

УДК 576.895.122

**ИЗМЕНЕНИЕ СТРОЕНИЯ ПЕНИАЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗ САМЦОВ
ЛИТОРАЛЬНЫХ МОЛЛЮСКОВ *LITTORINA SAXATILIS*
И *L. OBTUSATA* ПОД ВЛИЯНИЕМ ЗАРАЖЕНИЯ
ПАРТЕНИТАМИ ТРЕМАТОД**

© Е. В. Ганжа, А. И. Гранович

Санкт-Петербургский государственный университет
Поступила 18.09.2007

Одним из проявлений результатов сложного взаимодействия партнеров в паразито-хозяйинных системах служит феномен паразитарной кастрации, сопровождающейся в ряде случаев редукцией копулятивного аппарата самца. Влияние заражения моллюсков партенитами трематод (*Microrhaliidae*) продемонстрировано на примере изменений строения пениса самцов двух видов литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*.

Важный аспект взаимоотношений в системе паразит—хозяин — воздействие паразитов на репродуктивную способность хозяина вплоть до полного прекращения функционирования гонад — паразитарной кастрации (Догель, 1941; Гинецинская, 1968; Costau et al., 1991; Digilio et al., 2000; Bollache et al., 2002; da Silva et al., 2002; Calado et al., 2005, и др.). Паразитарная кастрация может быть полной или частичной в зависимости от конкретного типа взаимоотношений паразит—хозяин. Общий биологический смысл этого явления обычно рассматривается в контексте оптимизации использования паразитом энергетических ресурсов хозяина. Предполагается, что значительная часть энергетических запасов хозяина, которая должна быть вовлечена в выполнение его репродуктивной функции, «переключается» паразитом для использования на свое развитие и воспроизводство (de Jong-Brink et al., 2001). Яркие примеры паразитарной кастрации неоднократно описаны при исследовании взаимодействия партенит трематод и их хозяев — брюхоногих и двустворчатых моллюсков (Гинецинская, 1968; Cheng et al., 1973; Costau et al., 1993; Crews, Yoshino, 2001; da Silva et al., 2002, и др.). Сам феномен паразитарной кастрации моллюсков можно связывать как с прямым механическим воздействием на гонаду хозяина (непосредственное использование тканей за счет питания паразита, некроз тканей), так и с опосредованным воздействием (метаболиты паразита). Исследования механизмов воздействия паразитов на репродуктивную систему хозяев позволили для последнего случая выделить также двойную возмож-

ность: прямое воздействие секреторно/экскреторных продуктов деятельности паразитов на половые органы или «непрямое» воздействие посредством регуляции работы нейроэндокринной системы самого хозяина (de Jong-Brink et al., 2001).

Microphallus piriformes Galaktionov, 1983 — один из наиболее распространенных видов трематод, паразитирующий в моллюсках рода *Littorina* на Белом и Баренцевом морях (Granovitch et al., 2000). *M. piriformes* характеризуется диксенным жизненным циклом и соответственно прямой передачей метацеркарий, сформировавшихся внутри спороцист в моллюсках, окончательным хозяевам — питающимся на литорали птицам. Дочерние спороцисты паразита локализируются в гепатопанкреосе и половой системе моллюска-хозяина. При этом в дистальных отделах мужской половой системы спороцисты обнаруживаются чрезвычайно редко (наши наблюдения). У моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*, зараженных спороцистами *M. piriformes*, наблюдаются признаки полной паразитарной кастрации (Гранович, Сергиевский, 1990; Галактионов, 1993; Гранович, Горбушин, 1995), включая значительное уменьшение в размерах копулятивного органа самцов, а также уменьшение количества и величины пениальных желез. В то же время попыток проследить гистологические последствия воздействия этих трематод на половую систему моллюсков-хозяев ранее не предпринималось. В связи с этим основная задача предлагаемой работы — сравнение строения железистой части копулятивного органа моллюсков *L. saxatilis* и *L. obtusata* в норме и в условиях зараженности спороцистами *M. piriformes*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материалов проводили в июле—августе 2004 г. и в июле 2005 г. на Морской биологической станции СПбГУ (о-в Средний, губа Чупа Кандакшского залива Белого моря). Моллюсков *L. saxatilis* и *L. obtusata* собирали вручную с поверхности субстрата. Места сбора материала для исследования (с указанием размера раковины, возраста и количества пениальных желез каждого моллюска) представлены в таблице. У всех моллюсков измеряли высоту и ширину раковины с точностью до 0.1 мм, а также оценивали возраст по кольцам зимней остановки роста на раковине. После измерений моллюсков вскрывали с использованием бинокулярного микроскопа МБС-10 и определяли пол, наличие заражения партенитами трематод, вид паразита и стадию его зрелости. Для исследования отобраны незараженные самцы литторин и самцы, зараженные трематодами *Microphallus piriformes*.

Копулятивный орган каждой особи фиксировали жидкостью Буэна, после чего изготавливали парафиновые срезы по стандартной методике. Во всех случаях анализировали серийные срезы толщиной 10—11 мкм, окрашенные гематоксилином с эозином.

Срезы изучали под микроскопом «Микмед» при увеличении $\times 10$ и $\times 40$. Все измерения производили с помощью объект- и окуляр-микрометра с точностью до 1 мкм. Микрофотографии желез выполнены при увеличении $\times 20$, $\times 40$ с помощью фотокамеры микроскопа Leica и цифрового фотоаппарата Nikon Coolpix 4500.

Схема строения копулятивного органа моллюсков *L. saxatilis* и *L. obtusata*

Копулятивный орган литторинид расположен на правой стороне головы моллюска позади щупальца и представляет собой сравнительно крупное мускулистое тело конической формы. В строении копулятивного органа можно выделить основание, мышечное тело и концевой филламент. Основание

Материал использованный в работе
Collection data

Вид моллюска	Место сбора	Дата сбора	Шир./выс. раковины, мм	Возраст	Количество пениальных желез	Вид паразита
<i>L. saxatilis</i>	Корга у Левина наволока	22.07.04	6.0/6.3	3	7	—
			5.0/5.4	3	8	—
	Юшковская губа	13.07.05	6/7	3	6	—
			6.3/8	4	7	—
			7.3/8.2	4	8	—
			6/6.4	3	9	—
	Губа Яковлева	26.07.05	6.2/7	3	6	—
			8.3/6.9	4	4	Незрелые стадии*
	Корга у Левина наволока		8.2/7.1	4	5	» »
		23.07.05	5/6	3	4	<i>M. piriformes</i> **
<i>L. obtusata</i>	Юшковская губа		6.2/7	4	5	То же
		22.07.04	8.0/8.4	3	18	—
			7.9/8.1	3	15	—
		13.07.05	8.2/8.5	5	17	—
			6.4/6.5	4	12	—
		19.07.05	7.4/7.9	5	18	—
			8.9/9.4	6	11	—
	Губа Яковлева		7.7/7.6	4	13	—
		26.07.05	8.3/7.7	4	9	Незрелые стадии*
			7.3/7.4	4	12	» »
		7.4/7.1	3	8	<i>M. piriformes</i> **	
		7.4/8.4	4	10	То же	

Примечание. * — заражение спороцистами микрофаллид группы «*rugmaeus*», содержащими не полностью сформированные метацеркарии (в тексте для краткости обозначаются как «незрелые стадии»). ** — заражение спороцистами с инвазионными метацеркариями.

обычно складчатое, концевой филамент может быть разной формы и длины (рис. 1). В толще копулятивного органа проходит семяизвергательный канал, открывающийся на конце филамента. Иннервируется копулятивный орган правым pedalным ганглием. Основной объем органа выполнен соединительной тканью и волокнами кольцевой мускулатуры. Обычно в его составе выделяют 2 типа железистых структур: бокаловидные и пениальные железы.

Бокаловидные железы располагаются в эпителии пениса и производят кислый слизистый секрет (Reid, 1986, 1989). Пениальные железы у *L. saxatilis* и *L. obtusata* располагаются на вентральной стороне тела пениса рядом с его складчатым основанием. Форма таких желез чаще всего округлая. Число и расположение пениальных желез различно у этих двух видов. *L. saxatilis* характеризуется небольшим количеством желез (1—10), расположенных чаще всего в один ряд (рис. 1, *A*; 6, *A*, см. вкл.), тогда как у *L. obtusata* они в большинстве случаев располагаются в 2 и более ряда (рис. 1, *B*; 7, *A*, см. вкл.), формируя так называемую «подушку» (Reid, 1996).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Строение пениальных желез самцов *L. saxatilis* и *L. obtusata* характеризуется сходными чертами. У обоих видов каждая железа состоит из секретор-

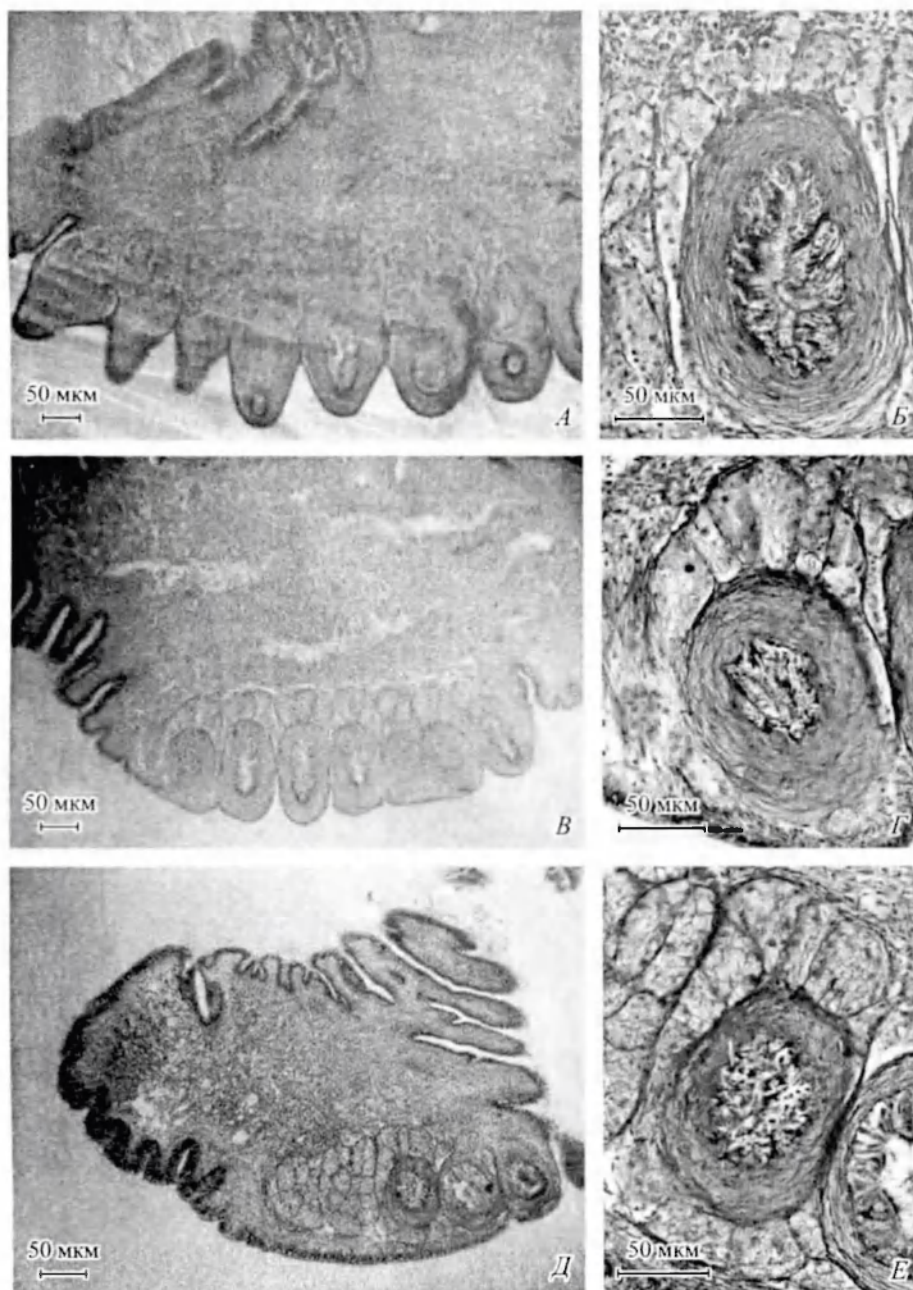


Рис. 6. Микрофотографии пениальных желез *L. saxatilis*.

A, B, Д — расположение желез в копулятивном органе моллюсков: здорового, зараженного незрелыми микрофаллидами группы «*rugtaeus*» и зараженного зрелыми спорозистами с инвазионными метацеркариями *M. piri-formes* соответственно; *Б, Г, Е* — пениальные железы тех же моллюсков.

Fig. 6. Microphotographies of the *Littorina saxatilis* penial glands.

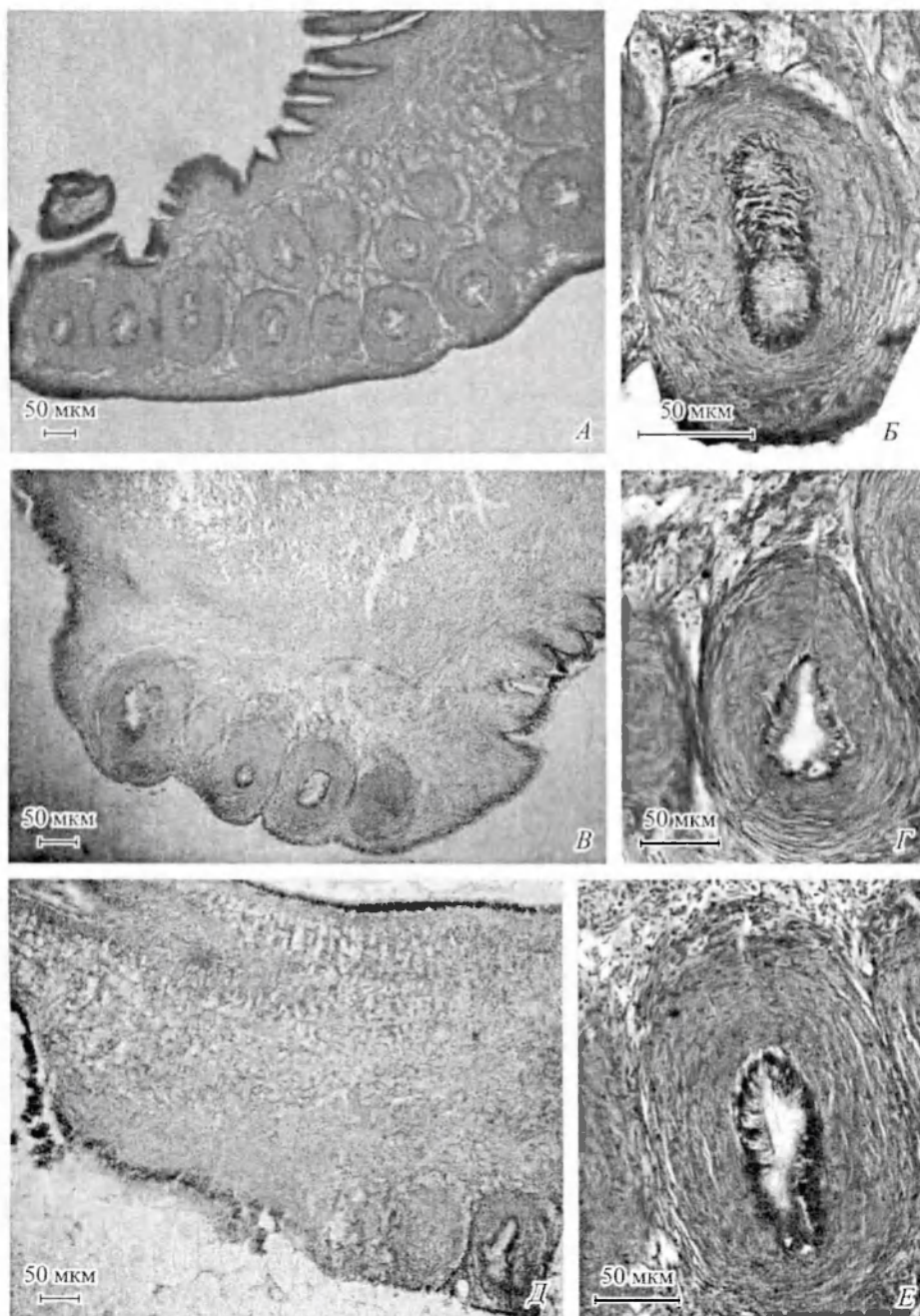


Рис. 7. Микрофотографии пениальных желез *L. obtusata*.

Обозначения те же, что и на рис. 6.

Fig. 7. Microphotographies of the *Littorina obtusata* penial glands.

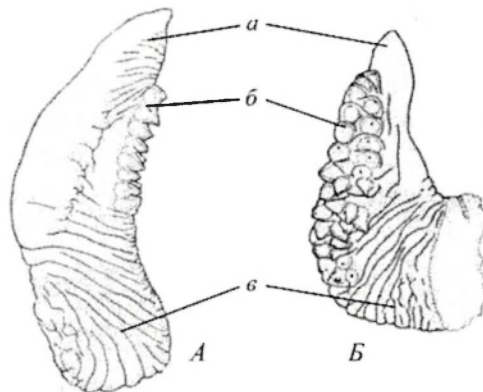


Рис. 1. Строение копулятивного органа *Littorina saxatilis* (А) и *Littorina obtusata* (Б).
 а — концевой филламент, б — пениальные железы, в — складчатое основание (по: Reid, 1996).

Fig. 1. Structure of the copulative of *Littorina saxatilis* (A) and *L. obtusata* (B).

ной части и резервуара (рис. 2; 6, Б; 7, Б). Секреторная часть представлена железистыми клетками (рис. 2), цитоплазма которых характеризуется зернистостью, а ядра крупные, пузырьковидные с хорошо выраженным ядрышком. Железистые клетки собраны в кластеры, каждый из которых ограничен собственной мышечной оболочкой (рис. 2). У *L. saxatilis* это оболочка выражена более отчетливо, тогда как у *L. obtusata* она очень тонкая. Помимо этого имеется и общая мышечная оболочка всего комплекса кластеров железистых клеток (рис. 2). Количество железистых клеток внутри разных кластеров различается, но обычно в каждом кластере в плоскости среза насчитывается 7—12 железистых клеток. Каждая железистая клетка имеет вы-

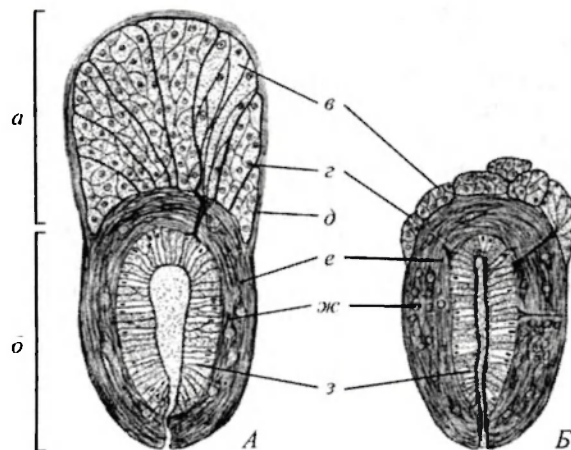


Рис. 2. Схема строения пениальной железы половозрелых незараженных самцов *Littorina saxatilis* (А) и *L. obtusata* (Б).

а — секреторная часть, б — резервуар, в — железистая клетка, г — мышечная обкладка кластера, д — общая мышечная оболочка кластеров, е — продольные мышцы, ж — кольцевые мышцы, з — внутренний эпителий капсулы.

Fig. 2. Scheme of the penial gland in mature noninfected males of *Littorina saxatilis* (A) and *L. obtusata* (B).

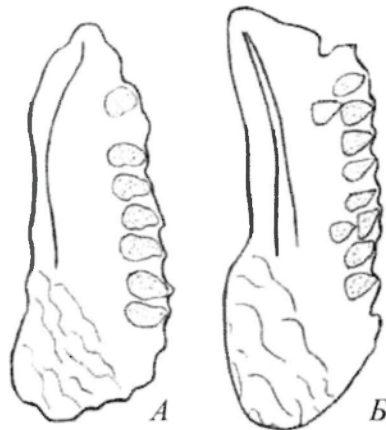


Рис. 3. Строение копулятивного органа зараженных трематодами моллюсков *Littorina saxatilis* (А) и *L. obtusata* (Б).

Fig. 3. Structure of the copulative organ of *Littorina saxatilis* (A) and *L. obtusata* (B) infested by trematodes.

тянутую форму; ее отросток направлен к капсуле резервуара. Отростки всех клеток одного кластера пронизывают мышечную капсулу резервуара единым стволом и входят в состав внутреннего эпителия капсулы. Ядра железистых клеток расположены в расширенной их части, удаленной от стенки капсулы. Высота кластеров (в. кл.) железистых клеток составляет более половины высоты мышечной капсулы (в. м.) (в. кл. / в. м. = $189 \pm 4 / 249 \pm 5$ мкм) у *L. saxatilis*, и примерно 1/5 высоты мышечной капсулы (в. кл. / в. м. = $31 \pm 5 / 166 \pm 4$ мкм) у *L. obtusata*. Железистые кла-

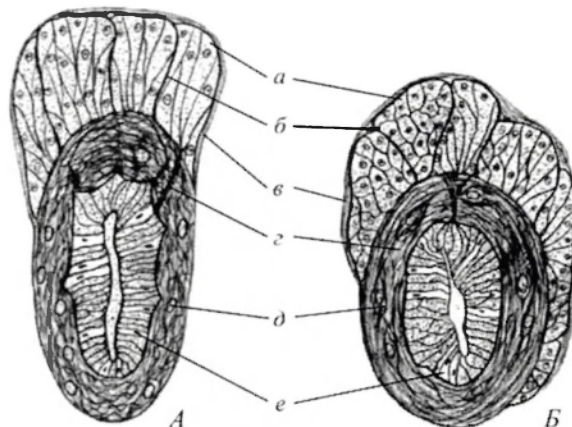


Рис. 4. Схема строения пениальной железы моллюска *Littorina saxatilis*, зараженного незрелыми стадиями микрофаллид группы «*pygmaeus*» (А) и железы моллюска *Littorina saxatilis*, зараженного инвазионными стадиями *M. piriformes* (Б).

a — железистая клетка, *б* — мышечная обкладка кластера, *в* — общая мышечная оболочка кластеров, *г* — продольные мышцы, *д* — кольцевые мышцы, *е* — внутренний эпителий капсулы.

Fig. 4. Scheme of the penial gland in *Littorina saxatilis* infested by immature stages of Microphallidae from «*pygmaeus*» species group (A) and glands of *L. saxatilis* infested by invasion stages of *Microphallus piriformes* (B).

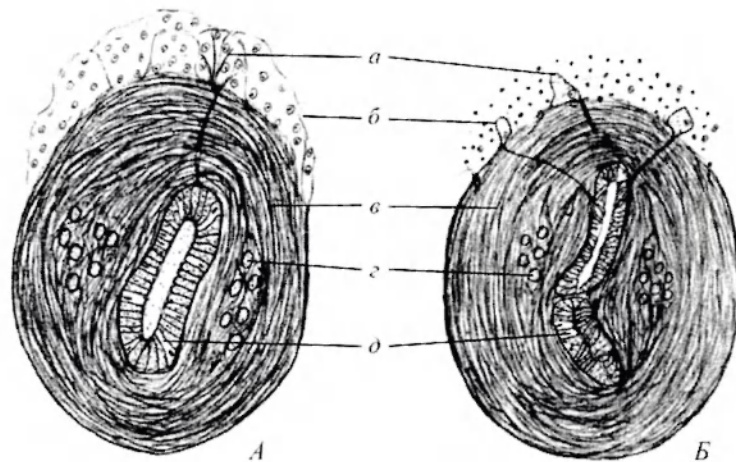


Рис. 5. Схема строения пениальной железы моллюска *Littorina obtusata*, зараженного незрелыми стадиями микрофаллид группы «*pygmaeus*» (А), и пениальной железы моллюска *Littorina obtusata*, зараженного инвазионными стадиями *M. piriformes* (Б).

a — железистая клетка, *б* — мышечная обкладка кластера, *в* — продольные мышцы, *г* — кольцевые мышцы, *д* — внутренний эпителий капсулы.

Fig. 5. Scheme of the penial gland in *Littorina obtusata* infested by immature stages of Microphallidae from «*pygmaeus*» species group (А) and penial gland of *L. obtusata* infested by invasion stages of *Microphallus piriformes* (Б).

стеры окружают мышечную капсулу резервуара сплошным слоем. Наибольшее их количество примыкает к стороне капсулы, противоположной ее выводу протоку.

Резервуар пениальной железы представляет собой толстостенную капсулу, состоящую из продольных и поперечных мышечных волокон. Внутренняя полость резервуара выстлана ресничным эпителием и содержит секрет. Просвет капсулы открывается наружу отверстием на вентральной стороне пениса. У *L. saxatilis* форма мышечной капсулы в разных железах одной особи может быть овальной или эллипсовидной, у *L. obtusata* капсулы чаще всего овальной формы. Капсула резервуара сложена продольными и кольцевыми мускульными волокнами (рис. 2). У *L. saxatilis* кольцевые мышцы располагаются равномерно по всей капсуле, а у *L. obtusata* образуют скопление из нескольких десятков пучков, локализованное в средней части капсулы. Однако отдельные волокна могут располагаться и вне этого скопления. Клетки эпителия капсулы (рис. 2) прозрачные. Между эпителиальными клетками располагаются отростки железистых клеток, заполненные мелкозернистым секретом. У *L. obtusata* эпителиальные клетки цилиндрические, ядра располагаются в их базальных частях приблизительно на одном уровне. Аналогичное строение имеет лишь дистальная часть эпителия капсулы *L. saxatilis*. В проксимальном отделе просвета капсулы этого вида клетки эпителия крупнее, закономерного расположения ядер в базальной части клеток не наблюдается.

Таким образом, пениальные железы незараженных самцов *L. obtusata* и *L. saxatilis* состоят из нескольких кластеров железистых субэпителиальных клеток, выделяющих секрет в один резервуар, просвет которого выстлан цилиндрическим ресничным эпителием. По-видимому, за счет сокращения мускулатуры резервуара секрет далее выводится наружу на поверхность пениса. Наблюдаемая структура пениальных желез свидетельствует об их при-

надлежности к железам экзокринного типа. Функциональная значимость пениальных желез в литературе практически не обсуждается, хотя их широкое распространение у гастропод свидетельствует о важности выполняемых функций в репродукции этих моллюсков. Высказывалось лишь предположение о том, что секрет пениальных желез помогает пенису удерживаться в мантийной полости самки по время копуляции на стадии передачи спермы самке (Hуman, 1967; Reid, 1996).

У зараженных трематодами самцов литторин наблюдается частичная редукция копулятивного органа. Это проявляется в уменьшении размера пениса (длина / ширина $4.5 \pm 1.2 / 3 \pm 1$ мм у здорового и $2.9 \pm 0.5 / 1.8 \pm 0.3$ мм у зараженного моллюска при одинаковом размере раковины), уменьшении количества пениальных желез у обоих видов (рис. 3; 6, В, Д; 7, В, Д). В отличие от пениса здорового моллюска резервуары пениальных желез более глубоко погружены в тело копулятивного органа.

Гистологическое строение пениальных желез *L. saxatilis* и *L. obtusata*, зараженных трематодами *M. piriformes*, существенно различается. У *L. saxatilis* эти изменения касаются и мышечной капсулы резервуара, и кластеров железистых клеток пениальной железы. Стенка мышечной капсулы зараженных моллюсков тоньше, чем у здоровых особей (36 ± 5 и 50 ± 4 мкм соответственно при равных размерах капсулы). При этом у моллюска, зараженного незрелыми стадиями микрофаллид, продольные мышечные волокна стенки капсулы формируют складки, не характерные для структуры капсулы здорового моллюска. В связи с указанной складчатостью мускулатуры просвет капсулы приобретает на срезе не округлую, а звездчатую форму (рис. 4, А; 6, Г).

Клетки железистых кластеров моллюсков, зараженных инвазионными стадиями *M. piriformes*, характеризуются небольшим количеством зернистого секрета в цитоплазме и, наоборот, крупными прозрачными вакуолями, составляющими большую часть объема всего кластера. Протоки железистых клеток открываются в резервуар, проходя через мышечную капсулу. Важно отметить, что у моллюсков, зараженных спороцистами с еще не сформированными метацеркариями, «вакуолизации» железистых клеток не наблюдается. У моллюсков, зараженных спороцистами с инвазионными метацеркариями, продольная и поперечная оси резервуара становятся приблизительно равными, а сама форма резервуара на срезе — более сферической, чем эллипсоидной (рис. 4, Б; 6, Е). Железистые кластеры располагаются практически вокруг резервуара железы, а не преимущественно вокруг верхней его части, как у здоровых *L. saxatilis* (рис. 4, Б; 6, Е).

На основании полученных данных можно предположить, что в результате формирования инвазионных метацеркарий *M. piriformes* пениальные железы *L. saxatilis* претерпевают следующие перестройки. Продукция секрета железистыми клетками в значительной степени снижается. Наблюдается уменьшение объема резервуара, возможно, за счет дегенерации одних мышечных волокон и более компактной «упаковки» оставшихся. Вероятно, именно с этим можно связать появление характерной складчатости волокон и формирование звездчатой формы просвета. С уменьшением объема резервуара может быть связано и наблюдаемое у зараженных особей расположение железистых кластеров почти вокруг всего его периметра.

Строение пениальных желез, зараженных *L. obtusata*, характеризуется иными особенностями. Наибольшие различия по сравнению с железами здоровых моллюсков касаются строения кластеров железистых клеток. У литторин, зараженных незрелыми стадиями микрофаллид, число класте-

ров железистых клеток меньше, их границы менее выражены (рис. 5, А; 7, Г). У моллюсков, зараженных спороцистами с инвазионными метацеркариями наблюдаются лишь отдельные клетки железистых кластеров (рис. 5, Б; 7, Е). Основной объем кластеров заполнен клетками соединительной ткани, характеризующимися мелкими, компактными ядрами. Таким образом, соединительная ткань располагается практически вплотную к мышечной капсуле железы. Сами капсулы характеризуются сферической (а не вытянуто-овальной, как у здоровых моллюсков) формой (рис. 5; 7, Г, Е). Мышечная стенка капсулы толстая, почти в 2 раза толще, чем у здорового моллюска: половина (52 мкм) и треть (30 мкм) ширины капсулы соответственно; складчатости мышечных волокон не наблюдается. Просвет резервуара капсулы становится меньше, чем у здоровых особей из-за большой толщины стенки мышечной капсулы.

Изменения строения пениальных желез, связанные с заражением *M. piriformes*, по-видимому, препятствует их нормальному функционированию у обоих видов моллюсков. Форма резервуара изменяется, уменьшается его просвет. Резервуар оказывается погруженным глубже в ткань копулятивного органа. Количество обнаруживаемых на срезах наполненных секретом клеток сокращается. У *L. saxatilis* это связано в первую очередь с прекращением формирования секрета и сопутствующей вакуолизацией железистых клеток, а у *L. obtusata* — с дезинтеграцией кластеров, которая, по-видимому, сопровождается уменьшением количества секреторных клеток. Отмеченные различия строения желез у зараженных *L. saxatilis* и *L. obtusata* лишь с очень большой осторожностью можно трактовать как межвидовые в связи с небольшим объемом проанализированного материала. Возможно, наблюдаемые различия связаны не с видовой принадлежностью хозяина, а с неодинаковым временем, прошедшим с момента заражения.

Наблюдаемые изменения строения пениальных желез при заражении *M. piriformes* должны происходить достаточно быстро. Об этом свидетельствуют данные по строению желез самцов, зараженных незрелыми стадиями развития микрофаллид группы «*pygmaeus*». Продолжительность развития их локальной гемипопуляции от момента заражения моллюска до формирования инвазионных метацеркарий в дочерних спороцистах оценивается в 1.5—2 мес. (Галактионов, Добровольский, 1984). При этом формирование дочерних спороцист происходит приблизительно через месяц после заражения. Таким образом, моллюски, собранные нами в конце июля и содержащие еще незрелые дочерние спороцисты, заразились не ранее июня. Следовательно, все изменения в строении пениальных желез самцов, зараженных паразитами, находящимися на этой стадии развития, совершаются в пределах 1—1.5 мес.

Использованный в работе материал по строению пениальных желез моллюсков, зараженных инвазионными стадиями *M. piriformes*, свидетельствует о том, что процесс паразитарной кастрации затрагивает все отделы половой системы самцов литторин. При этом если собственно гонада и ее проксимальные выводящие пути могут находиться под непосредственным воздействием локализующихся там дочерних спороцист, дистальные отделы, включая копулятивный орган, как правило, свободны от паразитов. Таким образом, наблюдаемые гистологические и функциональные изменения этой части половой системы могут возникать только в результате дистантного воздействия паразитов за счет их экскреторно/секреторных продуктов. Вопрос же о прямом или опосредованном воздействии этих продуктов требует специального экспериментального исследования.

Самцы беломорских *L. saxatilis* и *L. obtusata* становятся половозрелыми в возрасте 2—3 лет (Сергиевский и др., 1991). Наши данные показывают, что заражение *M. piriformes* может происходить как до наступления половозрелости, так и после этого момента. В первом случае воздействие паразита будет выражаться в торможении развития копулятивного аппарата. Во втором — речь будет идти собственно о редукции уже сформированных систем. Возраст использованных в работе зараженных инвазионными стадиями *M. piriformes* моллюсков оценивается в 3 и 4 года. Таким образом, учитывая возможность длительного паразитирования инвазионных стадий *M. piriformes* в моллюсках, мы не можем однозначно ответить на вопрос о времени заражения по отношению к моменту наступления половозрелости. Этот вопрос важен для прояснения последовательности тканевых реакций хозяина при заражении и далее для обсуждения возможных механизмов воздействия паразитов на репродуктивную систему хозяина.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 07-04-01376).

Список литературы

- Галактионов К. В., Добровольский А. А. 1984. Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофаллид группы «*rugosus*» (Trematoda: Microphallidae). В кн.: Эколого-паразитическое исследование северных морей. Апатиты: Наука. 8—41.
- Галактионов К. В. 1993. Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем. Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра АН СССР. 190 с.
- Гинецинская Т. А. 1968. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука. 410 с.
- Гранович А. И., Сергиевский С. О. 1990. Оценка репродуктивной структуры популяций моллюска *L. saxatilis* (Olivi) (Gastropoda, Prosobranchia) в Белом море. Зоол. журн. 69 (8) : 32—41.
- Гранович А. И., Горбушин А. М. 1995. Различия зараженности самок и самцов литоральных моллюсков рода *Littorina* и *Hydrobia* Кандалакшского залива Белого моря парентитами трематод. Паразитология. 29 (3) : 167—178.
- Догель В. А. 1941. Курс общей паразитологии. Л.: Гос. уч. пед. изд-во. 297 с.
- Сергиевский С. О., Гранович А. И., Михайлова Н. А. 1991. Возрастная структура популяций брюхоногих моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* в Белом море. В сб.: Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. Тр. ЗИН РАН СССР. 233 : 79—126.
- Bollache L., Rigaud T., Cezilly F. 2002. Effects of two acanthocephalan parasites on the fecundity and pairing status of female *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda). Journ. Invertebr. Pathol. 79 : 102—110.
- Calado R., Bartilotti C., Narciso L. 2005. Short report on the effect of a parasitic isopod on the reproductive performance of a shrimp. Journ. Exper. Marine Biol. and Ecol. 321 : 13—18.
- Cheng T. C., Sullivan J. T., Harris K. R. 1973. Parasite castration of the marine prosobranch gastropod *Nassarius obsoletus* by sporocysts of *Zoogonus rubellus* (Trematoda): Histopathology. Journ. Invertebr. Pathol. 21 (2) : 183—190.
- Costau C., Renaud F., Delay B. et al. 1991. Mechanisms involved in parasitic castration: In vitro effects of the trematode *Proserhynchus squamatus* on the gametogenesis and the nutrient storage metabolism of the marine bivalve mollusc *Mytilus edulis*. Exper. parasitol. 73 (1) : 36—43.

- Costau C., Robbins I., Delay B. et al. 1993. The parasitic castration of the mussel *Mytilus edulis* by the trematode parasite *Prosorhynchus squamatus*: specificity and partial characterization of endogenous and parasite-induced anti-mitotic activities. *Compar. Biochem. Physiol. Part A: Physiology*. 104 (2) : 229–233.
- Crews A. E., Yoshino T. P. 2001. *Schistosoma mansoni*: Influence of infection on levels of translatable mRNA and on polypeptide synthesis in the ovotestis and albumen gland of *Biomphalaria glabrata*. *Exper. Parasitol.* 72 (4) : 368–380.
- Da Silva P., Magalhaes A., Barracco M. 2002. Effects of *Bucephalus* sp. (Trematoda: Bucephalidae) on *Perna perna* mussels from a culture station in Ratones Grande Island, Brazil. *Journ. Invertebr. Pathol.* 79 : 154–162.
- De Jong-Brink M., Bergamin-Sassen M., Solis Soto M. 2001. Multiple strategies of schistosomes to meet their requirements in the intermediate snail host. In: *Schistosome strategies in snails*. 129–141.
- Digilio M., Isidoro N., Tremblay E. et al. 2000. Host castration by *Aphidius ervi* venom proteins. *Journ. Insect Physiol.* 46 : 1041–1050.
- Granovitch A. I., Sergievsky S. O., Sokolova I. M. 2000. 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*. 41 : 53–64.
- Hyman L. H. 1967. *The Invertebrates*. Vol. IV. Mollusca I. Mebraw-Hill.
- Reid D. G. 1986. *The Littorinid Molluscs of Mangrove Forest in the Indo-Pacific Region: the Genus Littoraria*. Natural History.
- Reid D. G. 1989. The comparative morphology, phylogeny and evolution of the gastropod family Littorinidae. *Philosoph. Trans. Roy. Soc. of London. Ser. B*. 324 : 1–110.
- Reid D. G. 1996. *Systematics and evolution of Littorina*. London: The Ray Society. 463 p.

MODIFICATION OF THE STRUCTURE OF PENIAL GLANDS IN MALES
OF THE INTERTIDAL MOLLUSCS *LITTORINA SAXATILIS* AND *L. OBTUSATA*
UNDER THE INFLUENCE OF THE INFESTATION BY TREMATODE
PARTHENITES

E. V. Ganzha, A. I. Granovich

Key words: *Microphallus piriformes*, sporocysts, *Littorina saxatilis*, *Littorina obtusata*, copulatory organ, penial glands.

SUMMARY

Sporocysts of the «*pygmaeus*» microphallides (*Microphallus piriformes*) are localized in hepatopancreas and gonads of *Littorina* molluscs causing total parasitic castration. A histological study of penial glands in *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* males infested with trematodes *M. piriformes* has been made. Copulatory organs of noninfested molluscs, molluscs after recent contamination (with not completely formed daughter sporocysts), and molluscs containing mature metacercariae inside daughter sporocysts were examined. Based on the data obtained, probable dynamics of the histological structure of infested glandular apparatus was established. It was shown, that the trematode infestation have an influence on the muscular and secretory parts of penial glands. The wall of the penial gland muscular capsule becomes more fine in infested *L. saxatilis*. On the contrary, this wall is vastly thicker in infested *L. obtusata*, as compared with noninfested individuals. Glandular cells of the molluscs' penial glands decreases the amount of granular secret in both species. In *L. obtusata* the number of secretory cells is shown to be reduced up to their total disappearance. The above pathological changes probably prevent normal function of penial glands.