

УДК 576.895.122 : 594.32 : 591.157

**ВЛИЯНИЕ ТРЕМАТОД НА МИКРОБИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
МОЛЛЮСКОВ *LITTORINA OBTUSATA* И *L. SAXATILIS*****Н. А. Михайлова, А. И. Гранович, С. О. Сергиевский**

В 1981—1985 гг. в двух районах Кандалакшского залива Белого моря проводились количественные и качественные сборы в популяциях *L. obtusata* и *L. saxatilis*. Обнаружена значительно более высокая зараженность моллюсков, остающихся во время отлива на поверхности макрофитов, по сравнению с укрывшимися в их толщу. Для *L. saxatilis* найдено мозаичное распределение инвазии: зараженность моллюсков на камнях выше, чем на фукоидах и гравии. На разных субстратах различно как соотношение возрастных групп, так и распределение паразитов по возрастным группам. Выявленные различия связаны только с видами *Microphallus* группы «*pygmaeus*». Сделано предположение, что заражение этими паразитами подавляет способность моллюсков к приливно-отливным перемещениям, что приводит к различному распределению здоровых и зараженных особей во время отлива.

Воздействие паразита на организм хозяина затрагивает разные сферы его жизнедеятельности, в том числе и поведение. На популяционном уровне следствием его изменения может быть различное распределение здоровых и зараженных особей в пространстве. Необходимость популяционного изучения таких ситуаций не вызывает сомнений, хотя подробно описанных случаев насчитывается немного. Перспективна для подобных исследований система «партениты трематод—моллюски *Littorina*» (Сергиевский, 1985). Ранее опубликованы предварительные данные о неравномерном распределении зараженных моллюсков в беломорских популяциях *L. obtusata* и *L. saxatilis* (Сергиевский и др., 1984; Михайлова, 1986). Настоящая работа посвящена более подробному рассмотрению установленных ранее закономерностей с привлечением новых данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

L. obtusata и *L. saxatilis* — два близких вида брюхоногих моллюсков. На каменистой литорали Белого моря они обычно формируют сплошные поселения с высокой плотностью (1—3 тыс. экз./кв. м каждого вида). Планктонные стадии в развитии отсутствуют. Особи *L. obtusata* во время отлива локализуются только на макрофитах (*Ascophyllum nodosum* и *Fucus vesiculosus*). *L. saxatilis* более эвритопна, занимая, кроме макрофитов, и другие субстраты — камни и гравий. Зональное распределение обоих видов ограничено нижней и отчасти средней литоралью.

Состав паразитов идентичен для обоих видов литторин — обнаружено 10 видов партенит, образующих две хорошо очерченные экологические группы: 1) виды со вторичной дисперсией в жизненном цикле — *Himasthla* sp., *Cryptocotyle lingua*, *Renicola* sp., *Podocotyle atomon*, *Notocotylus* sp., *Microphallus* sp. (у последнего вида церкарии типа *Ubiquita*); 2) 4 вида *Microphallus* группы

«*pygmaeus*» — *M. pygmaeus*, *M. piriformes*, *M. pseudopygmaeus*, *M. triangulatus*. Для микрофаллид группы «*pygmaeus*» характерно отсутствие свободноживущих церкарий — завершение жизненного цикла связано с поеданием зараженных моллюсков окончательным хозяином (птицей) (Галактионов, 1980). Суммарная зараженность видами со свободноживущими церкариями невелика, обычно 1—3 %. Зараженность микрофаллидами группы «*pygmaeus*» колеблется от 0 до 60 %, при этом основные различия обусловлены заражением *M. piriformes*. В настоящей работе приводятся суммарные данные по зараженности видами каждой экологической группы. Отдельно приведены данные по заражению эмбриональными стадиями видов группы «*pygmaeus*».

Материал собирали в летние сезоны 1981—1985 гг. в двух районах Кандалакшского залива Белого моря: 1) в районе Северного Архипелага, входящего в число охраняемых территорий Кандалакшского государственного заповедника и характеризующегося высокой численностью птиц; 2) в районе губы Чупа со значительно более низкой численностью птиц и соответственно более низкой экстенсивностью инвазии популяций литторин.

Использовано несколько типов сборов. 1. Количественные сборы с площади 1/40 кв. м с учетом расположения пробы на определенном субстрате и зоне литорали с последующим вскрытием собранных моллюсков. Сборы такого рода дают достаточно объективное представление как о структуре популяций моллюсков (плотность, возрастной состав и т. п.), так и об уровне зараженности. 2. Качественные сборы моллюсков с поверхности макрофитов и из их толщи с последующим вскрытием. Дают представление об экстенсивности инвазии моллюсков, находящихся на поверхности водорослей и в толще. 3. Качественные сборы с поверхности макрофитов, сделанные в процессе обсыхания литорали с интервалом в 30 мин. Показывают изменение соотношения здоровых и зараженных особей, находящихся на поверхности макрофитов. При вскрытии определяют вид и возраст моллюсков (с точностью до 1 года — по кольцам прироста), вид и стадию развития паразита. Возрастной состав популяций литторин определяли с учетом моллюсков возраста 1 год и более. Вскрывали все особи, кроме годовалых.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Нами проведено попарное сравнение выборок обоих видов литторин с поверхности макрофитов и из их толщи. Исследованы популяции как с низкой, так и высокой средней экстенсивностью инвазии. В ряде случаев из одной популяции делали попарные выборки как из верхней, так и нижней зон пояса фукоидов. Было проведено и повторное обследование отдельных популяций. Во всех случаях экстенсивность инвазии особей обоих видов литторин, собранных с поверхности макрофитов, оказывается максимальной (табл. 1). Зараженность трематодами с вторичной дисперсией в жизненном цикле низка и статистически почти не различается для моллюсков, собранных с поверхности макрофитов и из их толщи. Выявленные различия связаны с видами группы «*pygmaeus*». В популяциях с низкой экстенсивностью инвазии зараженных микрофаллидами моллюсков удается встретить почти исключительно на поверхности водорослей (при изученных объемах выборок) (табл. 1). При достаточно высокой зараженности (более 10 %) инвазированные моллюски встречаются как на поверхности макрофитов, так и в их толще, но амплитуда различий (езде статистически достоверных) достигает 20—70 % (табл. 1). Эти различия проявляются особенно резко в распределении моллюсков, зараженных зрелыми партенитами. Распределение моллюсков, зараженных незрелыми партенитами в большинстве изученных популяций, практически не отличается от здоровых (табл. 1).

В совокупности полученные данные обнаруживают существование эффекта «расслоения» инвазии: зараженность зрелыми партенитами видов группы

Таблица 1
Распределение зараженных моллюсков в популяциях *Littorina obtusata* и *L. saxatilis*

Популяция	Время сбора	Положение на литорали		Экстенсивность инвазии ($P \pm mp$), %				Число вскрытых особей
				<i>Microphallus</i>		другие паразиты	суммарно по всем паразитам	
				зрелые партениты	эмбриональные стадии			
а) <i>Littorina obtusata</i>								
Западная коса Южной губы, о. Ряжков	Август, 1981 г.	ВЗ	I	87.7±3.10	0.0±0.91	1.7±1.18	87.5±3.02	120
			II	16.7±4.22	0.0±1.13	6.4±2.77	23.1±1.77	78
		НЗ	I	34.2±5.34	2.5±1.76	5.1±2.48	41.8±5.55	75
			II	22.2±4.90	1.4±1.38	1.4±1.38	25.0±5.10	72
	Август, 1982 г.	ВЗ	I	90.0±3.87	1.7±1.67	6.7±3.23	93.3±3.23	60
			II	2.4±1.69	19.5±4.38	1.2±1.20	23.2±4.66	82
		НЗ	I	55.2±4.85	2.9±1.64	3.8±1.87	61.0±4.76	105
			II	8.5±2.58	8.5±2.58	3.4±1.68	19.7±3.68	117
Корга у Левин-наволока, Чупа	Июнь, 1982 г.	ВЗ	I	27.8±4.55	0.0±1.02	4.1±2.01	32.0±4.74	97
			II	2.3±1.62	1.2±1.17	1.2±1.17	4.7±2.28	86
		НЗ	I	21.5±4.26	0.0±1.04	2.2±1.50	23.7±4.41	93
			II	1.7±1.68	0.0±1.30	8.5±3.63	10.2±3.94	59
Мыс Картеш, Чупа	Июнь, 1984 г.	ВЗ	I	4.8±2.10	0.0±0.98	0.0±0.98	4.8±2.10	104
			II	0.0±0.96	0.0±0.96	1.9±1.31	1.9±1.31	108
Иванов-наволока, Чупа		НЗ	I	8.0±2.91	0.0±1.07	2.3±1.52	10.3±3.26	87
			II	2.3±1.13	2.8±1.24	1.1±0.78	4.0±1.47	177
Мыс между бухтами Круглая и Сельдяная, Чупа		ВЗ	I	9.1±2.89	10.1±3.03	1.0±1.00	11.1±3.16	99
			II	0.8±0.82	3.4±1.66	1.7±1.19	5.9±2.16	119

Таблица 1 (продолжение)

Популяция	Время сбора	Положение на литорали		Экстенсивность инвазии ($P \pm m$), %				Число вскрытых особей
				<i>Microphallus</i>		другие паразиты	суммарно по всем паразитам	
				зрелые партениты	эмбриональные стадии			
б) <i>Littorina saxatilis</i>								
Западная коса Южной губы, о. Ряжков	Август, 1982 г.	ВЗ	I	81.1 ± 5.83	1.9 ± 1.87	5.7 ± 3.18	84.9 ± 4.92	53
			II	11.8 ± 3.08	20.9 ± 3.88	3.6 ± 1.78	36.4 ± 4.50	110
		НЗ	I	75.0 ± 5.41	6.3 ± 3.04	4.7 ± 2.65	85.9 ± 4.35	64
			II	35.9 ± 6.00	7.8 ± 3.35	3.1 ± 2.17	46.9 ± 6.24	64
Корга у Левин-наволока, Чупа	Июнь, 1982 г.	ВЗ	I	71.4 ± 5.69	3.2 ± 2.22	3.2 ± 2.22	77.8 ± 5.24	63
			II	8.7 ± 4.16	10.8 ± 4.50	2.2 ± 2.16	21.7 ± 6.08	46
		НЗ	I	50.0 ± 13.36	7.1 ± 6.86	0.0 ± 2.36	57.1 ± 13.23	14
			II	8.3 ± 5.63	0.0 ± 2.04	8.3 ± 5.63	16.7 ± 7.61	24
Мыс Каргеш, Чупа	Июнь, 1984 г.	ВЗ	I	8.3 ± 2.65	0.9 ± 0.91	5.6 ± 2.21	14.8 ± 3.42	108
			II	0.0 ± 0.96	2.8 ± 1.59	1.9 ± 1.31	4.6 ± 2.02	108
Иванов-наволоок, Чупа		НЗ	I	13.1 ± 2.39	0.5 ± 0.50	1.0 ± 0.71	14.6 ± 2.50	199
			II	3.7 ± 2.08	1.2 ± 1.20	4.9 ± 2.38	8.5 ± 3.08	82
Мыс между бухтами Круглая и Сельдяная		ВЗ	I	54.5 ± 4.75	18.2 ± 3.68	6.4 ± 2.33	75.5 ± 4.10	110
			II	14.1 ± 4.13	8.5 ± 3.31	1.4 ± 1.39	23.9 ± 5.06	71

Примечание. ВЗ — верхняя зона пояса макрофитов; НЗ — нижняя зона; I — на поверхности макрофитов; II — в толще макрофитов. Экстенсивность инвазии (P) высчитывали как отношение числа зараженных особей к общему числу вскрытых моллюсков. За счет двойных заражений суммарная экстенсивность в ряде случаев меньше экстенсивностей по отдельным категориям паразитов.

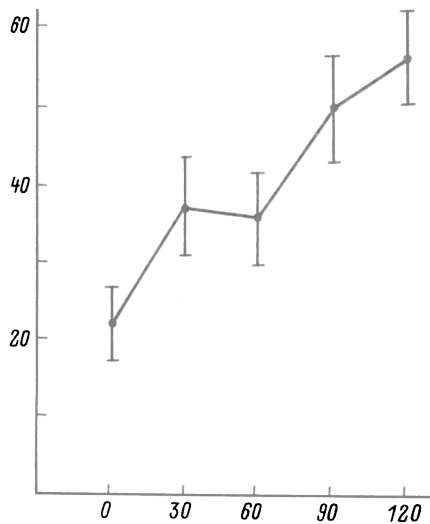


Рис. 1. Изменение доли зараженных особей *L. saxatilis*, оставшихся на поверхности макрофитов в процессе их обсыхания. Западная коса Южной губы о. Ряжкова, август 1983 г.

По оси абсцисс — время обсыхания (мин). По оси ординат — доля зараженных микрофаллидами моллюсков (%). Указана стандартная ошибка экстенсивности инвазии ($P \pm m_p$).

«*rugosus*» значительно выше среди моллюсков, собранных с поверхности водорослей, нежели из их толщи. Это дает основания полагать, что у зараженных моллюсков нарушена ритмика приливо-отливных перемещений. В норме во время отлива литторины укрываются от неблагоприятного воздействия обсыхания и перегрева в толщу макрофитов, где сохраняется достаточно постоянная температура и влажность. Вероятно, у зараженных моллюсков эта способность подавлена и на период обсыхания они остаются там, где их застал отлив. Это предположение подтверждается данными об изменении относительной доли зараженных особей *L. saxatilis*, находящихся на поверхности фукоидов в процессе их обсыхания (рис. 1). Если сразу после ухода воды на влажных макрофитах доля зараженных особей составляет 22.9 %, то через 2 ч она возрастает до 59.1 % ($P < 0.001$). Понятна и большая амплитуда различий в «расслоении» инвазии в верхней зоне пояса фукоидов по сравнению с нижней (табл. 1): к моменту взятия проб макрофиты в верхней зоне подвергались обсыханию дольше, чем в нижней зоне. Соответственно здоровые моллюски имели больше времени для укрытия в толщу фукоидов.

Предположение о нарушении ритмики приливо-отливных перемещений у зараженных моллюсков хорошо объясняет и мозаичность распределения инвазии в популяциях *L. saxatilis*. Сравнение ее выборок с разных субстратов показывает, что на камнях зараженность выше, чем на фукоидах и гравии

Т а б л и ц а 2

Экстенсивность инвазии *Littorina saxatilis* на разных субстратах

Популяция	Время сбора	Субстрат	Экстенсивность инвазии ($P \pm m_p$), %			Число вскрытых особей
			<i>Microphallus</i>		суммарно по всем паразитам	
			зрелые партениты	эмбриональные стадии		
Западная коса Южной губы, о. Ряжков	Август, 1982 г.	Фукоиды	28.1+3.30	21.1+3.00	53.0+3.68	185
		Гравий	28.8+3.58	8.1+2.16	38.8+3.85	160
		Камень	42.4+2.20	11.3+1.41	54.5+2.22	505
	Август, 1983 г.	Фукоиды	47.6±1.39	12.7+0.93	61.7+1.35	1286
		Гравий	40.8+3.78	10.1+2.32	50.9+3.85	169
		Камень	63.3+2.72	8.6+1.58	72.8+2.52	313
Корга у Левинаволока, Чупа	Август, 1982 г.	Фукоиды	16.7+2.25	5.8+1.41	24.6+2.59	276
		Камень	58.7+4.39	5.6+2.05	65.1+4.25	126
	Июнь—август, 1984 г.	Фукоиды	28.3±1.13	5.6+0.58	35.6+1.20	1583
		Гравий	36.2+6.11	1.7+1.70	39.7+6.42	58
		Камень	92.3+1.15	0.9+0.41	93.5+1.06	542

Примечание. В графу «суммарно по всем паразитам» включены и данные по видам со свободноживущими церкариями. Все данные основаны на обработке количественных проб 1/40 кв. м.

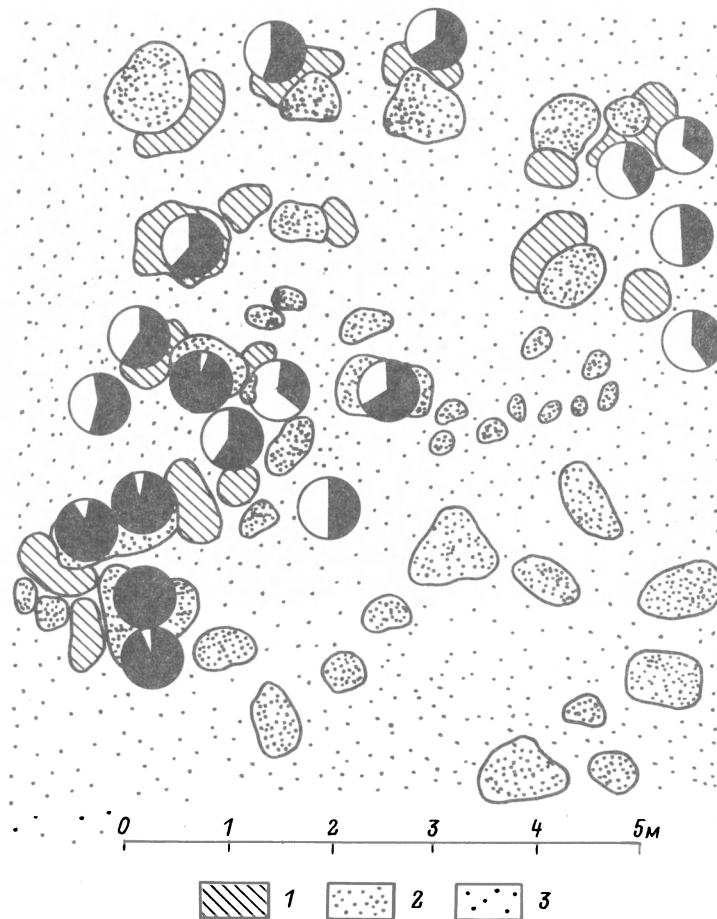


Рис. 2. Мозаичное распределение инвазии в популяции *L. saxatilis* во время отлива. Западная коса Южной губы о. Ряжкова, сентябрь 1985 г. (верхняя зона пояса макрофитов).

Субстраты: 1 — *Fucus vesiculosus*; 2 — гравий + песок; 3 — камень. Величина черного сектора пропорциональна доле зараженных микрофаллидами моллюсков. $360^\circ = 100\%$.

(табл. 2). Эти различия наиболее выпукло проявляются также при сравнении данных по заражению зрелыми парthenитами. В результате микротопографическое распределение инвазии на литорали имеет ярко выраженный мозаичный характер (рис. 2). Анализ возрастной структуры зараженной части популяции показывает, что: 1) на камнях высока зараженность моллюсков всех возрастных групп; 2) в сравнении с другими субстратами на гравии относительно низка зараженность моллюсков в возрасте 2 лет (в ряде случаев и 3 года); 3) на фукоидах относительно ниже зараженность старых особей (6 лет и старше) (рис. 3). Эти различия наиболее явно проявляются при сравнении данных по зрелым парthenитам микрофаллид. Зараженность эмбриональными стадиями сходна для всех возрастных групп на разных субстратах (несколько ниже среди старых моллюсков на гравии, рис. 3, б, в).

Характеристики субстратов, с точки зрения их использования как убежища, существенно различны: во время отлива поверхность камней наименее благоприятна для нахождения моллюсков; гравий в сочетании с крупнозернистым песком представляет «мелкопористый» субстрат, оптимальный для укрытия молоди (1—2 года); фукоиды являются «крупнопористым» субстратом, дающим возможность укрытия крупным особям (6—8 лет). Действительно, доля молоди

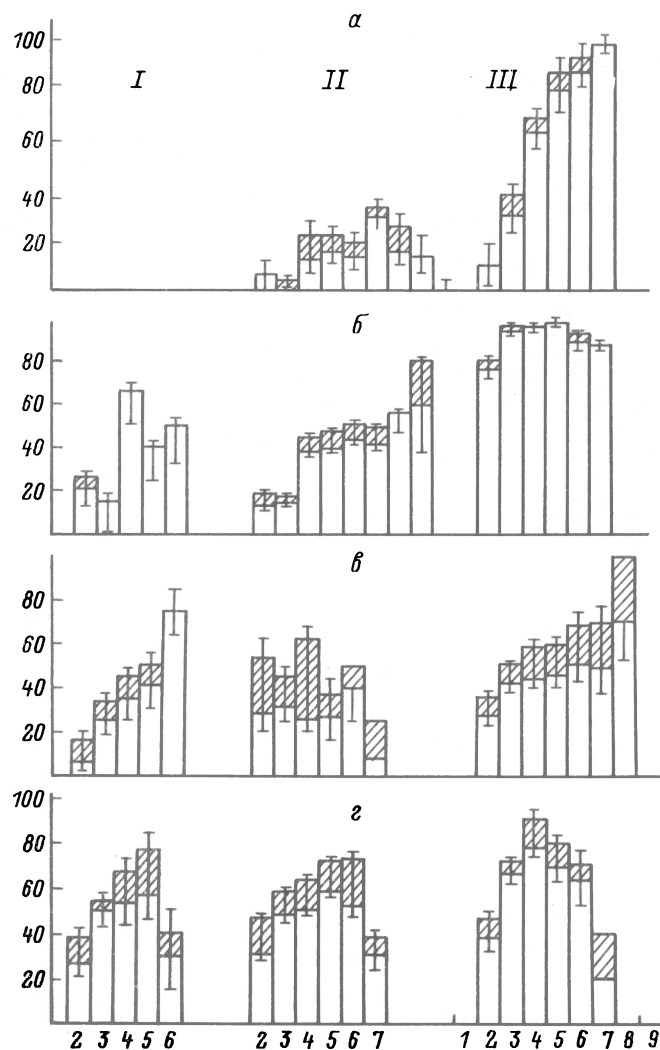


Рис. 3. Возрастная структура зараженной части популяции *L. saxatilis* на субстратах разного типа. *a* — корга у Левин-наволока, август 1982 г.; *б* — то же, июль—сентябрь 1984 г.; *в* — Западная коса Южной губы о. Ряжкова, август 1982 г.; *г* — то же, август 1983 г. Субстраты: *I* — гравий; *II* — фукоиды; *III* — камень. (Данные *1a* отсутствуют). По оси абсцисс — возраст (годы). По оси ординат — экстенсивность инвазии (%). Незаштрихованная часть столбцов — зараженность зрелыми парthenитами микрофаллид моллюсков каждого возраста; заштрихованная — зараженность эмбриональными стадиями. Стандартная ошибка указана отдельно для экстенсивности инвазии зрелыми парthenитами (вниз) и эмбриональными стадиями (вверх).

максимальна на гравии, а старые моллюски преимущественно обнаруживаются в макрофитах (рис. 4).

Таким образом, во время отлива происходит перераспределение моллюсков: молодь преимущественно укрывается в слое гравия, а крупные особи — в толще макрофитов. Подавление способности к таким перемещениям у зараженных моллюсков приводит к мозаичному распределению инвазии в популяции. В результате укрытия здоровых особей в убежища на камнях остаются почти исключительно зараженные моллюски всех возрастных групп. В гравии за счет преимущественной миграции незараженной молодежи понижена как средняя зараженность, так и экстенсивность инвазии молодых моллюсков. В макро-

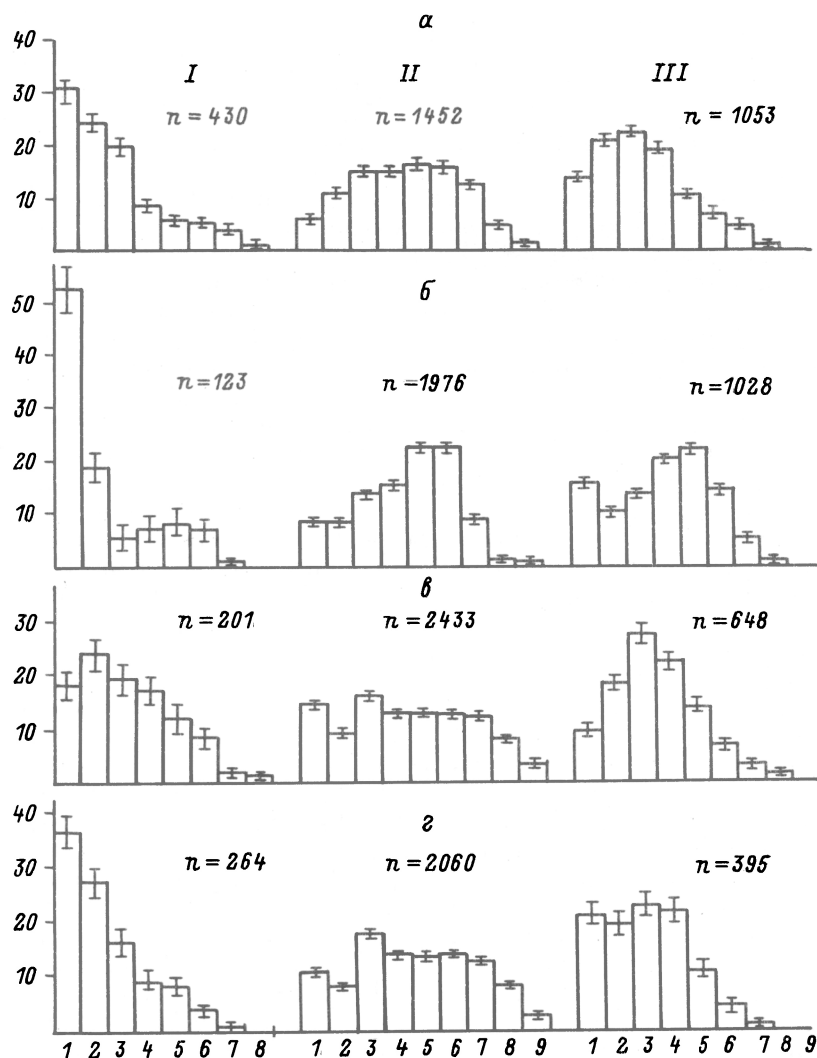


Рис. 4. Возрастная структура популяции *L. saxatilis* на субстратах разного типа.

По оси ординат — доля моллюсков данного возраста (%). Указана стандартная ошибка доли возраста. Возрастная структура определялась с использованием дополнительных выборок; общие объемы использованных выборок указаны около каждой гистограммы. Остальные обозначения такие же, как на рис. 3.

фитах за счет преимущественной миграции здоровых крупных особей снижается зараженность этой возрастной группы и соответственно средняя зараженность. Параллельно с этим происходит миграция здоровых моллюсков с поверхности макрофитов в толщу. В результате на поверхности водорослей остаются в основном зараженные особи. В целом формируется сложная картина мозаично-слоистого распределения инвазии в популяции.

ОБСУЖДЕНИЕ

Биологический смысл подобного нарушения поведения у зараженных моллюсков достаточно очевиден: оставшиеся на поверхности камней и водорослей моллюски имеют значительно больше шансов быть съеденными окончательным

хозяином — птицей. Вероятно, такое увеличение вероятности завершения жизненного цикла весьма существенно при низкой средней экстенсивности инвазии — в этом случае концентрация зараженных моллюсков на поверхности на порядок выше, чем под поверхностью. При высокой средней зараженности абсолютная разница в экстенсивности инвазии больше, но контрастность «расслоения» не столь велика — на поверхности зараженность выше в 2—5 раз. Понятен и тот факт, что эффект «расслоения» связан с микрофаллидами группы «*pygmaeus*». Для завершения жизненного цикла видов именно этой группы необходимо обязательное поедание моллюска птицей. Для видов со свободноживущими церкариями никакого «расслоения» не обнаруживается. Также ясно, почему наблюдаемые эффекты наиболее выпукло проявляются в отношении зрелых партенит, а распределение моллюсков, зараженных эмбриональными стадиями, практически не отличается от здоровых: поедание таких моллюсков птицей просто привело бы к гибели паразита.

Изменение поведения хозяина под действием заражения неоднократно описано в литературе (Mooge, 1984). Существенно, что в разных случаях изменение поведения хозяина увеличивает вероятность завершения жизненного цикла паразита. Основное внимание исследователей обычно обращено на изучение физиологических механизмов изменения поведения, тогда как популяционные последствия этих изменений оставались неизученными. С этой точки зрения особый интерес представляют исследования литорального брюхоногого моллюска *Ilyanassa (Nassarius) obsoleta*. Для этого вида изучены как особенности воздействия разных видов трематод на физиологию и двигательную активность моллюсков (Vernberg e. a., 1967; Stambaugh, McDermott, 1969; Cheng e. a., 1983; Liebman, 1983), так и популяционные последствия нарушения поведения, затрагивающие формирование характерных для этого моллюска агрегационных скоплений (Curtis, Hurd, 1983; Curtis, 1985). Подавление способности к зональным миграциям было обнаружено для *Littorina littorea* при заражении *Cryptocotyle lingua* (Sindermann, Farrin, 1962; Lambert, Farley, 1968). Такое нарушение миграционных способностей расценивалось как механизм «очистения» популяции: здоровые особи на зиму мигрируют в сублитораль, а зараженные остаются в средней литорали, где и погибают под действием низких температур. В баренцевоморских популяциях *L. saxatilis* и *L. nigrolineata* обнаружена мозаичность распределения инвазии, в частности высокая зараженность микрофаллидами моллюсков на камнях (Галактионов, Русанов, 1983; Галактионов, Добровольский, 1984). Тот факт, что сходный эффект обнаруживается разными авторами в разных популяциях 3 видов литторин как в Баренцевом, так и Белом морях, позволяет считать его достаточно универсальным.

Необходимо отметить, что как наши данные, так и данные Галактионова с соавторами являются по сути дела анализом последствий нарушения поведения моллюсков на популяционном уровне. Этот подход не позволяет однозначно решить вопрос о механизмах формирования неравномерного распределения здоровых и зараженных моллюсков в популяциях. Такое распределение может быть обусловлено как преимущественной миграцией здоровых моллюсков в убежища, так и активным выползанием зараженных моллюсков на поверхность камней и макрофитов. Возможно и одновременное действие обоих механизмов. Косвенным свидетельством в пользу первой точки зрения могут служить данные о различном соотношении возрастных групп как среди здоровых, так и зараженных моллюсков на субстратах разного типа. Такое соотношение может формироваться только за счет дифференциального выбора здоровыми моллюсками разных возрастов соответствующего типа субстрата. В упоминавшихся выше работах по *Ilyanassa obsoleta* и *L. littorea* экспериментально показано, что у зараженных моллюсков происходит именно подавление двигательной активности. Эти данные можно рассматривать также в качестве косвенного доказательства правильности первой точки зрения. Окончательно вопрос

о механизмах формирования мозаично-слоистого распределения инвазии в популяциях литторин может быть решен только после проведения специальных экспериментальных исследований.

Л и т е р а т у р а

- Г а л а к т и о н о в К. В. Партеногенетические поколения трематод семейства Microphallidae Travassos, 1920 (развитие, размножение, экология). — Автореф. канд. дис. Л., 1980. 24 с.
- Г а л а к т и о н о в К. В., Д о б р о в о л ь с к и й А. А. Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофаллид группы «pygmaeus» (Trematoda: Microphallidae). — В кн.: Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты, 1984, с. 8—41.
- Г а л а к т и о н о в К. В., Р у с а н о в Н. И. Некоторые эколого-популяционные аспекты взаимоотношений в системе моллюски рода Littorina — партениты трематод на участке побережья Восточного Мурмана. — В кн.: Исследования биологии, морфологии и физиологии гидробионтов. Апатиты, 1983, с. 65—83.
- М и х а й л о в а Н. А. Нарушение ритма приливно-отливных миграций у моллюсков Littorina obtusata и L. saxatilis, зараженных партенитами трематод. — В кн.: Паразиты и болезни водных беспозвоночных. М., 1986, с. 106—108.
- С е р г и е в с к и й С. О., Г р а н о в и ч А. И., М и х а й л о в а 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.
- С е р г и е в с к и й С. О. Анализ зараженности беломорских популяций полиморфного литорального моллюска Littorina obtusata (L.) партенитами трематод. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1985, т. 33, с. 99—124.
- C h e n g T. C., H o w l a n d K. H., M o r a n H. J., S u l l i v a n J. T. Studies on parasitic castration, aminopeptidase activity level and protein concentrations in Ilyanassa obsoleta (Mollusca) parasitised by larval trematodes. — J. Invertebr. Pathol., 1983, vol. 42, p. 42—50.
- C u r t i s L. A. The influence of sex and trematode parasites on carrion response of the estuarine snail Ilyanassa obsoleta. — Biol. Bull., 1985, vol. 169, p. 377—390.
- C u r t i s L. A., H u r d L. E. Age, sex and parasites: spatial heterogeneity in sandflat population of Ilyanassa obsoleta. — Ecology, 1983, vol. 64, p. 819—828.
- L a m b e r t T. C., F a r l e y J. The effect of parasitism by the trematode Cryptocotyle lingua (Creplin) on zonation and winter migration of the common periwinkle Littorina littorea (L.). — Can. j. Zool., 1968, vol. 46, p. 1139—1147.
- L i e b m a n M. Trematode infection in Ilyanassa obsoleta: dependence on size and sex of the host, and effect on chemotaxis. — Biol. Bull., 1983, vol. 165, p. 536.
- M o o r e J. Parasites that change the behavior of their host. — Sci. Am., 1984, vol. 250, p. 108—115.
- S i n d e r m a n n C. J., F a r r i n A. E. Ecological studies on Cryptocotyle lingua (Trematoda: Heterophyidae) whose larvae cause pigment spots of marine fish. — Ecology, 1962, vol. 43, p. 69—75.
- S t a m b a u g h J. E., M c D e r m o t t J. J. The effects of trematode larvae on the locomotion of naturally infected Nassarius obsoletus (Gastropoda). — Proc. Pennsylvania Ac. Sci., 1969, vol. 43, p. 226—231.
- V e r n b e r g W. B., V e r n b e r g F. J. Interrelationships between parasites and their hosts. III Effect of larval trematodes on thermal metabolic response of their molluscan host. — Exp. Paras., 1967, vol. 20, p. 225—231.

ЛГУ; ЗИН АН СССР, Ленинград

Поступила 2.10.1986

EFFECT OF TREMATODES ON THE MICROBIOTOPICAL DISTRIBUTION OF MOLLUSCS LITTORINA OBTUSATA AND L. SAXATILIS

N. A. Mikhailova, A. I. Granovich, S. O. Sergievsky

S U M M A R Y

Qualitative and quantitative collections in the populations of *L. obtusata* and *L. saxatilis* were conducted in two regions of the Kandalaksha Bay from 1981 to 1985. Molluscs staying during the falling tide on the surface of macrophytes were found to be infected more heavily than those hiding in their depth. *L. saxatilis* is characterized by a mosaic distribution of infection: the infection of molluscs on stones is higher than on fucoids and gravel. The ratio between age groups as well as the distribution of parasites in age groups are different on different substrata. The differences revealed are connected only with *Microphallus* species of the group «pygmaeus». The infection with these parasites is supposed to inhibit the ability of molluscs for tidal migrations that causes different distribution of healthy and infected individuals during the falling tide.