis* в пространстве трех факторов (F1, F2, F3) (данные по популяциям *Littorina saxatilis* луды Виченная).

Светлые символы — незараженные моллюски; темные символы — зараженные моллюски. 1, 4, 5 — прибойное местообитание; 2, 3, 6, 7 — закрытое от действия волн. 1, 2, 4, 6 — верхняя часть литорали; 3, 5, 7 — нижняя часть литорали. Данные по зараженным моллюскам, собранным в нижнем горизонте прибойного местообитания из анализа исключены в связи с малой численностью (менее 5 шт.).

Fig. 3. Distribution of the groups of infected and uninfected *Littorina saxatilis* from exposed and sheltered shores and from the high and low littoral level in the space of three factors (F1, F2 and F3) according to their morphometric characters.

Таблица 5

Анализ влияния абиотических факторов и зараженности *Microphallus piriformes* на форму раковины *Littorina saxatilis* (приведены факторные нагрузки)

Table 5. Eigenvalues of morphometric characters according to average values (left) and individual values (right) of three main factors (F1, F2 and F3)

Индекс формы	По средним значениям индексов для каждого местообитания			По индивидуальным значениям индексов для каждой особи		
	F1	F2	F3	F1	F2	F3
Луда Виченная						
W	0.908358*	-0.209904	-0.343597	0.854961*	0.279649	0.176174
ShO	0.171291	-0.969173*	-0.176255	0.05019	-0.177769	0.972654*
Pr	0.930446*	-0.131925	-0.312631	0.945381*	0.141207	-0.077975
PoO	-0.281786	0.200839	0.924005*	-0.40846	-0.746761*	0.19427
ReO	-0.580937	0.138977	0.767232*	-0.112294	-0.937704*	0.105147
О. Боршовец						
W	0.979783*	-0.144664	0.045022	0.902848*	0.090837	-0.25996
ShO	0.147574	-0.988981*	0.003647	0.04248	0.988768*	0.132923
Pr	0.958917*	-0.262018	0.080485	0.957937*	0.015748	-0.17107
PoO	-0.9727*	0.18905	0.002691	-0.65537	0.125573	0.60543
ReO	-0.95422*	0.014663	0.298013	-0.23259	0.133934	0.940917*

Примечание. \* Статистически значимые факторные нагрузки.

выделенных факторов. Так, в ходе трехфакторного дисперсионного анализа с неполным дисперсионным комплексом показано, что сила влияния «прибойности» на оценки по первому фактору максимальна и составляет 8.64 и 39.21 % для луды Виченной и о. Боршовец соответственно. Два оставшихся фактора («горизонт» и «зараженность *M. piriformes*») характеризуются значительно меньшим воздействием (0.25, 0.69 и 1.01, 12.53 % для луды Виченной и о. Боршовец). Таким образом, фактор 1, действительно наиболее тесно связан со степенью прибойности местообитания и определяет существенную долю изменчивости индексов W и Pr.

По материалу луды Виченная в ходе трехфакторного анализа с неполным дисперсионным комплексом, в котором исследовалось влияние факторов «прибойность», «горизонт» и «зараженность *M. piriformes*» на оценки по фактору 2, было установлено, что сила влияния фактора «зараженность» составляет 11.22 %, тогда как сила влияния «прибойности» и «горизонта» всего 2.51 и 0.57 % соответственно. Кроме того, в ходе двухфакторных дисперсионных анализов, проведенных отдельно для прибойного и затишного местообитаний, также было обнаружено статистически значимое влияние «зараженности» на факторные оценки по фактору 2. Сила влияния этого фактора составила в затишном местообитании 11.33 %, а в прибойном — 11.20 %. Таким образом, зараженность *M. piriformes* наиболее тесно связана с индексами PoO и ReO.

На о. Боршовец аналогичный анализ по 2-му фактору (значимая связь с индексом ShO) показал, что этот фактор наиболее тесно связан с влиянием «горизонта» (2.57 %). Связь с «прибойностью» и «зараженностью *M. piriformes*» менее значима (1.58 и 0.61 % соответственно). Двухфакторный дисперсионный анализ для затишного местообитания о. Боршовец также показал значимое влияние «горизонта» на оценки по фактору 2. По данным для прибойного местообитания такого рода анализ невозможен из-за малого количества зараженных *L. saxatilis* в этом поселении.

Третий фактор, отражающий варьирование индекса ShO на луде Виченная, имеет наиболее сложную природу. Двухфакторный дисперсионный анализ данных по затишному местообитанию свидетельствует о его связи с вертикальным расположением места сбора материала — «горизонтом». В этом анализе оценивалось влияние факто-

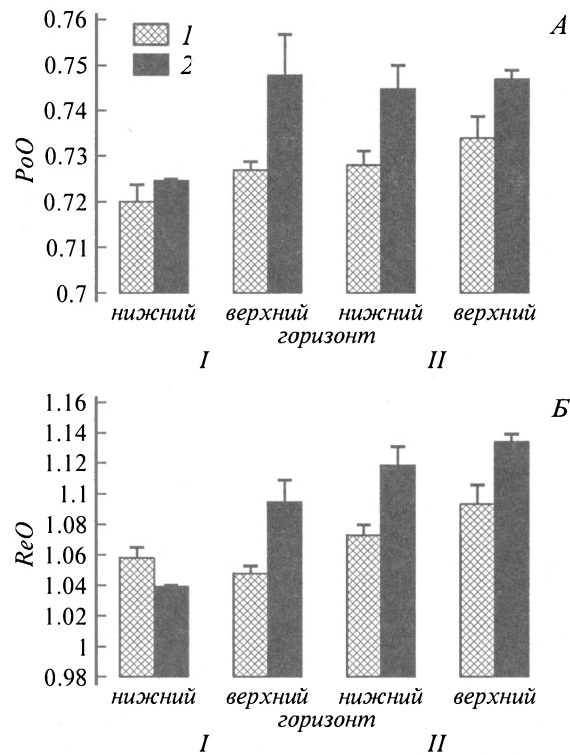


Рис. 4. Особенности формы раковины *Littorina saxatilis*, зараженных трематодами *Microphallus piriformes*. Данные по популяциям луды Виченная.

A — значения индекса PoO; B — значения индекса ReO. 1 — незараженные, 2 — зараженные; I — прибойное местообитание, II — затишное местообитание. Показаны стандартные ошибки средних значений индексов.

Fig. 4. Peculiarities of the shell shape of *Littorina saxatilis* infected with the trematodes *Microphallus piriformes*.

ров «горизонт» и «зараженность» на оценки по фактору 3. Сила влияния фактора «горизонт» составила 2.33 %. Для прибойного местообитания статистически значимого влияния фактора «горизонт» на оценки по фактору 3 получено не было.

Материал с о. Борщовец свидетельствует, что третий фактор, определяющий изменчивость индекса ReO, в значительной степени связан с зараженностью моллюсков *M. piriformes*. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния «горизонта» и «зараженности *M. piriformes*» на оценки по фактору 3 для затишного местообитания о. Борщовец представлены.

В целом анализ воздействия зараженности *M. piriformes* на форму раковины моллюсков-хозяев свидетельствует, что на обоих островах зараженные моллюски отличаются некоторыми морфологическими особенностями. Прежде всего это увеличение морфометрического индекса ReO ( $p < 0.01$ , рис. 4, Б). На луде Виченной, помимо того, у особей, зараженных *M. piriformes*, наблюдается существенное увеличение индекса PoO ( $p < 0.01$ ) (рис. 4, А) по сравнению с незараженными. Таким образом, зараженные *M. piriformes* литторины отличаются относительно меньшими размерами устья. Кроме того, последний оборот раковины не так сильно расширен (в сравнении с предпоследним), как это характерно для здоровых особей.

Целый ряд обнаруженных морфометрических различий здоровых и зараженных *M. piriformes* особей *L. saxatilis* проявляется лишь в некоторых местообитаниях. У незараженных *L. saxatilis*, собранных в верхнем горизонте прибойного места, скорость

расширения оборотов (индекс W) значимо выше. Раковина имеет более «округлую» форму, чем у особей, зараженных *M. piriformes* ( $p < 0.05$ ). Как в прибойном, так и в закрытом от действия волн местообитании форма устья (индекс ShO) незараженных *L. saxatilis* не изменяется в зависимости от зональности места сбора ( $p = 0.99$ ). Однако устье зараженных *M. piriformes* моллюсков, обитающих в нижнем горизонте, более округлое по сравнению с литторинами из верхнего горизонта ( $p < 0.05$ ). В затишном местообитании различия в форме устья незараженных и зараженных литторин статистически незначимы ( $p = 0.99$ ), а в прибойном местообитании моллюски, зараженные *M. piriformes*, имеют более округлое устье по сравнению с незараженными ( $p = 0.05$ ).

В то же время необходимо отметить, что как здоровые, так и зараженные *M. piriformes* литторины имеют также и общие черты изменения морфометрических характеристик в зависимости от типа местообитания. Как у незараженных, так и у зараженных *M. piriformes* литторин в верхнем горизонте прибойного местообитания относительные размеры устья моллюсков больше по сравнению с моллюсками верхних горизонтов затишного местообитания (индекс ReO, рис. 4, Б,  $p < 0.05$ ). Скорость расширения оборотов (индекс W) и показатель вытянутости раковины (индекс Pr) у зараженных *M. piriformes* моллюсков, обитающих в прибойном местообитании, достоверно выше по сравнению с зараженными литторинами из затишного местообитания ( $p < 0.05$ ). Такой же характер изменения этих параметров в зависимости от прибойности местообитания характерен и для незараженных *L. saxatilis*. Таким образом, как зараженные, так и незараженные литторины, обитающие в местах, закрытых от действия прибоя, имеют более «вытянутую» раковину по сравнению с моллюсками из прибойной части скалистой литорали. Различий между соответствующими значениями индексов у незараженных и зараженных *M. piriformes* литторин не наблюдается.

Из-за недостаточного количества моллюсков, зараженных *M. pygmaeus* в прибойных местообитаниях на всех трех островах, проведение полноценного факторного анализа невозможно. Оценка влияния зараженности *M. pygmaeus* на форму раковины *L. saxatilis* в связи с этим проведена только по материалу из мест, закрытых от действия прибоя (нижний горизонт луды Виченная, а также верхний и нижний горизонты о. Боршовец). Для этого проведен ряд однофакторных дисперсионных анализов, в которых оценивалось влияние фактора «зараженность» на все изучаемые индексы.

Установлено, что зараженность *M. pygmaeus* ведет к аналогичному изменению значений индекса ReO, что и зараженность *M. piriformes* ( $p < 0.05$ ) (рис. 5, А). Это проявляется в уменьшении относительных размеров устья по сравнению с размерами всей раковины. Но в отличие от литторин, зараженных *M. piriformes*, при заражении *M. pygmaeus* не происходит значимого изменения скорости расширения последнего оборота (индекса PoO) по сравнению с незараженными моллюсками ( $p = 0.5$ ) (рис. 5, Б — луда Виченная) или это изменение проявляется в гораздо меньшей степени, чем при заражении *M. piriformes* (рис. 5, Б — о. Боршовец).

Анализ изменения остальных индексов, описывающих скорость расширения оборотов (индекс W), степень вытянутости раковины (индекс Pr) и форму устья (индекс ShO) *L. saxatilis*, не показал отличий соответствующих значений у зараженных и здоровых особей.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетние исследования паразитарных систем трематод беломорской литорали позволили получить важные данные о фауне, пространственном распределении паразитов, их взаимоотношениях с хозяевами как на индивидуальном, так и на популяционном уровнях (Сергиевский и др., 1986; Галактионов, 1993; Гранович, Горбушин, 1995; Гранович и др., 1987, 1995, и др.). Однако полученные данные характеризуют биоценозы илистого и каменистого типов литорали. Практически неисследованной с паразитологической точки зрения оказывается скалистая литораль, хотя именно этот тип литорали может использоваться как удобная модель для исследования различ-

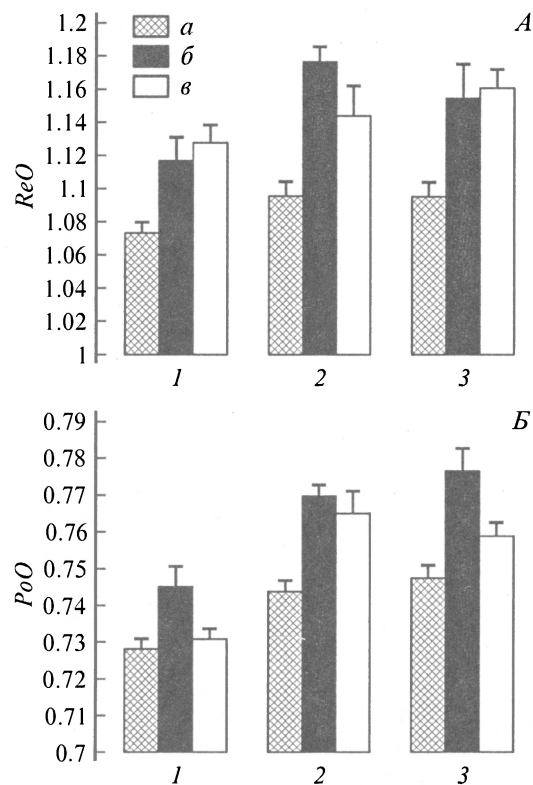


Рис. 5. Сравнение воздействия зараженности *Microphallus piriformes* (MPI) и *Microphallus pygmaeus* (MPY) на форму раковины *Littorina saxatilis* в местообитаниях, закрытых от действия прибою.

А — значения индекса ReO; Б — значения индекса PoO. 1 — луда Виченная, нижний горизонт; 2 — о. Боршовец, верхний горизонт; 3 — о. Боршовец, нижний горизонт. а — незараженные *Littorina saxatilis*, б — зараженные MPI, в — зараженные MPY. Показаны стандартные ошибки средних значений индексов.

Fig. 5. Impact of trematodes *Microphallus piriformes* (MPI) and *Microphallus pygmaeus* (MPY) on the shell shape of their hosts *Littorina saxatilis* at the sheltered shores.

ных аспектов взаимодействий паразит—хозяин. Скалистая литораль характеризуется существенно меньшей мозаичностью условий среды, четкой зональной стратификацией, которую легко учитывать при сборе материала; большими возможностями для проведения натуральных экспериментов. Скалистая литораль предстает в значительно большей степени «двумерной» средой обитания по сравнению с «трехмерной» каменистой литоралью с ее фукоидным покровом, толщиной грунта различного типа и пр. Безусловно, разнообразие потенциальных хозяев трематод на скалистой литорали ограничено. Так, из четырех видов беломорских моллюсков рода *Littorina* на скалистой литорали обитает лишь один — *Littorina saxatilis*. Однако и в этом «упрощении» можно увидеть преимущества модельной ситуации.

Исследования *L. saxatilis* скалистой литорали западного побережья Швеции и побережья Испании показали сильную дифференциацию соответствующих популяций, связанную с зональным градиентом. Моллюски из верхней части скалистой литорали (зоны заплеска) и моллюски из нижней части (зона постоянного воздействия прибою) существенно различаются формой и размером раковины (Johannesson e. a., 1993). Имеются свидетельства физиологических различий литторин в двух частях поселений (Sokolova e. a., 2000). Генетический анализ показал, что «верхняя» и «нижняя» части популяции характеризуются значительными различиями частот аллелей.

лей некоторых ферментных локусов. Так, в локусе аспартаминотрансферразы (Aat) зональное изменение частоты аллельных форм составляет почти 90 % (Johannesson, Tatarenkov, 1997). Такая значительная дифференциация частей популяции (включая генетическую), связанная с зональным градиентом условий обитания, объясняется авторами как результат сильного отбора, разнонаправленного в верхней и нижней частях скалистой литорали. В то же время репродуктивная изоляция между «верхней» и «нижней» частями популяции отсутствует, что доказывается широкой зоной гибридизации в средней зоне скалистой литорали (Johannesson e. a., 1993, 1995). Наши данные свидетельствуют об отсутствии столь сильной дифференциации частей популяции *L. saxatilis* в исследованных точках беломорской литорали. Различия в форме раковины у моллюсков вдоль зонального градиента не выявляются, а в точках с контрастными значениями прибойности обнаруживаются лишь при статистическом анализе обширного материала. Предварительные данные анализа частот аллелей локуса Aat позволяют говорить также и об отсутствии генетических различий у *L. saxatilis* из верхней и нижней части беломорской скалистой литорали (М. В. Панова, неопубликованные данные). Основной причиной этого, по нашему мнению, является относительно слабая степень воздействия прибоя, характерная для этого района Белого моря. В результате отсутствует сильная зональная дифференциация местообитаний на контрастную нижнюю часть литорали, в местах постоянного воздействия волн, и верхнюю, где имеется «зона заплеска».

Паразитологический анализ поселений *L. saxatilis* на скалистой литорали выявил типичный набор видов трематод, неоднократно отмечавшийся ранее при исследовании трематодофауны каменистой литорали беломорских популяций *L. saxatilis* (Галактионов, Добровольский, 1984; Granovitch e. a., 2000). Характерно и то, что наиболее часто встречающимися видами в изученных местообитаниях являются трематоды *Microphallus piriformes* и *M. pygmaeus* (до 52.97 и 27.16 % соответственно). Высокая зараженность моллюсков этими видами микрофаллид группы «*pygmaeus*» характерна для литорали северных морей и трактуется Галактионовым как отражение преимуществ диксенного жизненного цикла в суровых условиях высокоширотной литорали (Галактионов, 1993). Такой взгляд подтверждается исследованиями распределения трематод на скалистой литорали в более южных районах. Так, на островах юго-западного побережья Швеции была обнаружена значительно более низкая частота встречаемости этих двух видов трематод в *L. saxatilis* — до 2.4% для *M. piriformes* и до 4.3% для *M. pygmaeus* (Granovitch, Johannesson, 2000).

Полученные данные показывают, что в точках с повышенным гидродинамическим режимом экстенсивность инвазии *L. saxatilis* меньше. В ряде более ранних работ авторами также было показано, что в целом в затишных местообитаниях моллюски р. *Littorina* заражены партенитами трематод в значительно большей степени, чем в прибойных поселениях (Davey, 1983; Galaktionov, Bustnes, 1995; Granovitch, Johannesson, 2000). Действительно, именно в местах, защищенных от воздействия прибоя, как правило, наблюдается максимальная плотность птиц — окончательных хозяев большинства трематод литоральной зоны. Кроме того, в условиях слабой прибойности, безусловно, выше вероятность самого процесса заражения моллюсков.

Низкой экстенсивности инвазии в «прибойных» местообитаниях сопутствует и отсутствие различий по общей зараженности *L. saxatilis* верхнего и нижнего горизонтов. Наоборот, более высокая экстенсивность инвазии в «затишных» местообитаниях связана с проявлениями зональной неравномерности: существенные различия общей зараженности «верхней» и «нижней» частей популяций обнаружены в соответствующих точках на всех исследованных островах.

Повидовой анализ зараженности *L. saxatilis* позволяет отметить важные закономерности в распределении *M. piriformes* и *M. pygmaeus*. Наиболее ярко проявляются они также в «затишных» местообитаниях. При этом зараженность литторин *M. piriformes* приурочена в основном к верхним, а зараженность *M. pygmaeus*, наоборот, к нижним горизонтам скалистой литорали. Обнаруженные особенности распределения трематод двух близких видов, по-видимому, можно объяснить с точки зрения особен-

ностей биологии окончательных хозяев. Экспериментальные данные Галактионова (1993) показывают, что обычным дефинитивным хозяином для *M. piriformes* являются чайки (*Larus spp.*). В то же время для *M. pygmaeus* в качестве наиболее специфичных хозяев можно рассматривать утиных (*Somateria mollissima*, возможно, и другие виды семейства Anatidae). Действительно, максимальная зараженность *L. saxatilis* трематодами *M. pygmaeus* в нижней части литорали соответствует наиболее вероятным местам кормежки уток. Питание чаек возможно и в верхних горизонтах скалистой литорали. Там же находятся излюбленные места их отдыха. Все это может отражаться и в распределении *M. piriformes*.

По-видимому, механизмы формирования такой неравномерности могут иметь различный характер. Во-первых, сами различия в биологии дефинитивных хозяев должны приводить к преимущественному поступлению инвазионного начала (яиц трематод) в различные зоны литорали, где и будет происходить заражение литторин соответствующим видом. Во-вторых, для моллюсков, зараженных *M. piriformes*, показано изменение поведенческих реакций (Михайлова и др., 1988; McCarthy e. a., 2000). Это может приводить к перераспределению здоровых и зараженных особей в популяции и концентрации зараженных литторин в верхней части литорали. Сходные эффекты неравномерного распределения зараженности (связанной с *M. piriformes*) неоднократно описаны для популяций литторин каменистой литорали Белого моря. Максимальная зараженность этим паразитом неизменно обнаруживается на поверхности камней в верхней части литорали (Сергиевский и др., 1984; Михайлова и др., 1988; Granovitch, 1992). Можно предположить, что и на скалистой литорали аналогичные механизмы могут приводить к увеличению плотности поселения *L. saxatilis*, зараженных *M. piriformes* в верхней части литоральной зоны.

Одно из последствий воздействия паразитирующих партенит трематод на особь моллюска-хозяина — изменение скорости и характера роста раковины. Именно изменение характера роста было показано ранее для зараженных микрофаллидами группы «*pygmaeus*» моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*. В частности, увеличение высоты оборотов раковины в результате смещения линии их перекрывания отмечено у зараженных микрофаллидами группы «*pygmaeus*» *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* на Белом море (Панова и др., 1999). В системе параметров, предложенных Раупом для описания формы спиральных раковин (Raup, 1966; Рауп, Стенли, 1974), такое смещение линии перекрывания оборотов соответствует увеличению значения параметра «переноса оборота» вдоль коллумеллярной оси раковины. В цитируемой работе (Панова и др., 1999) проводится суммарная оценка по форме раковины *L. saxatilis*, зараженных микрофаллидами группы «*pygmaeus*», однако большинство исследованных моллюсков заражены *M. piriformes*. Таким образом, именно с этим паразитом могут быть связаны указанные изменения формы раковины.

Наши данные позволяют исследовать *L. saxatilis*, зараженных отдельно этим видом трематод. В целом они позволяют заключить, что у *L. saxatilis*, зараженных *M. piriformes*, изменение формы раковины под влиянием абиотических факторов в некоторой степени происходит так же, как и у незараженных моллюсков. Гидродинамические характеристики местообитания (прибойность) определяют такие особенности раковины, как скорость расширения оборотов и степень вытянутости раковины; относительные размеры устья варьируют в зависимости от вертикального расположения места сбора на литорали (горизонта). Но в отличие от незараженных литторин у моллюсков, зараженных *M. piriformes*, отмечено уменьшение скорости расширения последнего оборота и уменьшение относительного размера устья.

Таким образом, зараженность *L. saxatilis* партенитами *M. piriformes* оказывает заметное влияние на форму раковины *L. saxatilis*. Во всех местообитаниях раковины зараженных литторин более «вытянуты» с относительно небольшим устьем. В верхнем горизонте прибойного местообитания раковина зараженных литторин становится еще более «башенковидной», устье — в сечении округлое. Мы предполагаем, что под действием *M. piriformes* изменяется именно скорость расширения оборота раковины моллюска-хозяина. Одно только уменьшение этого параметра при сохранении преж-

ней скорости переноса оборотов может привести к формированию более глубоких швов между оборотами раковины, уменьшению относительных размеров устья и формированию общего облика «башенковидной» раковины. В работе Пановой и др. (1999) предложена иная схема изменений характера роста литторин под воздействием микрофаллид группы «*rugmaeus*». Авторы полагают, что деформация раковины идет по схеме «увеличения скорости переноса» оборота раковины. Однако с этой точки зрения трудно объяснить относительное уменьшение размера устья у зараженных особей, которое показывают наши данные. Впрочем, для выбора наиболее адекватной модели необходима прямая проверка указанных моделей в дополнительных исследованиях.

Важно отметить, что морфометрический анализ моллюсков, зараженных *M. rugmaeus*, выявляет сходные черты, которые характерны и для литторин, зараженных *M. piriformes* (уменьшение относительных размеров устья). В то же время другие особенности деформации формы не выражены. В отличие от литторин, зараженных *M. piriformes*, при заражении *M. rugmaeus* наблюдается более слабое воздействие трематод на форму раковины моллюсков. Уменьшение скорости расширения оборотов либо не проявляется, либо проявляется в значительно меньшей степени, чем при заражении *M. piriformes*. Возможно, морфометрический анализ отражает в данном случае особенности взаимодействия *L. saxatilis* с двумя близкими видами трематод, несмотря на сходный в целом характер взаимоотношений двух видов паразитов с организмом первого промежуточного хозяина, имеются и особенности, специфичные для каждой из систем паразит—хозяин.

Полученные результаты свидетельствуют, что на форму раковины *L. saxatilis*, зараженных *M. piriformes* и *M. rugmaeus*, оказывают влияние как абиотические факторы (прибойность и зональные особенности местообитаний), так и зараженность трематодами сама по себе. При этом «деформация» раковины, вызываемая паразитами, развивается на фоне тех морфометрических характеристик, которые свойственны моллюску-хозяину в данном местообитании. Безусловно, воздействие трематод на форму раковины моллюсков — это индуцированное воздействие, существенно меняющее характер роста в течение жизни особи. Сложнее трактовать морфометрические различия, характерные для экологически контрастных местообитаний (прибойные — затишные участки литорали). Поскольку затишные и прибойные местообитания на всех трех исследованных островах достаточно сильно удалены друг от друга, можно предположить, что различия в форме раковины моллюсков, обитающих в поселениях с контрастным гидродинамическим режимом, хотя бы частично обусловлены генетически. В то же время нельзя исключать возможности сильной «фенотипической» пластичности, реализации морфологической изменчивости в контрастных условиях среды на сходной генотипической основе. В целом любая трактовка предполагает необходимость дополнительного исследования степени наследования и пластичности этих признаков в экспериментальных условиях.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 02-04-48725).

#### Список литературы

- 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, 1984. С. 8—41.
- Галактионов К. В. Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем (опыт анализа на примере представителей семейства Microphallidae). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1993. 190 с.
- Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968. 411 с.
- Гранович А. И., Горбушин А. М. Различия зараженности самцов и самок литоральных моллюсков родов *Littorina* и *Hydrobia* Кандалакшского залива Белого моря // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 3. С. 167—178.



- 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.
- Гранович А. И., Сергиевский С. О., Соколова И. М. Совместное паразитирование нескольких видов трематод в беломорских моллюсках *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* // *Паразитология*. 1995. Т. 29, вып. 6. С. 45—56.
- Матвеева Т. А. Экология и жизненные циклы массовых видов брюхоногих моллюсков Баренцева и Белого морей // *Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Исследования фауны морей*, т. 13 (21). Л.: Наука, 1974. С. 65—190.
- Михайлова Н. А., Гранович А. И., Сергиевский С. О. Влияние зараженности партенитами трематод на микробиотопическое распределение моллюсков *Littorina obtusata* и *Littorina saxatilis* // *Паразитология*. 1988. Т. 22, вып. 5. С. 398—407.
- Панова М. В., Сергиевский С. О., Гранович А. И. Изменение формы раковины литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* и *Littorina obtusata* при зараженности партенитами трематод // *Паразитология*. 1999. Т. 33, вып. 1. С. 13—25.
- Рауп Д., Стенли С. Основы палеонтологии. М.: Мир, 1974. 390 с.
- 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* (L.) и *L. saxatilis* (Oliv.) в условиях экстремально низкой солености среды // *Паразитология*. 1986. Т. 20, вып. 3. С. 202—207.
- Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М.: АН СССР, 1963. 323 с.
- Chapman M. G. Spatial patterns of shell shape of three species of co-existing littorinid snails in New South Wales, Australia // *J. Moll. Stud.* 1995. Vol. 61. P. 141—162.
- Cheng T. C. Marine molluscs as hosts for symbiosis with a review of known parasites of commercially important species // *Advanc. Mar. Biol.* 1967. Vol. 5. 382 p.
- Cheng T. C., Snyder R. W. Studies on host-parasites relationships between larval trematodes and their hosts. I. A review // *Trans. Amer. Micr. Soc.* 1982. Vol. 81. P. 209—228.
- Clarke R. K., Grahame J., Mill P. J. Variation and constraint in the shells of two sibling species of intertidal periwinkles (Gastropoda: *Littorina* spp.) // *J. Zool., London*. 1999. Vol. 247. P. 145—154.
- Davey J. T. The digenean parasites of *Littorina neritoides* (L.) in relation to microhabitat on the Plymouth breakwater // *Can. J. Zool.* 1983. Vol. 61. P. 1058—1061.
- Galaktionov K. V., Bustnes J. O. Species composition and prevalence of seabird trematode larvae in periwinkles at two littoral sites in North-Norway // *Sarsia*. 1995. Vol. 80. P. 197—191.
- Granovitch A. I. The effect of trematode infection on the population structure of *Littorina saxatilis* (Oliv.) in the White Sea // *Proc. 3rd Inter. Symp. Littorinid Biology*. Eds J. Grahame, P. J. Mill, D. G. Reid. 1992. P. 255—263.
- Granovitch A., Johannesson K. Digenetic trematodes in four species of *Littorina* from the West coast of Sweden // *Ophelia*. 2000. Vol. 53. P. 55—65.
- Granovitch A. I., Sergievsky S. O., Sokolova I. M. Spatial and temporal variation of trematode infection in coexisting populations of intertidal gastropods *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* in the White Sea // *Diseases of Aquatic Organisms*. 2000. Vol. 41. P. 53—64.
- Janson K. Phenotypic differentiation in *Littorina saxatilis* Oliv. (Mollusca, Prosobranchia) in small area on the Swedish west coast // *J. Moll. Stud.* 1982. Vol. 48. P. 167—173.
- Johannesson B., Johannesson K. Population differences in behavior and morphology in the snail *Littorina saxatilis*: phenotypic plasticity or genetic differentiation? // *J. Zool., London*, 1996. Vol. 240. P. 475—493.
- Johannesson K., Johannesson B., Rolan-Alvarez E. Morphological differentiation and genetic cohesiveness over a microenvironmental gradient in the marine snail *Littorina saxatilis* // *Evolution*. 1993. Vol. 47. P. 1770—1787.
- Johannesson K., Rolan-Alvarez E., Ekendahl A. Incipient reproductive isolation between two sympatric morphs of the intertidal snail *Littorina saxatilis* // *Evolution*. 1995. Vol. 49. P. 1180—1190.
- Johannesson K., Tatarenkov A. Allozyme variation in a snail *Littorina saxatilis* — deconfounding the effects of microhabitat and gene flow // *Evolution*. 1997. Vol. 51. P. 402—409.
- Lauckner G. Diseases of Mollusca: Gastropoda // *Diseases of marine animals*. Ed. O. Kinne. 1980. Vol. 1. P. 311—424.

- McCarthy H. O., Fitzpatrick S., Irwin S. W. B. A transmissible trematode affects the direction and rhythm of movement in a marine gastropod // *Animal Behaviour*. 2000. Vol. 59. P. 1161—1166.
- Moore J. Parasites that change the behavior of their hosts // *Scient. Am.* 1984. Vol. 250. P. 108—115.
- Raup D. M. Geometric analysis of shell coiling: general problems // *J. Paleont.* 1966. Vol. 40. P. 1178—1190.
- Rothschild M. Gigantism and variation in *Peringia ulvae* Pennant, 1777 caused by infection with larval trematode // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 1936. Vol. 20. P. 537—546.
- Rothschild M., Rothschild A. Some observations on the growth of *Peringia ulvae* (Pennant, 1777) in the laboratory // *Novit. Zool.* 1939. Vol. 1. P. 240—247.
- Sokolova I. M., Granovitch A. I., Berger V. Ya., Johannesson K. Intraspecific physiological variability of the gastropod *Littorina saxatilis* related to the vertical gradient in the White and North Seas // *Marine Biology*. 2000. Vol. 137. P. 297—308.
- Sturrock B. M., Sturrock R. F. Shell abnormalities in *Biomphalaria glabrata* infected with *Schistosoma mansoni* and their significance in field transmission studies // *J. Helminthol.* 1971. Vol. 45. P. 201—210.

СПбГУ, Санкт-Петербург, 199034  
E-mail Andrey@AG2304.spb.edu

Поступила 20.06.2002

INFECTION OF THE MOLLUSC *LITTORINA SAXATILIS* WITH PARTHENITES  
OF TREMATODES AND THEIR IMPACT ONTO A SHELL FORM:  
ANALYSIS OF POPULATIONS INHABITING THE LITTORAL SHORE  
OF THE WHITE SEA

M. V. Kaliberdina, A. I. Granovitch

*Key words:* *Littorina saxatilis*, trematodes, shell shape, morphometric characters.

SUMMARY

12 rocky shore populations of *Littorina saxatilis* from three islands of Chupa Inlet (Kandalaksha Bay, White Sea) were examined for infection with trematodes. Morphometric characters (6 indexes of the shell and aperture shape) of molluscs were investigated for all these populations. Exposed and sheltered sites were considered at every island and high and low littoral samples were fulfilled at every site. Seven species of trematodes, *Podocotyle atomon*, *Cryptocotyle lingua*, *Renicola* sp., *Himasthla* sp., *Microphallus piriformes*, *M. pygmaeus*, *M. pseudopygmaeus*, were found. Uneven distribution of trematodes was confirmed by log-linear analysis. Sheltered populations of *L. saxatilis* have the greater infection prevalence than exposed ones. This is due to the heavy infection with *M. piriformes* and *M. pygmaeus*. The prevalences by these trematodes are up to 52.97% and 27.16% respectively in sheltered populations of the host. The prevalence of *M. piriformes* tend to be higher at the upper shore level of sheltered sites. In a contrast, the prevalence of *M. pygmaeus* is significantly higher at the low part of such sites.

Factor analysis shows a significant association of the indices of *L. saxatilis* shell shape with three factors. The first one is associated with the «elongation» of a shell and reveals *L. saxatilis* from the exposed rocky shore to be more elongated than the molluscs from sheltered sites. The second one is connected with the «aperture shape» index. There is an association of this factor with the shore level position of samples. The third factor reflects the affect of trematodes on the shell shape. The molluscs infected with *M. piriformes* show «elongated» shell shape and relatively smaller aperture. Shall peculiarities of the hosts infected with *M. piriformes* and *M. pygmaeus* are somewhat different. The results of the factor analysis is justified by the series of analysis of variances on the values of shell indices (MANOVA) according to the factors «exposure», «shore level» and «infection».