

На правах рукописи



ИЗРАИЛЬСКАЯ
АННА ВЛАДИМИРОВНА

**ФАУНА, БИОЛОГИЯ И ПУТИ ЦИРКУЛЯЦИИ ТРЕМАТОД,
РАЗВИВАЮЩИХСЯ С УЧАСТИЕМ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ
СЕМ. PLANORBIDAE ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

1.5.12. Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

ВЛАДИВОСТОК – 2022

Работа выполнена в лаборатории паразитологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» Дальневосточного отделения Российской академии наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук

Беспрозванных Владимир Владимирович

Официальные оппоненты:

Жохов Александр Евгеньевич

доктор биологических наук, ФГБУН «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина» РАН, заведующий лабораторией экологической паразитологии

Буторина Тамара Евгеньевна

доктор биологических наук, профессор, ФГБОУ ВО «Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет Владивосток», профессор кафедры «Экологии и природопользования»

Ведущая организация:

ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова» РАН, г. Москва

Защита состоится «16» июня 2022 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета 24.1.253.01 на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН по адресу: 690022 г. Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159.

Факс: (423) 2310-193. E-mail: info@biosoil.ru

Отзывы на автореферат в двух экземплярах с заверенными подписями просим направлять по адресу: 690022 г. Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159, ученому секретарю диссертационного совета.

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке ДВО РАН и на сайте «Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН: <http://www.biosoil.ru/>

Автореферат разослан «__» марта 2022 г.

Ученый секретарь диссертационного совета, кандидат биологических наук



Саенко
Елена Михайловна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Начало планомерных исследований фауны трематод юга Дальнего Востока России (ДВ) датируется 60 годами прошлого столетия. Значительная часть данных о трематодах, полученных к настоящему времени, помимо тех, в которых приведены сведения о половозрелых особях и стадиях развития, содержит информацию о видовой принадлежности червей, основанную на морфологии церкарий. В силу морфологической схожести трематод близкородственных таксонов на стадии церкарии, такой подход приводит к ошибкам в их идентификации. Таким образом, многие, имеющиеся на сегодняшний день данные о трематодах малоинформативны в плане видового состава фауны червей, осуществляющих циркуляцию в пределах региона. Результаты исследований последних лет показывают, что выяснение биоразнообразия трематод того или иного региона возможно только при использовании для этого, комплекса данных, включающего морфологию, биологию и молекулярно-генетические характеристики червей (интегративный подход). При одностороннем подходе в исследовании создаются предпосылки к усложнению решения вопросов таксономии и систематики трематод и соответственно невозможности объективной оценке состава фауны червей региона и спектра их хозяев. Учитывая, что среди сосальщиков имеются эпизоотологически и эпидемиологически значимые виды, установление их таксономического статуса и особенностей биологии важно для определения рисков развития и распространения заболеваний, а также оценки возможного вреда как для инфицированной особи, так и для популяции хозяина паразита. Несовершенство таксономии и систематики трематод, основанных преимущественно на морфологических данных половозрелых червей, обуславливает необходимость переисследования представителей класса Trematoda с использованием интегративного подхода в их изучении.

Степень разработанности. Все данные, накопленные за предыдущие годы исследований инфицированности трематодами водных легочных моллюсков юга Дальнего Востока России, ограничиваются информацией о нахождении 45 разновидностей церкарий у гастропод из семейств Lymnaeidae Rafinesque, 1815, Physidae Fitzinger, 1833 и Planorbidae Rafinesque, 1815. Для многих из них в качестве первых промежуточных хозяев указываются представители не только разных семейств легочных моллюсков, но и брюхоногие жаберные моллюски. Только для 13 были получены данные по морфологии стадий развития и жизненному циклу, на основании чего установлена видовая принадлежность этих трематод. Для остальных трематод в одних случаях приводятся сведения по морфологии церкарий с указанием, в лучшем случае, принадлежности к той или иной

морфологической группе, в других – указывается видовая принадлежность церкарий без какой-либо информации, подтверждающей видовой статус этих червей. Молекулярные методы в исследовании трематод, циркулирующих с участием первых промежуточных хозяев легочных моллюсков, в этих работах не применялись.

Цель и задачи исследования. Цель работы – определение видового разнообразия и путей циркуляции трематод, использующих в качестве первых промежуточных хозяев пресноводных легочных моллюсков семейства Planorbidae.

В ходе работы были поставлены следующие основные задачи:

1. Установить видовой состав трематод, развивающихся с участием легочных моллюсков *Polypylis semiglobosa* Moskvicheva in Dvoriadkin, 1980, *Helicorbis suffunensis* Starobogatov, 1957 и *Anisus centrifugops* Prozorova et Starobogatov, 1997 (Planorbidae);
2. Изучить морфологию трематод на всех выявленных стадиях развития;
3. Получить молекулярные данные для экспериментально выращенных половозрелых червей;
4. Изучить особенности поведения трематод на стадии церкарии;
5. На основании результатов экспериментального изучения жизненных циклов трематод систематизировать пути их циркуляции;
6. Выяснить наличие связи между видовым разнообразием трематод и инфицированностью партенитами этих червей моллюсков сем. Planorbidae юга ДВ России.

Научная новизна. Впервые проведено целенаправленное исследование легочных моллюсков *P. semiglobosa*, *H. suffunensis* и *A. centrifugops* юга ДВ России на зараженность партенитами и церкариями трематод. В результате исследований обнаружено 32 вида трематод, представителей 12 родов из 11 семейств. Впервые для фауны России указано 8 видов трематод, из которых 2 вида являются новыми для науки. В экспериментальных условиях воспроизведены жизненные циклы для 10 видов сосальщиков, для 8 из них – впервые.

Наряду с данными по морфологии и биологии, для 8 видов получены молекулярные данные (для 7 из них впервые), которые позволили установить несостоятельность основного критерия для дифференциации родов сем. Notocotylidae Luhe, 1909, а именно структуры поверхностных желез половозрелых червей, и, в тоже время, на примере сем. Echinostomatidae Looss, 1899 подтвердить, что молекулярные данные без сведений по морфологии не во всех случаях обеспечивают возможность объективной оценки таксономического статуса трематод.

Впервые проведена классификация путей циркуляции трематод, жизненные циклы которых осуществляются с участием первых

промежуточных хозяев – легочных моллюсков сем. Planorbidae юга ДВ России. Установлено, что наибольшая роль в циркуляции трематод среди исследованных первых промежуточных хозяев принадлежит моллюскам рода *Helicorbis* Benson, 1855 (15 видов трематод), а среди вторых хозяев – земноводным (10 видов трематод).

Теоретическая и практическая значимость. Полученные данные важны для формирования целостного представления о фауне и жизненных циклах трематод, циркулирующих с участием легочных моллюсков семейства Planorbidae, и вносят существенный вклад в познание процесса становления взаимоотношений в системе трематода-хозяин. Результаты проведенной работы указывают на необходимость использования в исследованиях трематод комплекса методов, обеспечивающих получение одновременно морфологических, биологических и молекулярных данных с целью объективной таксономии и систематики в структуре Digenea Carus, 1863. Информация о видовом составе, биологии и распространении трематод на юге ДВ России может быть использована для прогнозирования гельминтологической ситуации в исследуемом регионе. В первую очередь это касается червей, известных как паразиты человека. Материалы работы могут быть включены в лекционные курсы высших учебных заведений биологического и медицинского профилей.

Положения, выносимые на защиту:

1. Для объективной оценки таксономического статуса трематод необходима совокупность данных, объединяющих морфологию стадий развития и молекулярно-генетические характеристики изучаемого вида.

2. Среди холоднокровных позвоночных земноводные и рептилии преобладают в циркуляции трематод из первых промежуточных хозяев – легочных моллюсков, а рыбы – в циркуляции трематод из жаберных брюхоногих моллюсков.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на международных конференциях: "Биоразнообразие паразитов", посвященной 75-летию Центра паразитологии и 140-летию со дня рождения академика К. И. Скрябина, г. Москва (2018); Modern Achievements in Population, Evolutionary, and Ecological Genetics: International Symposium, Vladivostok – Vostok Marine Biological Station, 2019; Изучение водных и наземных экосистем: история и современность: международная научная конференция, посвящённая 150-летию Севастопольской биологической станции – Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского и 45-летию НИС «Профессор Водяницкий», 13-18 сентября 2021 г. На Всероссийской конференции с международным участием "Современная паразитология основные тренды и вызовы (VI Съезд Паразитологического общества)", г. Санкт-Петербург (2018) и на конференциях-конкурсах молодых ученых ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, г. Владивосток (2017, 2018, 2019, 2021).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ; из них 4 статьи в рецензируемых научных журналах из списка ВАК РФ и 4 работы, опубликованы в материалах всероссийской и международных научных конференций и международного симпозиума.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из Введения, 8 глав, Заключения, Выводов и Списка литературы. Работа изложена на 171 странице, иллюстрирована 30 рисунками и содержит 24 таблицы. Список литературы насчитывает 271 наименование, из них 184 на иностранном языке.

Благодарности. Автор благодарна: научному руководителю д.б.н. В.В. Беспрованних за обучение, помощь и ценные советы, к.б.н. Ю.В. Татоновой, к.б.н. Д.М. Атопкину и м.н.с. Д.А. Солодовник за помощь в освоении молекулярных методов, а также за поддержку и помощь в проведении исследований.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ОПУБЛИКОВАННЫХ ДАННЫХ ПО ФАУНЕ ТРЕМАТОД ПРЕСНОВОДНЫХ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ

В главе представлен обзор данных полученных при изучении трематод циркулирующих с участием первых промежуточных хозяев водных легочных моллюсков мировой фауны, в том числе и юга ДВ России.

Начало изучения фауны трематод водных легочных моллюсков на Дальнем Востоке России датируется 60 годами прошлого столетия. В публикациях по результатам этих исследований, содержится информация о обнаружении у легочных моллюсков семейств Lymnaeidae, Physidae и Planorbidae – 45 разновидностей церкарий, для многих из которых указываются первые промежуточные хозяева представители не только разных семейств легочных, но и брюхоногих жаберных моллюсков. Для большинства обнаруженных трематод таксономический статус или не был определен, или определялся на основании морфологии церкарий (Ошмарин, 1963; Мамаев, Ошмарин, 1971; Дворянкин, 1977, 1980). Вместе с этим имеются и публикации, в которых приведены данные по жизненному циклу и морфологии стадий развития трематод. Это касается 13 видов червей, из которых 8 (*Paramphistomum ichikawai* Fukui, 1922, *Paramphistomum petrowi* Velichko, 1966, *Calicophoron ijimai* Fukui, 1922, *Tetraserialis tscherbakovi* Petrov, Tchertkova, 1960, *Neodiplostomum oriolinum* Oschmarin, 1963, *Pneumonoeces nanchangensis* Yamaguti, 1939, *Halipegus japonicus* Yamaguti, 1939; *Azygia robusta* Odhner, 1911) развиваются с участием первых промежуточных хозяев – моллюсков сем. Planorbidae (Дворянкин,

Беспрозванных, 1981; Дворядкин, 1989; Круглик, 1989; Дворядкин, 1993; Беспрозванных, 1999, 2000, 2007, 2009).

ГЛАВА 2. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СОСТАВА ФАУНЫ И ЭКОЛОГИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА PLANORBIDAE ЮГА ДВ РОССИИ И ВИДЫ МОЛЛЮСКОВ, ОБСЛЕДОВАННЫЕ НА ИНФИЦИРОВАННОСТЬ ПАРТЕНИТАМИ ТРЕМАТОД

По имеющимся данным на юге ДВ России встречается 7 видов легочных моллюсков из семейства Planorbidae (*Anisus centrifugops*, *A. subfiliaris* Moskvicheva, 1980, *A. minusculus* Moskvicheva, 1980, *Helicorbis sujfunensis*, *Polypylis semiglobosa*, *Kolhymorbis angarensis* Dybowski, Grochmalicki, 1925 и *Choanomphalus hyaliniiformis* Moskvicheva, 1980) (Старобогатов и др., 2004). Среди них по численности и распространенности в водных экосистемах региона доминируют *A. centrifugops*, *H. sujfunensis* и *P. semiglobosa* (Дворядкин, 1980; Богатов и др., 1990; Старобогатов и др., 2004; собственные наблюдения). Перечисленные моллюски населяют практически все пойменные водоемы бассейнов рек южных, центральных и северных районов юга ДВ. Остальные виды легочных гастропод из этого семейства относительно малочисленны и имеют мозаичное распространение в регионе. В силу указанных выше обстоятельств в исследованиях был сделан акцент на изучение фауны трематод, циркулирующих на территории юга ДВ с участием моллюсков *A. centrifugops*, *H. sujfunensis* и *P. semiglobosa*.

Моллюски родов *Anisus* Studer, 1820, *Polypylis* Pilsbry, 1906 и *Helicorbis* населяют одни и те же станции, обычно это небольшие водоемы со стоячей водой, с обильной прибрежной водной растительностью, кочковатые заболоченные территории в пойме рек и озер, а также временные часто пересыхающие водоемы. Моллюски локализуются на мелководных участках водоема на водной растительности, и их численность постепенно уменьшается с повышением глубины до 50 см, на которой они практически отсутствуют. В подавляющем числе дно таких водоемов покрыто илом, что обеспечивает моллюскам возможность переживать засушливые периоды и зимние низкие температуры в толще ила.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

3.1. Морфология и жизненные циклы

Материалом для работы послужили партениты и церкарии трематод из пресноводных легочных моллюсков семейства Planorbidae: *H. sujfunensis*, *P. semiglobosa* и *A. centrifugops*. Исследования проводились на территории Приморского и Хабаровского краев, где моллюски были собраны из водоемов в бассейнах рек Раздольная, Амур и пойменных водоемах бассейна

озера Ханка, а также в пойменных стоячих водоемах вне бассейнов рек, в том числе в черте города Владивостока.

Всего вскрыто 4231 гастропода, из которых 301 особь была инвазирована партенитами трематод: *H. suifunensis* (вскрыто – 2507/заражено – 149), *P. semiglobosa* (1042/89) и *A. centrifugops* (682/63).

Для получения данных по жизненному циклу и путям циркуляции трематод были проведены экспериментальные исследования. Сбор, фиксация, хранение материала, расшифровка жизненных циклов, изучение поведения церкарий и обработка материала проводились по общепринятым методам (Гинецинская, 1968). Промеры партенит и метацеркарий сделаны с живых особей. Церкарий для измерений предварительно фиксировали в горячем 4% формалине.

Экспериментальные работы проводились в соответствии с Правилами по использованию в опытах позвоночных животных, утвержденными Президиумом Российской Академии Наук.

3.2. Молекулярные методы

Выделение ДНК проводилось методом HotSHOT (Truett et al., 2000). Полученная ДНК хранилась при -20 °С.

В работе были получены частичные последовательности генов 28S, 18S рРНК и полноразмерные участки ITS1, 5.8S, ITS2 рибосомального кластера ядерной ДНК, а также частичные последовательности генов *cox1* и *nad1* митохондриальной ДНК.

Филогенетические связи реконструировались с помощью алгоритма Байеса в программе MrBayes 3.1.2. (Ronquist, Huelsenbeck, 2003) и алгоритма максимального правдоподобия в программе PhyML 3.1 с использованием модели, выбранной в качестве оптимальной в программе jModeltest 2.1.7 (Darriba et al., 2012).

ГЛАВА 4. ФАУНА ТРЕМАТОД И ИХ ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ

Обнаружено 32 вида трематод, принадлежащих 12 родам из 11 семейств (Табл. 1). В экспериментальных условиях воспроизведены жизненные циклы для 10 видов сосальщиков для 8 из них впервые.

Для 12 сосальщиков определен видовой статус на основании данных по морфологии стадий развития, для 8 из них (*Astiotrema odhneri* Bhalerao, 1936 sensu Cho, Seo, 1977, *Neodiplostomum seoulensis* (Seo et al., 1964) Hong et Shoop, 1995, *Echinostoma miyagawai* Ishii, 1932, *E. cinetorchis* Ando et Ozaki, 1923, *Diplodiscus mehrai* Pande, 1937, *D. japonicus* Yamaguti, 1936, *Pseudocatatropis dvoryadkini* Izrail'skaia et al., 2019, *P. multipapillus* n. sp.) с использованием молекулярных данных. Родовой статус определен для 8 обнаруженных трематод, для 11 установлена семейственная принадлежность.

Среди обнаруженных трематод 6 видов – новые для фауны России и 2 вида (*P. dvoryadkini*, *P. multipapillus* n. sp.) – новые для науки.

Таблица 1

Трематоды, развивающиеся с участием первых промежуточных хозяев легочных моллюсков из семейства Planorbidae, обнаруженные нами на юге Дальнего Востока

Трематода	Моллюск			Трематода	Моллюск		
	1	2	3		1	2	3
Семейство Haematoloechidae				Семейство Cephalogonimidae			
<i>Haematoloechus nanchangensis</i>				+	<i>Cephalogonimus japonicus</i>**		+
Семейство Plagiorchiidae <i>sensu lato</i>				Семейство Echinostomatidae			
Plagiorchiidae gen. sp. 1				+	<i>Echinostoma miyagawai</i>		+
Plagiorchiidae gen. sp. 2				+	<i>Echinostoma cinetorchis</i>**		+
Plagiorchiidae gen. sp. 3				+	Семейство Halipegidae		
Plagiorchiidae gen. sp. 4				+	<i>Halipegus japonicus</i>		+
Plagiorchiidae gen. sp. 5				+	Семейство Schistosomatidae		
Plagiorchiidae gen. sp. 6				+	<i>Trichobilharzia</i> sp. 1		+
Plagiorchiidae gen. sp. 7				+	<i>Trichobilharzia</i> sp. 2		+
Plagiorchiidae gen. sp. 8				+	Семейство Aporocotylidae		
Plagiorchiidae gen. sp. 9				+	<i>Sanguinicola</i> sp. 1		+
Plagiorchiidae gen. sp. 10				+	<i>Sanguinicola</i> sp. 2		+
Семейство Diplostomidae				Семейство Strigeidae			
<i>Neodiplostomum oriolinum</i>				+	<i>Cotylurus hebraicus</i>		+
<i>Neodiplostomum seoulensis</i> **				+	Strigeidae gen. sp.		+
<i>Neodiplostomum</i> sp. 1				+	Семейство Diplodiscidae		
<i>Neodiplostomum</i> sp. 2				+	<i>Diplodiscus mehrai</i>**		+
<i>Tylodelphys</i> sp.				+	<i>Diplodiscus japonicus</i>**		+
Семейство Notocotylidae				<i>Diplodiscus</i> sp.			
<i>Pseudocatatropis dvoryadkini</i>*				+	<i>incertae sedis</i>		
<i>Pseudocatatropis multipapillus</i> n. sp.*				+	<i>Astiotrema odhneri</i>**		+

Примечание: 1- *Anisus centrifugops*; 2 – *Helicorbis suffunensis*; 3 – *Polypylis semiglobosa*; виды трематод: * – новые для науки; ** – новые для России; **выделение полужирным** – жизненный циклы, которых впервые воспроизведены в экспериментальных условиях.

Наряду с выяснением фауны трематод, использование интегративного подхода в исследовании позволило установить несостоятельность основного морфологического критерия, для дифференциации родов сем. Notocotylidae (Рис. 1).

Основной морфологический критерий для разделения родов нотокотилид структура поверхностных образований на вентральной стороне половозрелых червей. Например, для рода *Notocotylus* Diesing, 1839 – это три ряда папилл, для рода *Catotropis* Odchner, 1905 – два ряда папилл и медианный гребень. Однако, на филогенетической реконструкции (Рис. 1), в один кластер объединяются виды, имеющие три ряда папилл, в другой – два ряда папилл и гребень, а также обособляется группа червей имеющих разные варианты этих образований.

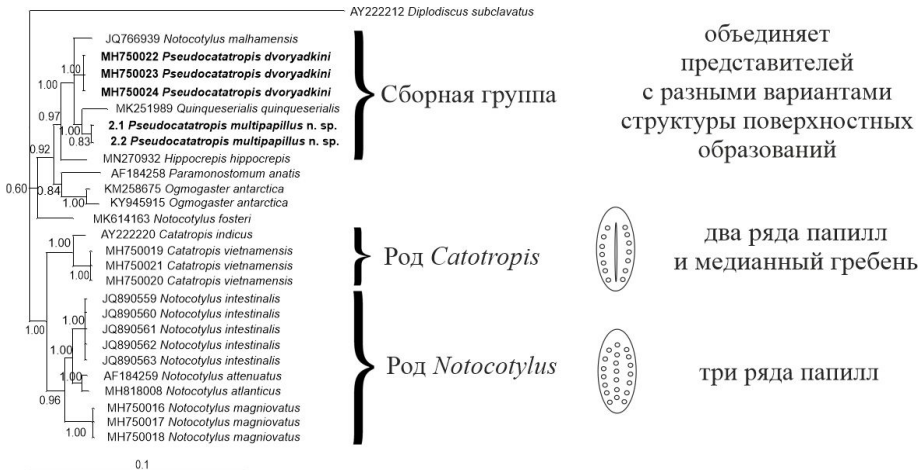


Рисунок 1 – Филогенетические отношения Notocotylidae. Реконструкция выполнена с использованием частичных нуклеотидных последовательностей гена 28S рРНК (1277 п.н.) (метод Байеса). Полученные в данном исследовании нуклеотидные последовательности отмечены жирным шрифтом.

Кроме того, на примере Echinostomatidae показана важность данных по жизненному циклу и морфологи стадий развития для дифференциации видов при невозможности решения этого вопроса на молекулярном уровне (Рис. 2).

Согласно полученным нами данным маркеры 28S и *nad1* не разделяют азиатские и европейские популяции *E. miyagawai* (типовое место обнаружения – Япония). Однако, учитывая наличие морфологических различий на стадии церкарии, разные сроки достижения червями половой зрелости и географическое положение (изоляция ареалов этих трематод), позволяет говорить, что черви из Восточной Азии и Европы принадлежат

разным видам (Izrailskaia et al., 2021). Сходные результаты получены нами и для двух других представителей надсемейства Echinostomatoidea (*Echinochasmus suifunensis* Besprozvannykh, 1991 и *E. milvi* Yamaguti, 1939). Нуклеотидные последовательности гена 28S у этих видов – идентичны, при этом валидность видов подтверждается на уровне морфологии, поведения церкарий и нуклеотидными последовательностями митохондриального гена *cox1* (Tatunova et al., 2020).

Echinostoma miyagawai Ishii, 1932

Морфологические данные

Типовое место обнаружения Японии

Позже сходные по морфологии черви обнаружены в Европе

Данные по жизненному циклу, стадиям развития и молекулярные данные получены для европейских червей

Европа

- Крупные церкарии и метацеркарии
- Есть яйца в матке на 10 суток

Мембрана на хвосте

Хвост церкарии *E. miyagawai* Европа (из Faltynkova et al., 2014)

Наши данные

- Мелкие церкарии и метацеркарии
- Нет яиц в матке на 16 суток

Нет мембраны на хвосте

Молекулярные данные

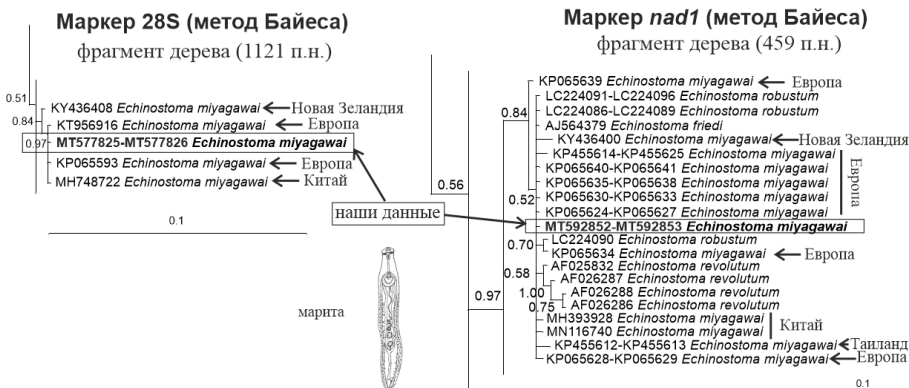


Рисунок 2 – Сравнение морфологических и молекулярных данных для европейских и восточноазиатских особей *Echinostoma miyagawai* Ishii, 1932.

ГЛАВА 5. ТРЕМАТОДЫ, РАЗВИВАЮЩИЕСЯ С УЧАСТИЕМ ПЕРВЫХ ПРОМЕЖУТОЧНЫХ ХОЗЯЕВ – МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА PLANORBIDAE, РАНЕЕ ОБНАРУЖЕННЫЕ НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

В главе представлена информация о известных исследованиях фауны трематод циркулирующих с участием моллюсков Planorbidae юга ДВ. Глава включает две подглавы и обсуждение.

5.1. Трематоды, видовой принадлежности которых определена на основании данных о жизненном цикле и морфологии стадий развития

5.2. Трематоды, видовой статус которых установлен на основании морфологии церкарий

5.3. Обсуждение

Начиная с 1963 года на территории юга ДВ проводились исследования трематод, развивающихся с участием первых промежуточных хозяев легочных моллюсков (Ошмарин, 1963; Опарин, 1963; Каденации, 1963; Киселев, 1968; Мамаев, Ошмарин, 1971; Дворядкин, 1977, 1980, 1989; Дворядкин, Беспрозванных, 1981; Дворядкин и др., 1983; Дворядкин, 1993; Беспрозванных, 2000 б; Беспрозванных, 2005; Беспрозванных и др., 2012). По результатам этих исследований у представителей семейства Planorbidae было выявлено 25 видов сосальщиков из 11 семейств. Для 8 видов трематод видовой принадлежности установлена с использованием экспериментально полученных данных о жизненных циклах. Видовая идентификация остальных 17 трематод осуществлена на основании морфологии церкарий для многих, из которых указываются в качестве первых промежуточных хозяев моллюски не только из Planorbidae, но и из других семейств. Каких-либо иных сведений, подтверждающих принадлежность червей тому или иному виду, не было получено. Известно, что церкарии, принадлежащие не только разным видам, но и родам, могут не иметь морфологических различий, позволяющих осуществлять достоверную видовую диагностику трематод, а также между трематодами и первым промежуточным хозяином существуют узкоспецифичные отношения. Исходя из этого, считаем, что видовая диагностика 17 трематод, описанных на основании морфологии церкарий некорректна и для подтверждения факта циркуляции на территории юга ДВ России этих видов необходимы дальнейшие исследования, направленные на получение сведений о их жизненном цикле, морфологии стадий развития и молекулярных данных.

Подводя итог исследованию фауны трематод можно констатировать, что с участием первых промежуточных хозяев – легочных моллюсков *Polypylis semiglobosa*, *Helicorbis suffunensis* и *Anisus centrifugops* по нашим и литературным данным на юге ДВ России осуществляют жизненный цикл 37 видов (32 вида – наши данные, 5 видов – литературные данные) трематод семейств Plagiorchiidae *sensu lato*, Diplostomidae, Diplodiscidae, Notocotylidae, Echinostomatidae, Strigeidae, Schistosomatidae, Aporocotylidae, Halipegidae и Haematoloechidae. Валидность 15 видов трематод установлена на основании морфологии стадий их развития, особенностей жизненного цикла и для 8 из них – с использованием молекулярных данных. Что касается остальных обнаруженных трематод, в частности наиболее многочисленно представленного семейства Plagiorchiidae *sensu lato*, для установления их таксономического статуса внутри семейств и подтверждения валидности требуются дополнительные исследования морфологии стадий их развития, особенностей биологии и молекулярных признаков.

Кроме того результаты проведенного исследования и литературные данные (Shumenko et al., 2017; Voronova et al., 2017; Tatonova et al., 2018; Besprozvannykh et al., 2019; Atopkin et al., 2020; Corner et al., 2020) указывают, на то, что для объективной оценки таксономического статуса и систематического положения сосальщиков необходимы сведения по морфологии стадий развития, биологии и молекулярно-генетическим характеристикам трематод.

ГЛАВА 6. НЕКОТОРЫЕ АДАПТАЦИИ ЦЕРКАРИЙ В ПРОЦЕССЕ РЕАЛИЗАЦИИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ТРЕМАТОД

В настоящей главе рассмотрены вопросы первичной дисперсии, обусловленной особенностями биологии паразита и поведением церкарий, не касаясь дисперсии, которая предопределена такими факторами, как плотность водной растительности, колебание уровня воды и другими внешними факторами, приводящими к перераспределению церкарий в пространстве. Причина – невозможность объективной оценки влияния этих факторов на распределение церкарий в условиях станции обитания планорбид – первых промежуточных хозяев исследуемых трематод.

6.1. Суточный ритм выхода и таксисы церкарий

Большинство обнаруженных нами трематод объединяет сходство периода эмиссии церкарий, которые покидают первого промежуточного хозяина в светлое время суток. При этом в их состав входят виды, у одних из которых пик эмиссии церкарий выражен, а у других таковой отсутствует (Рис. 3). В состав, как первых, так и вторых входят представители разных семейств трематод с различной реализацией жизненного цикла и с

церкариями, как обладающими положительным фототаксисом, так и не проявляющие такового.

Несмотря на принадлежность трематод *Diplodiscus* spp., *Neodiplostomum* spp. и *Tylodelphys* sp., *Sanguinicola* spp. к различным систематическим группам, в их циркуляции в качестве вторых хозяев участвуют, соответственно, головастики и рыбы (Рис. 3). Особенность поведения головастиков в том, что они в дневное время суток, находясь в зоне расположения моллюсков, первых промежуточных хозяев трематод и концентрируются в наиболее освещенных и прогретых участках водоема. Обычно это мелководье вдоль уреза воды, куда за счет положительного фототаксиса и перемещаются церкарии, что увеличивает вероятность контакта трематод с хозяином. Это же характерно и для *Tylodelphys* sp. и *Sanguinicola* spp. использующих рыб в качестве вторых хозяев. Молодь последних, также как и головастики, в дневное время, концентрируются в прибрежных водах.

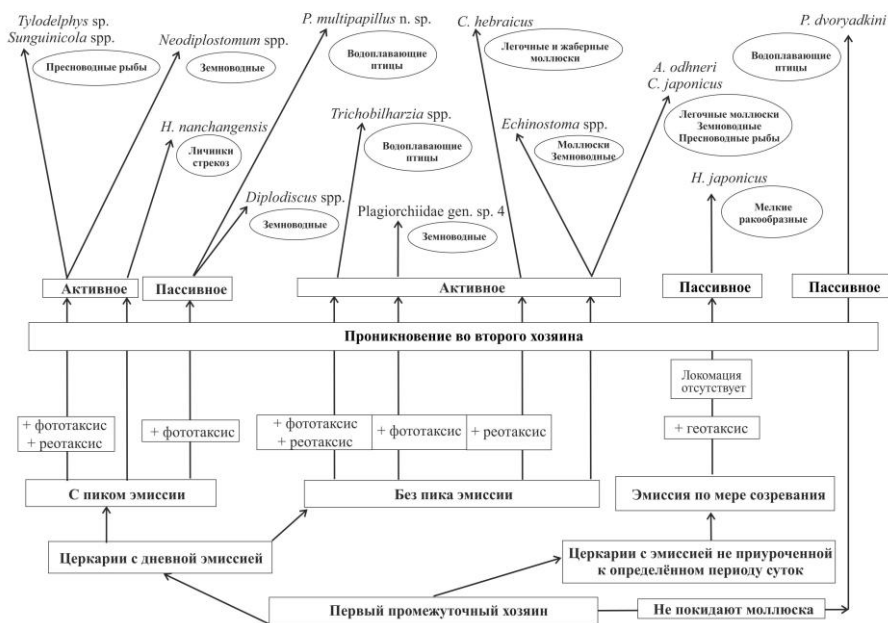


Рисунок 3 – Адаптации церкарий к заражению вторых хозяев.

Что касается трематод, церкарии которых покидают первого промежуточного хозяина в светлое время суток без выраженного пика

эмиссии, одни из них, Plagiorchiidae gen. sp. 4, обладают положительным фототаксисом, другие – представители *Astiotrema* Looss, 1900, *Cephalogonimus* Poirier, Odening, 1968, *Cotylurus* Szidat, 1928 и Echinostomatidae таковым не обладают. Наличие положительной реакции на свет у Plagiorchiidae gen. sp. 4, обусловлено участием в циркуляции в качестве вторых хозяев – головастиков. В отличие от них, у большинства других трематод из этой группы, не обладающих положительным фототаксисом, достаточно широкий спектр вторых хозяев: это различные моллюски, головастики, а в ряде случаев и рыбы. Все эти животные находятся в постоянном контакте с моллюсками – первыми промежуточными хозяевами трематод, что при свободной дисперсии церкарий расширяет возможности их столкновения с тем или иным вторым хозяином в пределах прибрежной зоны.

Среди обнаруженных нами трематод один вид (*Halipegus japonicus*) обладает цистофорными церкариями, покидающими моллюска по мере созревания. Церкарии *H. japonicus* способны сохранять инвазионность, в отличие от большинства других трематод, в течение 15 суток (Беспрозванных, 2007). Такая продолжительность жизни исключает необходимость периодизма в эмиссии церкарий.

6.2. Поиск и проникновение церкарий во второго хозяина

Основываясь на полученных экспериментальных данных, всех обнаруженные трематоды по способу поиска и проникновения церкарий в хозяина можно разделить на три группы: церкарии с локомоционными способностями и активным проникновением в хозяина; церкарии с локомоционными способностями и пассивным проникновением в хозяина и церкарии без локомоционных способностей.

6.2.1. Церкарии с локомоционными способностями и активным проникновением в хозяина

Подавляющее число обнаруженных червей имеют церкарий обладающих способностью к перемещению в толще воды и активному проникновению во второго хозяина. При этом церкарии трематод, принадлежащие разным таксономическим группам, инфицирующие одних и тех же животных, обладают сходными приспособлениями для осуществления контакта между паразитом и хозяином.

Сходное поведение в нашем материале демонстрирует подавляющее число церкарий семейства Plagiorchiidae Lühe, 1901, а также церкарии Cephalogonimidae Looss, 1899 и Echinostomatidae. В свободной жизни обнаруженных церкарий из перечисленных семейств выделяется две фазы: расселительная и поиска второго хозяина. После выхода из моллюска церкарии активно плавают в толще воды в различных направлениях, независимо от освещенности того или иного участка емкости. В этот момент

осуществляется рассеивание церкарий в зоне хозяина. Этот процесс происходит в течение 3-5 часов. В последующем активное перемещение чередуется с периодами покоя и оседанием церкарий на субстрат. При этом, оказавшись на субстрате, церкарии способны перемещаться по нему с помощью присосок. Как показали наблюдения, церкарии никак не реагируют на присутствие рядом хозяина. Контакт паразита с хозяином осуществляется случайно, при столкновении с ним как в процессе плавания, так и при переползании по субстрату.

Своеобразным поведением, в составе этой группы трематод выделяются представители *Neodiplostomum* Railliet, 1919, *Tylodelphys* Diesing, 1850, *Cotylurus*, *Trichobilharzia* Skrjabin, Zakharow, 1920 и *Sanguinicola* Plehn, 1905. Этих трематод объединяет наличие в жизненном цикле фуркоцеркарий. При этом, несмотря на различия в циркуляции и составе вторых хозяев их церкарии обладают сходными приспособлениями к нахождению и инфицированию животных. Положительный фототаксис обеспечивает большинству из них концентрацию в зоне наибольшей вероятности контакта со вторыми хозяевами. В этот период (1-2 часа) у церкарий наблюдается постоянное направленное движение в наиболее освещенную зону. После этого активное движение церкарий чередуется с пассивным флотированием. Наличие у церкарий положительного реотаксиса обеспечивает им возможность внеочередного активного движения в направлении объекта создающего колебания воды вблизи паразита. Именно в момент движения церкарий в направлении раздражителя осуществляется контакт между паразитом и хозяином. После этого происходит проникновение церкарий в хозяина с помощью ротового органа и желез проникновения.

6.2.2. Церкарии с локомotionными способностями и пассивным проникновением в хозяина

К группе трематод, у которых церкарии с локомotionными способностями и пассивным проникновением в очередного хозяина относятся особи видов: *Pseudocatatropis multipapillus* n. sp., *Diplodiscus mehrai*, *D. japonicus*, а также, по литературным данным: *Tetraserialis tscherbakovi*, *Azygia robusta* и 3 вида из семейства Paramphistomidae Fiscoeder, 1901 (Дворядкин, Беспрозванных 1981; Дворядкин и др., 1983, Дворядкин, 1989, Беспрозванных, 2005). После выхода из моллюска церкарии этих трематод, за исключением *A. robusta*, перемещаются в толще воды в направлении наиболее освещенных участков водоема (прибрежное мелководье, приповерхностные водные слои), после чего образуют адолескарии на различном субстрате водоема. Основное значение в выборе места для образования адолескарий у рассматриваемых трематод - наибольшая их доступность для очередного хозяина. Что касается трематод *D. mehrai* и *D. japonicus*, то они обладают двумя способами проникновения в окончательного хозяина, первый из которых был рассмотрен выше, второй

заключается в проглатывании головастиками плавающих в толще воды церкарий. Экспериментальные исследования показали, что основным способом заражения лягушек трематодами *D. mehrai* и *D. japonicus* является именно проглатывание церкарий этих червей головастиками, а образование адолескарий – это дополнительное приспособление позволяющее пролонгировать возможность попадания трематод в окончательного хозяина. Поведение церкарий *A. robusta* напоминает поведение личинок комаров, служащих кормом для молоди рыб и в процессе питания рыб происходит их инфицирование (Беспрозванных, 2005).

6.2.3. Церкарии без локомоционных способностей

В нашем исследовании из обнаруженных трематод только один вид – *Halipegus japonicus* имеет церкарий без локомоционных способностей.

Дисперсия цистофорных церкарий *H. japonicus* осуществляется по ходу миграции первого промежуточного хозяина. Цистофорные церкарии накапливаются в зоне пребывания как первого, так и второго промежуточных хозяев. Роль вторых хозяев исполняют мелкие ракообразные – дафнии (Беспрозванных, 2007), которые многочисленны в прибрежной зоне водоема. В данном случае наблюдается пассивное ожидание, когда второй хозяин найдет своего паразита, а времени для того, чтобы эта встреча состоялась, достаточно, так как продолжительность жизни церкарий превышает 15 суток.

6.3. Изменение способа проникновения церкарий в хозяина

Трематодам вида *P. dvoryadkini*, как и европейского вида *P. joyeuxi* Kanev, Vassilev, 1986 свойственен уникальный для семейства Notocotylidae жизненный цикл. Церкарии этих червей не покидают моллюска после выхода из редий, а образуют метацеркарии внутри первого промежуточного хозяина. По всей видимости, способность инцистирования внутри первого промежуточного хозяина обеспечила для этих червей наиболее благоприятные условия реализации жизненного цикла. Преимущества в том, что при эмиссии церкарий и их инцистировании во внешней среде большая часть адолескарий не попадает в окончательного хозяина, кроме того адолескарии погибают при понижении температуры среды до минусовых значений. В тоже время инцистирование церкарий внутри хозяина обеспечивает им возможность выживание при низких температурах, а метацеркарии остаются инвазионными в течение жизни моллюска – 2-3 года.

Таким образом, приведенные выше результаты исследования показывают, что идентичность поведения и сходство приспособлений к инфицированию у церкарий, систематически далеких групп трематод, обусловлено участием в их жизненных циклах одних и тех же или близких по образу жизни вторых хозяев.

Результаты наших исследований, полученные для трематод, циркулирующих с участием первых промежуточных хозяев – моллюсков сем.

Planorbidae из стоячих водоемов (озера, болота) согласуются с данными полученными для трематод, развивающихся с участием моллюсков, обитающих на литорали морского бассейна (Прокофьев, 1990, 1994, 1997 и др.) и в проточных водах (Беспрозванных, 2000).

ГЛАВА 7. ПУТИ ЦИРКУЛЯЦИИ ТРЕМАТОД, РАЗВИВАЮЩИХСЯ С УЧАСТИЕМ ПРЕСНОВОДНЫХ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ ИЗ СЕМЕЙСТВА PLANORBIDAE ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

1. Моллюск → птица (*P. dvoryadkini*).
2. Моллюск → церкария → рыба (*Sanguinicola* sp. 1 и *Sanguinicola* sp. 2).
3. Моллюск → церкария → птица (*Trichobilharzia* sp. 1 и *Trichobilharzia* sp. 2).
4. Моллюск → церкария или адолескария → земноводное (*D. mehrai*, *D. japonicus*).
5. Моллюск → адолескария → птица (*P. multipapillus* n. sp.).
6. Моллюск → адолескария → млекопитающее (*P. ichikawai*, *P. petrowi*, *C. ijimai* и *T. tscherbakovi*).
7. Моллюск → рыба → рыба (*A. robusta*).
8. Моллюск → моллюск → птица (*C. hebraicus* Dubois, 1934).
9. Моллюск → личинка стрекозы → земноводное (*H. nanchangensis* Hsiung, 1934).
10. Моллюск → земноводное, рептилия → млекопитающее (*N. seoulensis*).
11. Моллюск → земноводное → птица, млекопитающее (*N. oriolinum*).
12. Моллюск → моллюск, земноводное → птица (*E. miyagawai* и *E. cinetorchis*).
13. Моллюск → моллюск, рыба, земноводное → рептилия (*A. odhneri* и *C. japonicus* Ogata, 1934).
14. Моллюск → ракообразное → личинка стрекозы → земноводное или рыба (*H. japonicus*).

Результаты исследований позволили выявить 14 возможных путей циркуляции трематод, для которых роль первых промежуточных хозяев исполняют моллюски семейства Planorbidae юга ДВ России. В подавляющем большинстве случаев циркуляция осуществляется по диксенному (12 видов) и триксенному типам (9 видов). В одном случае (*H. japonicus*) циркуляция осуществляется по тетраксенному типу. При этом наряду с характерными путями циркуляции для той или иной систематической группы трематод, у отдельных представителей возможно формирование новых адаптаций в

реализации жизненного цикла. Например, у *Pseudocatantropis* Kanev, Vassilev, 1986 это исчезновение стадии инцистирования во внешней среде, а у *H. japonicus* – вовлечение в жизненный цикл нетипичного окончательного хозяина.

Установлено, что в большинстве случаев циркуляция трематод осуществляется с участием, в качестве вторых промежуточных хозяев земноводных (7 случаев) и моллюсков (5 случаев). Кроме того, в 10 случаях у выявленных трематод жизненный цикл осуществляется без участия второго промежуточного хозяина. Инфицирование окончательного хозяина происходит или через метацеркарий формирующихся в результате инцистирования церкарий внутри первого промежуточного хозяина или через адолескарий, или непосредственно церкариями. При этом представители рода *Diplodiscus* Diesing, 1836 обладают способностью инфицирования окончательного хозяина: как непосредственно церкариями, так и через образование адолескарий.

Сравнительный анализ состава вторых хозяев трематод из легочных и переднежаберных пресноводных моллюсков выявил ряд различий в значимости отдельных групп животных для циркуляции этих червей. Для сравнения были использованы данные о путях циркуляции червей, среди обнаруженных 37 видов трематод из первых промежуточных хозяев Planorbidae, 28 – из Bithyniidae (*Boreoelona* Starobogotov et Streletsкая, 1967 и *Parafossarulus* Annandale, 1924) и 28 – из Semisulcospiridae Morrison, 1952 (*Parajuga* Prozorova, Starobogotov, 2003) юга ДВ России (Дворядкин, 1977, 1980; Беспрозванных, 2000 и др.). Результаты анализа показали значительное различие в участии позвоночных пойкилотермных животных в циркуляции трематод из легочных и жаберных моллюсков. Среди трематод из легочных моллюсков в большем числе случаев роль хозяев исполняют земноводные (10 случаев)+рептилии (3 случая). Рыбы зафиксированы как хозяева только в 6 случаях (Рис. 4). В тоже время у трематод из жаберных моллюсков земноводные только в 4 случаях участвуют в циркуляции трематод. Эти случаи связаны с трематодами из моллюсков сем. Bithyniidae. При этом циркуляция 15 видов трематод из битинид осуществляется с участием рыб (Рис. 4). У трематод из рода моллюсков *Parajuga* земноводные, как и пресмыкающиеся, вообще не участвуют в циркуляции червей, а рыбы в 16 случаях исполняют роль вторых промежуточных и окончательных хозяев (Беспрозванных, Ермоленко, 2007) (Рис. 4).

Имеющиеся различия в использовании в качестве хозяев земноводных и рыб трематодами из легочных и жаберных моллюсков соответственно с большой долей вероятности обусловлено условиями, при которых происходило становление жизненных циклов и формирование фаун трематод этих групп гастропод. Можно с определенной долей уверенности говорить, что на каком-то из этапов этого процесса легочные моллюски были

экологически разобщены с рыбами. При этом наличие в настоящее время случаев использования трематодами из легочных моллюсков рыб в качестве хозяев свидетельствует о том, что изоляция между паразитом и хозяином была не полной.

Имеются отличия и в участии членистоногих в циркуляции трематод из легочных и жаберных моллюсков. Однако использование этих данных для анализа причин различий не представляется возможным, так как отсутствует значительный блок информации о жизненных циклах представителей семейства Plagiorchiidae, у которых в циркуляции могут участвовать членистоногие.

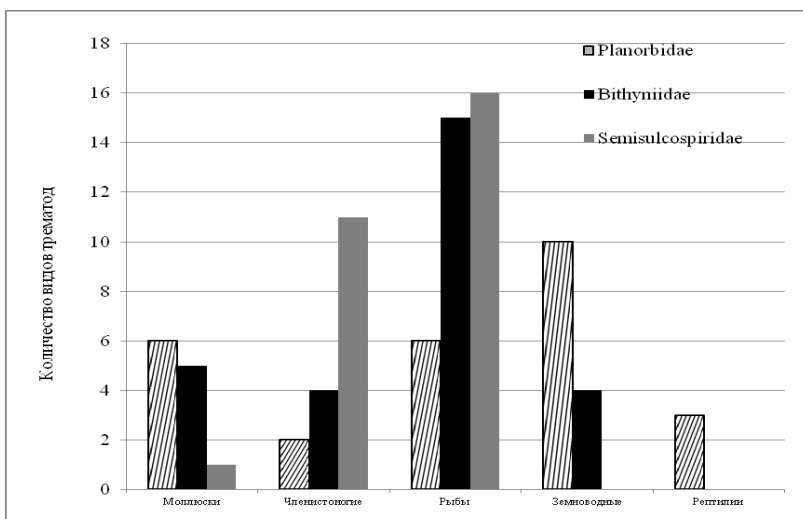


Рисунок 4 – Случаи использования различных пойкилотермных животных в циркуляции трематод.

ГЛАВА 8. ЗАРАЖЕННОСТЬ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ ИЗ СЕМЕЙСТВА PLANORBIDAE НА ТЕРРИТОРИИ ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

На наличие партенит и церкарий исследовано 4231 особь моллюсков из водоемов в бассейнах рек Раздольная, Амур, Уссури и пойменных водоемах бассейна озера Ханка, а также в пойменных стоячих водоемах вне бассейнов рек, в том числе, в черте города Владивостока (Табл. 2).

В целом результаты обследования моллюсков показали наибольшую инфицированность у *A. centrifugops* (9.2%) и *P. semiglobosa* (8.5%), а

наименьшую у *H. suffunensis* (5.9%), однако для каждого отдельного локалитета, это соотношение не одинаково. В черте города Владивостока и в бассейне реки Усури наиболее инфицированными оказались *P. semiglobosa* (11.6% и 7.7% соответственно), а наименее – *H. suffunensis* (1.3% и 1.6% соответственно). Для *A. centrifugops* эти показатели 8.9% и 2.1% соответственно. В тоже время в бассейнах рек Аной, Раздольная и озера Ханка, наибольшая инфицированность была отмечена у *H. suffunensis* (38.2%, 22.3% и 17.0% соответственно), а у *A. centrifugops* и *P. semiglobosa* она не превышала 14.0%.

Если говорить о средней инфицированности планорбид в исследуемом регионе то она составляет 7.1%. Этот показатель значительно ниже чем у переднежаберных моллюсков, например, зараженность партенитами трематод моллюсков рода *Parajuga* – обитателей рек юга ДВ России, достигает 37% (Беспрозванных, 2000 а) и сопоставима показателями инфицированности для моллюсков *Boreoelona* (5.6% по данным, предоставленным Беспрозванных В.В.).

В отличие от *Parajuga* (обитатели рек), планорбиды как и представители рода *Boreoelona* – обитатели стоячих пойменных водоемов, т.е. представители этих гастропод находятся в одинаковых условиях, при которых происходит инфицирование трематодами. Это отражается на сходстве их экстенсивности инвазии. Значительное расхождение в их инфицированности в сравнении с *Parajuga* может быть связано с различиями в условиях обитания, однако, по нашему мнению, основная причина таких различий заключается в продолжительности жизни тех и других. Продолжительность жизни представителей *Parajuga* более 7 лет, в то время у рода *Boreoelona* как и у планорбид – не более 2-4 лет. Короткий срок жизни последних ограничивает возможность накопления инфицированных особей в популяции моллюсков. Инфицированное поколение гастропод, в течение относительно короткого промежутка времени их существования, сменяется неинфицированной молодью моллюсков. Процесс инфицирования начинается с нуля. При этом инфицированность моллюсков во многом будет зависеть, как от климатических явлений: отсутствие или наличие засухи и возможного пересыхания водоема, или наводнения, так и от наличия окончательных хозяев, связанных в своей жизнедеятельности с водоемом.

Одной из причин низкой инфицированности планорбид могло быть небольшое видовое разнообразие трематод, использующих этих моллюсков в качестве первых промежуточных хозяев, в сравнении с переднежаберными моллюсками. Однако у планорбид в обследуемом регионе обнаружено 37 представителей трематод из 12 семейств, в то же время как у *Parajuga* в этом же регионе 28 видов из 16 семейств (Беспрозванных, 2000), а у *Boreoelona* и *Parafossarulus* 17 и 11 видов соответственно (данные предоставлены Беспрозванных В.В.).

Анализ полученных нами данных о взаимосвязи зараженности планорбид партенитами трематод и видового разнообразия последних показал, что с участием моллюсков *H. suifunensis*, имеющих наименьшие показатели зараженности (Табл. 2), циркулирует наибольшее число видов трематод (11), тогда как с участием *A. centrifugops* циркулирует 10 видов червей, а *P. semiglobosa* – 7 видов. Кроме того, с использованием как *H. suifunensis*, так и *P. semiglobosa*, развивается еще 4 вида трематод. При этом, например, в черте города Владивостока при наибольшей экстенсивности заражения у *P. semiglobosa* и наименьшей у *H. suifunensis* через каждого из них развивается по три вида трематод, один из которых общий для этих моллюсков. В бассейне реки Уссури также наиболее заражены *P. semiglobosa*, но с их участием развивается 1 вид трематод, а с *H. suifunensis*, у которого низкие показатели экстенсивности, циркулирует 2 вида трематод. Один вид червей общий для этих моллюсков. Сходная ситуация и в бассейне реки Раздольная и озера Ханка.

Помимо наших исследований, анализ литературных данных показал, что на территории юга ДВ, моллюски рода *Anisus* исполняют роль первого промежуточного хозяина для *Paramphistomum petrowi*, *Tetraserialis tcherbakovi* и *Azygia robusta*, гастроподы *Helicorbis* – для *Calicophoron ijimai*, а трематода *Paramphistomum ichikawai* циркулирует с участием моллюсков родов *Anisus*, *Helicorbis* и *Polypylis* (Дворядкин, Беспрозванных, 1981; Дворядкин и др., 1983; Дворядкин, 1989; Дворядкин, 1993; Беспрозванных, 2005).

Таблица 2

Моллюски Planorbidae исследованные на зараженность партенитами трематод: вскрыто (экз.)/заражено (экз.)/%

	Водоёмы в черте г. Владивосток	Бассейн оз. Ханка	Бассейн р. Уссури	Бассейн р. Анной	Бассейн р. Раздольной	Всего
<i>Anisus centrifugops</i>	203/18/8.9	172/23/13.4	47/1/2.1	42/0/0	218/21/9.6	682/63/9.2
<i>Helicorbis suifunensis</i>	1429/18/1.3	294/50/17.0	490/8/1.6	47/18/38.2	247/55/22.3	2507/149/5.9
<i>Polypylis semiglobosa</i>	207/24/11.6	563/30/5.3	52/4/7.7	-	220/31/14.0	1042/89/8.5
Всего	1839/60/3.3	1029/103/10.0	589/13/2.2	89/18/20.2	685/107/15.6	4231/301/7.1

Таким образом, полученные результаты исследования показали мозаичное распределение обнаруженных видов трематод в обследованном регионе и отсутствие какой-либо зависимости между зараженностью первых промежуточных хозяев и видовым разнообразием трематод. Наличие тех или

иных видов трематод в том или ином локалитете, с большой долей вероятности, находится в зависимости от комплекса факторов природного и антропогенного генезиса. К таким факторам можно отнести различные климатические явления, включая наводнения и засухи, количество зараженных окончательных хозяев и посещаемость ими того или иного водоема, а также хозяйственную деятельность, что подтверждается многочисленными исследованиями (Гинецинская, 1968, Галактионов, 1982 Черногоренко, 1983, Галактионов, Добровольский, 1984, Беспрозованных, 2000 и др.). Что касается исследованных планорбид, то наряду с этими факторами, показатели их зараженности в значительной степени зависят от короткой продолжительности их жизни и частой смены поколений. Это, соответственно, ограничивает возможность накопления инфицированных особей в популяции гастропод и предопределяет низкий процент их зараженности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В главе обобщены основные результаты проведенных исследований и обозначена роль Planorbidae в формировании эпидемиологически значимых природных очагов трематодозов на юге ДВ России.

ВЫВОДЫ

1. Согласно собственным и литературным данным, на юге Дальнего Востока России с участием легочных моллюсков *Polypylis semiglobosa*, *Helicorbis siffumensis* и *Anisus centrifugops* циркулирует 37 разновидностей трематод. Перечисленные моллюски – основные звенья в формировании эпидемиологически значимых природных очагов трематодозов, вызываемых червями *Neodiplostomum seoulense*, *Echinostoma cinetorchis* и *Trichobilharzia* spp.

2. Наибольшее количество обнаруженных трематод принадлежит семейству Plagiorchiidae *sensu lato* (10 видов), остальные к семействам: Diplostomidae (5), Diplodiscidae (3), Notocotylidae (3), Paramphistomidae (3), Echinostomatidae (2), Strigeidae (2), Schistosomatidae (2), Aporocotylidae (2), Cephalogonimidae (1), Halipegidae (1), Azygiidae (1), Haematoloechidae (1) и *Astiotrema odhneri – incertae sedis*. В составе фауны – 2 вида новые для науки и 6 для фауны России.

3. Комплексный подход в исследовании трематод позволил выявить несостоятельность использования структуры поверхностных желез половозрелых червей как основного морфологического критерия для дифференциации родов Notocotylidae. Кроме того, анализ полученных и имевшихся результатов исследований показал, что молекулярные данные без сведений по морфологии, а в ряде случаев и без данных по биологии трематод не всегда обеспечивают возможность объективной оценки таксономического статуса червей.

4. Трематоды различной систематической принадлежности на стадии церкарии обладают сходными адаптациями к инфицированию одних и тех же или близких по эколого-биологическим характеристикам животных. В некоторых случаях успех реализации жизненного цикла обеспечивается за счет вторичного изменения приспособлений у церкарий к заражению очередного хозяина.

5. По результатам изучения жизненных циклов установлено, что для трематод, обнаруженных на стадии партениты у планорбид юга ДВ России, характерно 14 путей циркуляции, осуществляющихся в подавляющем большинстве случаев по диксенному (12 видов) и триксенному типам (9 видов). У отдельных представителей возможно формирование новых адаптаций в реализации жизненного цикла. У *Pseudocatatropis dvoryadkini* выпадение стадии инцистирования во внешней среде, а у *Halipegus japonicus* – вовлечение в жизненный цикл нетипичного окончательного хозяина.

6. Анализ известных жизненных циклов трематод юга ДВ выявил преобладание земноводных и рептилий в циркуляции червей из первых промежуточных хозяев легочных моллюсков и рыб у трематод из переднежаберных гастропод, что с большой долей вероятности связано с условиями, при которых происходило формирование фаун сосальщиков этих групп брюхоногих. С определенной долей уверенности можно говорить, что на каком-то из этапов становления жизненных циклов и формирования фауны трематод легочных моллюсков, последние были экологически разобщены с рыбами.

7. Результаты исследования показали отсутствие зависимости между видовым разнообразием трематод и зараженностью партенитами моллюсков сем. Planorbidae. На обследованной территории для обнаруженных трематод характерно мозаичное распределение, а зараженность планорбид в значительной степени зависит от фактора короткой продолжительности их жизни и частой смены поколений, что ограничивает возможность накопления инфицированных особей в популяции гастропод.

**По теме диссертации опубликованы следующие работы:
Статьи, опубликованные в ведущих рецензируемых журналах:**

1. Besprozvannykh, V.V. Life-cycle and genetic characterization of *Astiotrema odhneri* Bhalerao, 1936 sensu Cho & Seo 1977 from the Primorsky Region (Russian Far East) / V.V. Besprozvannykh, D.M. Atopkin, A.V. Ermolenko, **A.V. Kharitonova**, A.Yu. Khamatova // Parasitology International, 2015. – Vol. 64. – P. 533–539.

2. Besprozvannykh, V.V. *Diplodiscus mehrai* Pande, 1937 and *D. japonicus* (Yamaguti, 1936): morphology of developmental stages and molecular data / V.V. Besprozvannykh, K.V. Rozhkovan, A.V. Ermolenko, **A.V. Izrailskaya** // Helminthology, 2018. – Vol. 55. – P. 66–69.

3. **Izrailskaia, A.V.** Developmental stages of *Notocotylus magniovatus* Yamaguti, 1934, *Catatropis vietnamensis* n. sp., *Pseudocatatropis dvoryadkini* n. sp., and phylogenetic relationships of Notocotyliidae Lühe, 1909 / **A.V. Izrailskaia, V.V. Besprozvannykh, Y.V. Tatonova, H.M. Nguyen, H.D. Ngo** // Parasitology Research, 2019. – Vol. 118. – P. 469–481.

4. **Izrailskaia, A.V.** *Echinostoma chankensis* nom. nov., other *Echinostoma* spp. and *Isthmiophora hortensis* in East Asia: Morphology, molecular data and phylogeny within Echinostomatidae / **A.V. Izrailskaia, V.V. Besprozvannykh, Y.V. Tatonova** // Parasitology, 2021. V. 148 (11). – P. 1366–1382.

Работы, опубликованные в материалах всероссийской и международных научных конференций и международного симпозиума:

5. **Израильская, А.В.** Филогенетические взаимоотношения в семействе Notocotyliidae Luhe, 1909 (Trematoda) / **А.В. Израильская, Ю.В. Татонова, В.В. Беспрозванных** // Всероссийская конференция с международным участием "Современная паразитология основные тренды и вызовы (VI Съезд Паразитологического общества)", 2018. – С. 100.

6. **Израильская, А.В.** Фауна трематод, развивающихся с участием первых промежуточных хозяев - пресноводных легочных моллюсков на территории юга Дальнего Востока России / **А.В. Израильская** // Международная научная конференция: "Биоразнообразие паразитов", посвященная 75-летию Центра паразитологии и 140-летию со дня рождения академика К. И. Скрябина, 2018. – Т. L. – С. 93–94.

7. **Izrailskaia, A.V.** Variability of ITS1 rDNA region in the Notocotyliidae (Trematoda) species / **A.V. Izrailskaia, Y.V. Tatonova, V.V. Besprozvannykh, I.M. Martynenko** // Modern Achievements in Population, Evolutionary, and Ecological Genetics : International Symposium, Vladivostok – Vostok Marine Biological Station, September 8-13, 2019: Program & Abstracts, 2019. – P. 26.

8. **Израильская А.В.** Первое обнаружение трематоды *Neodiplostomum seoulense* (Seo et al., 1964) Hong et Shoop, 1995 на территории России: морфология, жизненный цикл и молекулярные данные / **А.В. Израильская** // Изучение водных и наземных экосистем: история и современность: международная научная конференция, посвящённая 150-летию Севастопольской биологической станции - Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского и 45-летию НИС «Профессор Водяницкий», 13-18 сентября 2021 г., Севастополь, Российская Федерация, 2021. – С. 104–105.

ИЗРАИЛЬСКАЯ
АННА ВЛАДИМИРОВНА

**ФАУНА, БИОЛОГИЯ И ПУТИ ЦИРКУЛЯЦИИ ТРЕМАТОД,
РАЗВИВАЮЩИХСЯ С УЧАСТИЕМ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ
СЕМ. PLANORBIDAE ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук