

УДК 576.895.122

**ВОЗДЕЙСТВИЕ ПАЗАРИТОВ НА АДАПТАЦИИ ХОЗЯИНА
К АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ:
ПАЗАРИТО-ХОЗЯИННАЯ СИСТЕМА
ПАРТЕНИТЫ ТРЕМАТОД—МОЛЛЮСКИ**

© В. Я. Бергер, К. В. Галактионов, В. В. Прокофьев

В лабораторных условиях исследовалась устойчивость беломорских литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* к экстремальным параметрам внешней среды. Сравнивались животные из различных местообитаний, отличающиеся по зараженности партенитами трематод группы «ругмаеус», преимущественно видом *Microphallus piriformes* (Microphallidae). Показано, что эти паразиты не оказывают значимого влияния на устойчивость моллюсков к обсыханию и экстремально высокой температуре. В то же время резистентность моллюсков из сильно зараженных поселений к опреснению оказалась ниже, чем из слабо зараженных. Полученные данные обсуждаются в контексте имеющихся в литературе представлений о механизмах резистентности моллюсков к разным типам стрессовых воздействий и характере взаимоотношений партенит группы «ругмаеус» с литторинами. Обосновывается необходимость дифференциального подхода к анализу воздействия трематод на зараженных моллюсков, учитывающего как особенности конкретных паразито-хозяйинных систем, так и различия в механизмах устойчивости хозяев.

В паразитологической литературе прочно утвердилось представление об однозначно отрицательном воздействии партенит трематод на резистентность моллюсков-хозяев к стрессовым значениям неблагоприятных факторов внешней среды. Представления эти в основном базируются на результатах относительно небольшого числа экспериментальных исследований (Oliver, Brand, von, 1953; Vernberg, Vernberg, 1963; Бергер, Кондратенков, 1974; Бергер, 1976, 1986; Tallmark, Norrgren, 1976, и др.). При этом анализ количественных данных, приводимых в некоторых работах (Vernberg, Vernberg, 1963; Riel, 1975), показал, что различия в выживаемости задействованных в опытах зараженных и незараженных моллюсков далеко не всегда статистически достоверны (Галактионов, 1990). Накапливаются и материалы, свидетельствующие об отсутствии либо даже о положительном влиянии паразитирования партенит трематод на устойчивость моллюсков к ряду стрессовых воздействий (Riel, 1975; Sousa, Gleason, 1989; Галактионов, 1990, 1993). Такая неоднородность имеющихся на сегодняшний день данных наряду с их малочисленностью побудила нас продолжить исследования в этом направлении.

При изучении устойчивости зараженных моллюсков весьма важным представляется учет характера взаимоотношений в конкретной системе паразит—хозяин. Разные по своей морфофункциональной организации партениты оказывают разное по степени патогенности воздействие на организм моллюска-хозяина (James, 1965; Yoshino, 1976a, 1976b; Crews, Esch, 1987; Huffman, Fried, 1985, и др.). Не может не сказываться на физиологическом состоянии моллюска-хозяина и миграция покинувших партениты церкарий, и их созревание в организме моллюска, характерное для ряда трематод

(Notocotylidae, Pronoccephalidae и др.). Поэтому для прояснения ситуации с характером влияния паразитирования трематод на резистентность моллюсков необходим анализ разных паразито-хозяйинных систем. Для настоящего исследования нами выбрана система, в которой отсутствует фаза свободно перемещающихся в теле моллюска и выходящих затем во внешнюю среду церкарий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в августе—сентябре 1999 г. на Беломорской биологической станции им. академика О. А. Скарлато Зоологического института РАН, расположенной на мысе Картеш в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря.

Материалом для экспериментов послужили моллюски *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792), которых собирали с камней в среднем горизонте литорали о. Кереть и корги (островок, покрываемый водой в прилив) у мыса Левин Наволок губы Чупа. Предварительно по 300 экз. *L. saxatilis* с каждой точки сбора были подвергнуты паразитологическому обследованию. Моллюсков вскрывали под бинокуляром МБС-10 и определяли отсутствие либо наличие заражения партенитами трематод, а в последнем случае и вид паразита. Результаты исследования (табл. 1) показали, что в моллюсках из поселений о. Кереть и корги у Левин Наволока доминирует вид *Microphallus piriformes* Galaktionov, 1983 (сем. Microphallidae). Он входит в состав микрофаллид группы «pygmaeus», жизненный цикл которых проходит без участия второго промежуточного хозяина. Метациркарии созревают до инвазионного состояния внутри дочерних спороцист, а заражение окончательного хозяина (морские утки, чайки) происходит при поедании им моллюсков, содержащих зрелые личинки (Галактионов, 1983). Партениты остальных видов трематод, включая и другого представителя группы «pygmaeus» — вид *Microphallus pygmaeus* (Levinsen, 1881), встречаются в обследованных нами моллюсках значительно реже (табл. 1). Поскольку на Белом море практически невозможно найти поселение литторин, свободное от инвазии микрофаллидами группы «pygmaeus» (Галактионов, 1993), то в настоящем исследовании мы классифицировали моллюсков из поселения о. Кереть как «слабо зараженных», а с корги у Левин Наволока как «сильно зараженных». В выполненных экспериментах первые рассматривались как контрольная группа.

В опытах использовались только свежесобранные на литорали моллюски с высокой раковины 6—10 мм. Об их резистентности к различным внешним воздействиям судили по времени переживания или по количеству моллюсков, выживших через определенное время после помещения в стрессовые условия.

Опыты по выяснению устойчивости к опреснению и обсыханию проводились при комнатной температуре 15—18°. Большое число подопытных животных (по 3—4 тыс. экз. на каждую серию) помещали соответственно либо в кристаллизаторы с пресной водой, сменявшейся через сутки, либо в находящиеся на воздухе кюветы, дно которых покрывалось слоем фильтровальной бумаги. Периодически, начиная с нескольких суток после начала опыта, тестировали количество живых и мертвых моллюсков. Для этого порции подопытных животных (150—200 шт.), находившихся в пресной воде и/или на воздухе, переносили в морскую воду нормальной для Белого моря солености (25—26 ‰) на 24 ч. Затем подсчитывалось количество активных и неподвижных (мертвых) моллюсков, выживавшее в %.

Опыты по определению теплоустойчивости моллюсков проводились в двух вариантах. В первом случае моллюски помещались в чашки Петри (без воды), которые находились в воздушном термостате при температуре $37 \pm 1^\circ$. Во второй серии опытов моллюски помещались в сосуд с морской водой, нагревавшейся в водяном термостате U-10 от 20 до 47° постепенно со скоростью 1° за 5 мин. Тестирование числа живых и мертвых моллюсков производилось периодически подобно тому, как это описано выше.

Достоверность различий в выживаемости сильно и слабо зараженных моллюсков во всех выполненных экспериментах оценивалась по критерию Фишера (Лакин, 1973).

Таблица 1

Зараженность (%) моллюсков *L. saxatilis*
из двух поселений губы Чупа Белого моря
партенитами трематод

Table 1. Prevalence (% of snails infected)
of digenean parthenites in molluscs *L. saxatilis*
from two intertidal sites of the Chupa Bay, White Sea

Вид трематод	Корга у Левин Наволока	О. Кереть
Незрелые партениты микрофаллид	0.9	3.3
<i>Microphallus pygmaeus</i>	0.6	4.3
<i>M. piriformes</i>	97.9	21.7
<i>Cryptocotyle lingua</i>	0.3	0.7
<i>Himasthla elongata</i>		0.3
<i>Renicola roscovita</i>		1
<i>Podocotyle atomon</i>		0.7
Общая зараженность	99.7	32

Помимо устойчивости к факторам среды определялась скорость потери солей у моллюсков, зараженных партенитами доминирующего вида *M. piriformes*, и особей, свободных от инвазии трематодами. Для этого взвешенные на торсионных весах подопытные животные помещались в сосуды с дистиллированной водой объемом 100 мл. Периодически производилось электрокондуктометрическое определение содержания солей (Хлебович, Бергер, 1975), изменявшегося по мере того, как моллюски, закрывшие оперкулюмом устье раковины, теряли соли. Скорость потери солей пересчитывалась в мг NaCl на 1 г веса в час (мг NaCl/г/ч). Число измерений в этих опытах варьировало от 10 до 24. Анализ полученных данных проводился после того, как использованные для определения скорости потери солей моллюски были вскрыты и разделены на инвазированных *M. piriformes* и не содержащих партенит каких-либо видов трематод особей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При длительной осушке интенсивность гибели сильно зараженных литторин либо такой же, как и слабо зараженных (срок 17 дней с начала эксперимента), либо достоверно ниже ($P < 0.01$ на сроках 19 и 21 день с начала эксперимента) (рис. 1). Аналогично этому у сильно зараженных моллюсков показатели теплоустойчивости оказались по крайней мере не ниже, а в ряде случаев существенно выше ($P < 0.01$ на сроке 30 ч с начала нагревания на воздухе и $P < 0.001$ при температуре 44° при нагревании в воде) (рис. 2, 3), чем у слабо зараженных. В то же время в опыте по длительному содержанию в пресной воде выявилась значимая ($P < 0.01$ на сроках 4 и 5 суток, $P < 0.05$ на сроке 7 суток и $P < 0.001$ на сроке 9 суток с начала эксперимента) тенденция к снижению резистентности у сильно зараженных моллюсков (рис. 4). При этом обе сравниваемые группы литторин достоверно не различались по скорости потери солей (табл. 2).

Судя по полученным данным, у моллюсков из популяции с почти 100 %-ной зараженностью партенитами *M. piriformes*, не происходит снижения резистентности к обсыханию и повышенной температуре по сравнению с особями из гораздо менее зараженного поселения. Наоборот, наблюдается даже некоторое, хотя и весьма незначительное, повышение устойчивости к этим факторам среды. Более зараженные литорины между тем демонстрируют меньшую устойчивость по отношению к пресной воде.

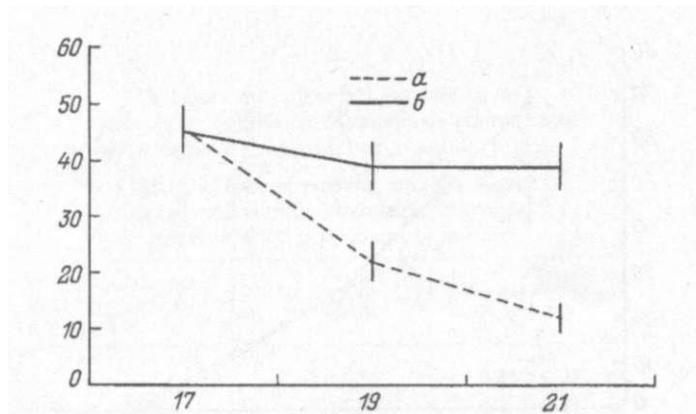


Рис. 1. Темп смертности сильно и слабо зараженных моллюсков *L. saxatilis* при длительной осушке при комнатной температуре 15–18°.

По оси абсцисс — дни с начала эксперимента; по оси ординат — процент выживших особей; *a* — слабо зараженные моллюски; *b* — сильно зараженные моллюски.

Fig. 1. Mortality rates of high infected (*b*) and low infected molluscs *L. saxatilis* by prolonged desiccation under room temperature 15–18°.

Наши результаты вполне соответствуют полученным ранее для паразито-хозяйинной системы литорины—партениты микрофаллид группы «*pygmaeus*». У беломорских моллюсков *Littorina obtusata*, сильно зараженных партенитами преимущественно вида *M. piriformes*, была выявлена пониженная устойчивость к опреснению по сравнению с мало зараженными особями (Сергиевский и др., 1986). Сходные результаты были получены и в опытах с баренцевоморскими *L. saxatilis* (Галактионов, 1990, 1993), причем в этом случае в составе микрофаллид группы «*pygmaeus*» доминировал не вид *M. piriformes*, а *M. pygmaeus*. При воздействии же длительного обсыхания при температуре 12°, экстремально высокой (32°) и низкой (-4 и -7°) температурах темпы гибели сильно и слабо зараженных баренцевоморских литторин были примерно одинаковыми, а в ряде случаев сильно зараженные моллюски демонстрировали более высокую устойчивость (Галактионов, 1990, 1993).

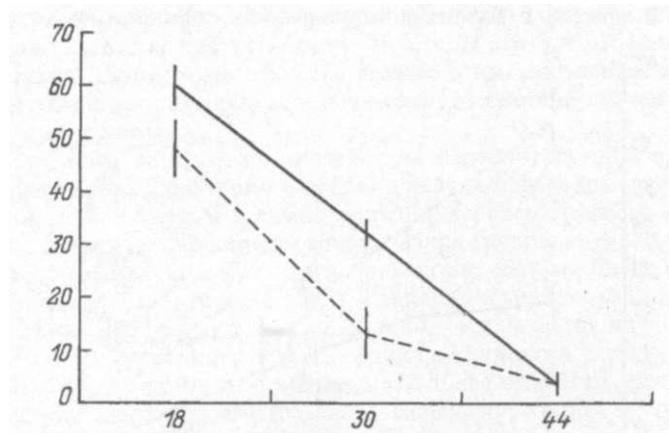


Рис. 2. Темп смертности сильно и слабо зараженных моллюсков *L. saxatilis* при осушке при 37°.

По оси абсцисс — часы с начала эксперимента.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 2. Mortality rates of high infected (*b*) and low infected (*a*) molluscs *L. saxatilis* by desiccation under temperature 37°.

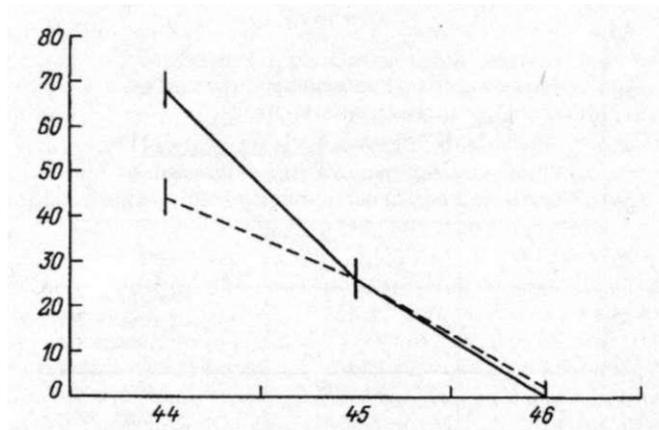


Рис. 3. Процент выживших сильно и слабо зараженных моллюсков *L. saxatilis* при нагревании воды.

По оси абсцисс — температура.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 3. Percent of survived high infected (6) and low infected (a) molluscs *L. saxatilis* by heating in water.

Дифференциальное влияние изученных нами паразитов на резистентность хозяев может свидетельствовать о существенных отличиях в механизмах устойчивости литторин к различным факторам среды. Детальное обсуждение этого вопроса затруднительно, поскольку механизмы резистентности исследованы далеко не достаточно.

Для моллюсков весьма важным приспособлением, обеспечивающим их большее или меньшее переживание как в пресной воде, так и на осушке, является способность изолироваться от внешней среды, захлопывая створки раковины (*Bivalvia*) или закрывая ее устье оперкулюмом (*Gastropoda*) (Бергер, 1986; Berger, Kharazova, 1997).

Тот факт, что сильно или слабо зараженные *M. piriformes* литторины не отличались по скорости потери солей, свидетельствует в первую очередь о том, что партениты этого вида не влияют на эффективность герметизации мантийной полости у изолировавшихся от среды обитания моллюсков. По-видимому, этот вывод справедлив и для всех представителей группы «ругмаеус». На это указывают упомянутые выше результаты опытов с баренцевоморскими литторинами, у которых видовой

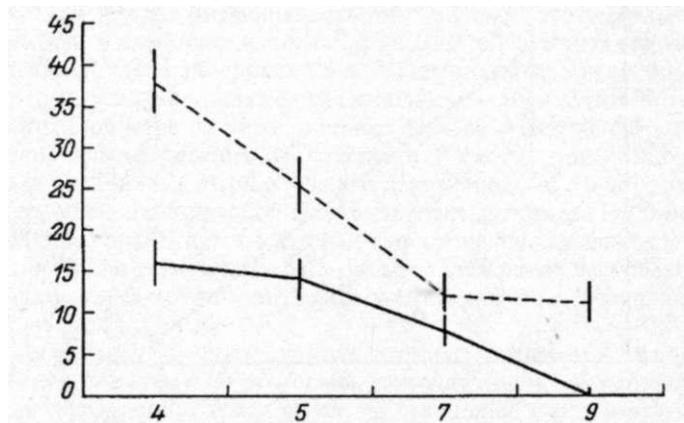


Рис. 4. Темп смертности сильно и слабо зараженных моллюсков *L. saxatilis* при содержании в пресной воде.

Обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 4. Mortality rates of high infected (a) and low infected (6) molluscs *L. saxatilis* kept in fresh water.

Таблица 2

Скорость потери солей (мг NaCl/г/ч)
у моллюсков *L. saxatilis*, зараженных партенитами
M. piriformes и свободных от инвазии ($M \pm m$)

Table 2. Rate of salts loss (mg NaCl/g/h)
in infected with *M. piriformes* parthenites
and uninfected periwinkles *L. saxatilis*

Время с момента помещения в пресную воду, ч	Зараженные моллюски	Незараженные моллюски
2	0.62 ± 0.2	0.85 ± 0.22
15	0.27 ± 0.08	0.27 ± 0.1
36	0.1 ± 0.01	0.11 ± 0.01

состав заражения микрофаллидами группы «*pygmaeus*» примерно определяется соотношением 70 % *M. pygmaeus*, 26 % *M. piriformes*, 2.5 % *M. pseudopygmaeus* и 0.5 % *M. triangulatus* (Галактионов, перс. набл).

Очевидно, что гибель в пресной воде литторин, которые обладают высокоэффективной системой герметизации мантийной полости, не определяется осмотическим шоком. Она детерминирована в основном балансом процессов аэробного и анаэробного обменов (Sokolova e. a., 2000a). По-видимому, здесь и следует искать механизм влияния паразитов на устойчивость литторин к опреснению.

Продолжительность переживания литторин на воздухе связана прежде всего с тем, насколько эффективно они сохраняют запасы воды в организме (Sokolova e. a., 2000b). Наши данные позволяют предполагать, что исследованные паразиты не влияют на способность хозяев удерживать воду при обсыхании.

Одним из основных механизмов теплоустойчивости моллюсков является способность быстро синтезировать белки теплового шока (БТШ) в ответ на резкое увеличение температуры (Schlesinger e. a., 1982; Schlesinger, 1986; Lindquis, 1986; Margulis e. a., 1989; Маргулис, Гужова, 2000). Можно предполагать, что паразиты вызывают некоторую активацию метаболизма, ускоряя и синтез БТШ. Конечно, такое предположение гипотетично и нуждается в экспериментальной проверке. Однако оно вполне допустимо, если учесть, что партениты трематод вызывали общую активацию энергетического обмена хозяина, тестируемую по скорости потребления кислорода моллюсками (Бергер, 1986). Возможно, что именно этим и объясняется повышенная выживаемость зараженных литторин при осушке и воздействии высоких температур, выявленная в наших опытах.

Отсутствие сильного негативного воздействия партенит группы «*pygmaeus*» на резистентность зараженных литторин к неблагоприятным факторам среды несомненно объясняется и особенностями взаимоотношений в рассматриваемой паразито-хозяйинной системе. Дочерние спороцисты микрофаллид группы «*pygmaeus*» неподвижны, их питание осуществляется благодаря транспорту необходимых для организма веществ через покровы (Галактионов, 1993). Церкарии и метацеркарии, созревающие в спороцистах, также неподвижны. Таким образом, исключается патогенное воздействие, наносимое хозяину при миграциях дочерних спороцист и церкарий, а тем более редий, многие из которых являются активными гистиофагами. При последнем способе питания причиняется непосредственный вред моллюску, кроме того, организм его вынужден нести дополнительные энергетические затраты на репарацию поврежденных тканей.

Практически все исследования, в которых описывается снижение резистентности зараженных моллюсков, выполнены на паразито-хозяйинных системах, где паразитарный компонент представлен видами, обладающими фазой активной во внешней среде церкарии (Oliver, Brand, von, 1953; Vernberg, Vernberg, 1963; Бергер, Кондратенков,

1974; Бергер, 1976, 1986; Tallmark, Norrgren, 1976, и др.). При этом в опытах использовались моллюски, интенсивно выделяющие церкарий. У отобранных таким способом беломорских литоральных моллюсков *Hydrobia ulvae*, зараженных партенитами *Maritrema subdolum*, *Microphallus claviformes*, *Cryptocotyle* sp. и *Paramonostoinum alveatum*, выявлена пониженная по сравнению с незараженными (не выделяющими церкарий) особями устойчивость к пресной воде и обсыханию (Бергер, Кондратенков, 1974). Она, очевидно, была обусловлена меньшей эффективностью герметизации мантийной полости у зараженных гидробий, на что указывало значительное увеличение у них скорости потери солей по сравнению с незараженными экземплярами.

Представлениям о большем негативном воздействии на моллюсков трематод, обладающих подвижными партенитами и выходящими во внешнюю среду церкариями, на первый взгляд противоречат данные Суса и Глисна (Sousa, Gleason, 1989). Эти авторы не выявили различий в устойчивости к экстремальным высокой и низкой соленостям и обсыханию моллюсков *Cerithidea californica*, незараженных и зараженных партенитами 10 видов трематод, большинство из которых относятся как раз к вышеупомянутому типу. Следует, однако, отметить, что смертность незараженных и зараженных особей в опытах Суса и Глисна была либо нулевой, либо не превышала 3 %. Это, на наш взгляд, говорит о недостаточной длительности экспериментов. Для получения корректных данных следовало бы продолжить опыты до достижения хотя бы 50 %-ной гибели моллюсков в одной из сравниваемых групп. Заметим, что достоверные различия в резистентности зараженных и незараженных *Cerithidea californica* были выявлены при содержании моллюсков в условиях аноксии. При этом среди зараженных моллюсков погибло при разных вариантах постановки опыта от 67.5 до 86.1 % особей (Sousa, Gleason, 1989).

Проведенное обсуждение свидетельствует, что представления об однозначно отрицательном влиянии паразитирования партенит трематод на резистентность зараженных моллюсков нуждаются в серьезной корректировке. С одной стороны, необходимо принимать во внимание характер взаимоотношений, складывающийся в конкретной системе паразит—хозяин, а с другой, — учитывать различия в механизмах устойчивости моллюсков к тем или иным стрессовым воздействиям. Использование такого дифференциального подхода позволит, по нашему мнению, достигнуть известного прогресса на пути познания закономерностей эволюции паразито-хозяинных систем партениты трематод—моллюски и оценки влияния трематод на структуру и динамику популяций моллюсков-хозяев.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 99-04-49788), и ИНТАС (№ 10224).

Список литературы

- Бергер В. Я., О воздействии паразитов на систему адаптаций к солености моллюска *Hydrobia ulvae* // Паразитология. 1976. Т. 10, вып. 4. С. 333—337.
- Бергер В. Я. Адаптация морских моллюсков к изменениям солености среды. Л.: Наука, 1986. 216с.
- Бергер В. Я., Кондратенков А. П. Влияние зараженности *Hydrobia ulvae* личинками трематод на устойчивость ее к обсыханию и опреснению // Паразитология. 1974. Т. 8, вып. 6. С. 563—564.
- Галактионов К. В. Микрофаллиды группы «*pygmaeus*». I. Описание вида *Microphallus pygmaeus* (Levinsen, 1881) nec Odhner, 1905 и *M. piriformes* (Odhner, 1905) nom. nov. (Trematoda: Microphallidae) // Вест. ЛГУ. Сер. Биол. 1983. № 15, вып. 3. С. 20—30.
- Галактионов К. В. Влияние паразитирования партенит микрофаллидных трематод на резистентность литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* (Olivi) к стрессовым воздействиям. Морфология и экология паразитов морских животных. Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра АН СССР, 1990. С. 12—33.
- Галактионов К. В. Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем. Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра АН СССР, 1993. 190 с.

- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1973. 344с.
- Маргулис Б. А., Гужова И. В. Белки стресса в эукариотической клетке // Цитология. 2000. Т. 42, № 4. С. 323–342.
- Сергиевский С. О., Гранович А. И., Михайлова Н. А. Влияние трематодной инвазии на выживаемость моллюсков *Littorina obtusata* (L.) и *L. saxatilis* (Olivi) в условиях экстремально низкой солености // Паразитология. 1986. Т. 20, вып. 3. С. 202–207.
- Хлебович В. В., Бергер В. Я. Некоторые аспекты изучения фенотипических адаптации // Журн. общ. биол. 1975. Т. 36, № 1. С. 11–25.
- Berger V. Ja., Kharazova A. D. Mechanisms of salinity adaptations in marine molluscs // Hydrobiologia 1997. Vol. 355. P. 115–126.
- Crews A. E., Esch G. W. Histopathology of larval trematode infections in the freshwater pulmonate snail, *Helisoma anceps* // J. Invertebr. Pathol. 1987. Vol. 49. P. 76–82.
- Huffman J. E., Fried B. Histopathological and histochemical effects of larval trematodes in *Goniobasis virginica* (Gastropoda: Pleuroceridae) // Veliger. 1985. Vol. 27. P. 273–281.
- James B. L. The effect of parasitism by larval Digenea on the digestive gland of the intertidal prosobranch, *Littorina saxatilis* (Olivi) subsp. *tenebrosa* (Montagu) // Parasitology. 1965. Vol. 55. P. 93–115.
- Lindquist S. The heat response // Ann. Rev. Biochem. 1986. Vol. 55. P. 1151–1191.
- Margulis B. A., Antropova O. Y., Kharazova A. D. 70 kDa heat shock proteins from mollusc and human cells have common structural and functional domains // Comp. Biochem. Physiol. 1989. Vol. 94B. N 4. P. 621–623.
- Oliver L. T., Brand M., von. The influence of lack of oxygen on *Schistosoma mansoni* cercariae and on infected *Austrolorbis glabratus* // Exp. Parasitol. 1953. Vol. 12. P. 339–366.
- Riel A. Effect of trematodes on survival of *Nassarius obsoletus* (Say) // Proc. Malacol. Soc. London. 1975. Vol. 41, N 6. P. 527–528.
- Schlesinger M. J. Heat shock proteins: the search for the functions // J. Cell Biol. 1986. Vol. 103. P. 321–325.
- Schlesinger M. J., Aliperti M., Kelley P. M. The response of cells to heat shock // Trends Biochem. Sci. 1982. Vol. 7. P. 222–224.
- Sokolova I. M., Bock C., Portner H.-O. Resistance to fresh water exposure in White Sea *Littorina* spp. I: Anaerobic metabolism and energetics // J. Comp. Physiol. B. 2000a. Vol. 170. P. 91–103.
- Sokolova I. M., Granovich A. I., Berger V. Ja., Johannesson K. Intraspecific physiological variability of the gastropod *Littorina saxatilis* related to the vertical shore gradient in the White and North Seas // Mar. Biol. 2000b. Vol. 137. P. 297–308.
- Sousa W. P., Gleason M. Does parasitic infection compromise host survival under extreme environmental conditions? The case for *Cerithidea californica* (Gastropoda: Prosobranchia) // Oecologia. 1989. Vol. 80. P. 456–464.
- Tallmark Bo., Norrgren G. The influence of parasitic trematodes on the ecology of *Nassarius reticulatus* (L.) in Gullmar Fjord (Sweden) // Zoon. 1976. Vol. 4. N 2. P. 149–154.
- Vernberg W. B., Vernberg F. J. Influence of parasitism on thermal resistance of the mud-flat snail *Nassa obsoleta* Say // Exper. Parasitol. 1963. Vol. 14, N 3. P. 330–332.
- Yoshino T. P. Histopathological effects of larval Digenea on the digestive epithelia of the marine prosobranch *Cerithidea californica*: fine structural changes in the digestive gland // J. Invertebr. Pathol. 1976a. Vol. 28. P. 209–216.
- Yoshino T. P. Histopathological effects of larval Digenea on the digestive epithelia of the marine prosobranch *Cerithidea californica*: fine structural changes in the intestine // J. Invertebr. Pathol. 1976b. Vol. 28. P. 309–313.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034;
Псковский педагогический институт,
Псков, 180017

Поступила 12.01.2001