

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
«ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР НАЗЕМНОЙ БИОТЫ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ»
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

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

Диссертация

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
д.б.н. Беспрозванных В.В.

ВЛАДИВОСТОК

2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ОПУБЛИКОВАННЫХ ДАННЫХ ПО ФАУНЕ ТРЕМАТОД ПРЭСНОВОДНЫХ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ	8
ГЛАВА 2. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СОСТАВА ФАУНЫ И ЭКОЛОГИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА PLANORBIDAE ЮГА ДВ РОССИИ И ВИДЫ МОЛЛЮСКОВ, ОБСЛЕДОВАННЫЕ НА ИНФИЦИРОВАННОСТЬ ПАРТЕНИТАМИ ТРЕМАТОД.....	13
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	15
3.1. Морфология и жизненные циклы	15
3.2. Молекулярные методы.....	18
ГЛАВА 4. ФАУНА ТРЕМАТОД И ИХ ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ.....	20
4.1. Семейство Haematoloechidae Freitas, Lent, 1939.....	20
4.1.1. <i>Haematoloechus nanchangensis</i> Hsiung, 1934	20
4.2. Plagiorchiidae <i>sensu lato</i>	22
4.2.1. Plagiorchiidae gen. sp. 1	23
4.2.2. Plagiorchiidae gen. sp. 2	23
4.2.3. Plagiorchiidae gen. sp. 3	24
4.2.4. Plagiorchiidae gen. sp. 4	24
4.2.5. Plagiorchiidae gen. sp. 5	25
4.2.6. Plagiorchiidae gen. sp. 6	26
4.2.7. Plagiorchiidae gen. sp. 7	26
4.2.8. Plagiorchiidae gen. sp. 8	27
4.2.9. Plagiorchiidae gen. sp. 9	27
4.2.10. Plagiorchiidae gen. sp. 10	28
4.2.11. Обсуждение трематод Plagiorchiidae <i>sensu lato</i>	33
4.3. Род без определенного места (<i>incertae sedis</i>) в составе Digenea.....	34
4.3.1. <i>Astiotrema odhneri</i> Bhalerao, 1936 <i>sensu</i> Cho, Seo, 1977	34
4.4. Семейство Cephalogonimidae Looss, 1899	42
4.4.1. <i>Cephalogonimus japonicus</i> Ogata, 1934	42
4.5. Заключение по видам <i>Astiotrema odhneri</i> и <i>Cephalogonimus japonicus</i>	45
4.6. Семейство Diplostomidae Poirier, 1886	46
4.6.1. <i>Neodiplostomum oriolinum</i> Oschmarin, 1963	46
4.6.2. <i>Neodiplostomum seoulense</i> (Seo et al., 1964) Hong et Shoop, 1995	54
4.6.3. <i>Neodiplostomum</i> sp. 1	58
4.6.4. <i>Neodiplostomum</i> sp. 2	59
4.6.5. Обсуждение трематод <i>Neodiplostomum</i> sp. 1 и <i>Neodiplostomum</i> sp. 2	61
4.6.6. <i>Tylodelphys</i> sp.	62
4.7. Семейство Strigeidae Railliet, 1919.....	64
4.7.1. <i>Cotylurus hebraicus</i> Dubois, 1934	64
4.7.2. Strigeidae gen. sp.	68
4.8. Семейство Diplodiscidae Cohn, 1904.....	70
4.8.1. <i>Diplodiscus mehrai</i> Pande, 1937	70
4.8.2. <i>Diplodiscus japonicus</i> Yamaguti, 1936.....	71
4.8.3. Обсуждение трематод <i>Diplodiscus mehrai</i> и <i>D. japonicus</i>	78
4.8.4. <i>Diplodiscus</i> sp.....	79
4.9. Семейство Notocotylidae Luhe, 1909.....	81
4.9.1. <i>Pseudocatatropis dvoryadkini</i> Izrailskaia et al., 2019.....	81
4.9.2. <i>Pseudocatatropis multipapillus</i> n. sp.....	85
4.10. Семейство Echinostomatidae Looss, 1899	92
4.10.1. <i>Echinostoma miyagawai</i> Ishii, 1932.....	92

4.10.2. <i>Echinostoma cinetorchis</i> Ando et Ozaki, 1923	97
4.11. Семейство Schistosomatidae Stiles, Hassall, 1898	108
4.11.1. <i>Trichobilharzia</i> sp. 1	108
4.11.2. <i>Trichobilharzia</i> sp. 2	108
4.12. Семейство Aporocotylidae Odhner, 1912	110
4.12.1. <i>Sanguinicola</i> sp. 1	110
4.12.2. <i>Sanguinicola</i> sp. 2	111
4.12.3. Обсуждение трематод <i>Sanguinicola</i> sp. 1 и <i>Sanguinicola</i> sp. 2	111
4.13. Семейство Halipegidae Poche, 1925	112
4.13.1. <i>Halipegus japonicus</i> Yamaguti, 1939	112
ГЛАВА 5. ТРЕМАТОДЫ, РАЗВИВАЮЩИЕСЯ С УЧАСТИЕМ ПЕРВЫХ ПРОМЕЖУТОЧНЫХ ХОЗЯЕВ – МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА PLANORVIDAE, РАНЕЕ ОБНАРУЖЕННЫЕ НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ	114
5.1. Трематоды, видовая принадлежность которых определена на основании данных о жизненном цикле и морфологии стадий развития	114
5.1.1. Семейство Paramphistomidae Fischoeder, 1901	114
5.1.2. Семейство Notocotylidae	115
5.1.3. Семейство Azygiidae Lühe, 1909	115
5.1.4. Семейство Halipegidae	115
5.1.5. Семейство Diplostomidae	115
5.1.6. Семейство Haematoloechidae	115
5.2. Трематоды, видовой статус которых установлен на основании морфологии церкарий	116
5.2.1. Семейство Strigeidae	116
5.2.2. Семейство Notocotylidae	116
5.2.3. Семейство Echinostomatidae	116
5.2.4. Семейство Cyclocoelidae Stossich, 1902	117
5.2.5. Семейство Diplostomidae	117
5.2.6. Семейство Prosthogonimidae Lühe, 1909	118
5.2.7. Семейство Diplodiscidae	118
5.3. Обсуждение	118
ГЛАВА 6. НЕКОТОРЫЕ АДАПТАЦИИ ЦЕРКАРИЙ В ПРОЦЕССЕ РЕАЛИЗАЦИИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ТРЕМАТОД	121
6.1. Суточный ритм выхода и таксисы церкарий	121
6.2. Поиск и проникновение церкарий во второго хозяина	123
6.2.1. Церкарии с локомоционными способностями и активным проникновением в хозяина	124
6.2.2. Церкарии с локомоционными способностями и пассивным проникновением в хозяина	126
6.2.3. Церкарии без локомоционных способностей	127
6.3. Изменение способа проникновения церкарий в хозяина	127
ГЛАВА 7. ПУТИ ЦИРКУЛЯЦИИ ТРЕМАТОД, РАЗВИВАЮЩИХСЯ С УЧАСТИЕМ ПРЕСНОВОДНЫХ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ ИЗ СЕМЕЙСТВА PLANORVIDAE ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ	132
ГЛАВА 8. ЗАРАЖЕННОСТЬ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ ИЗ СЕМЕЙСТВА PLANORVIDAE НА ТЕРРИТОРИИ ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ	140
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	144
ВЫВОДЫ	146
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	148

ВВЕДЕНИЕ

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 данные о половозрелых особях, содержат сведения о нахождении церкарий трематод и их морфологии без информации о последующих стадиях развития и путях циркуляции червей. В силу морфологической схожести трематод 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 фаун червей, осуществляющих циркуляцию в пределах региона. Результаты исследований последних лет показывают, что изучение биоразнообразия трематод того или иного региона возможно только при использовании 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 оценки 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 из водоемов юга Дальнего Востока России.

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 suifunensis* 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. suifunensis* 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 воспроизведено 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, Заключение, 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. Беспрозванных 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.

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

Исследования фауны трематод имеют многолетнюю историю и охватывают все части света. Значительный вклад в изучение дигеней, в том числе и циркулирующих с участием легочных моллюсков, был сделан в конце XIX и в XX веков. При этом изученность фауны сосальщиков отдельных регионов планеты далеко не одинакова. Есть как регионы, где накоплен большой объем информации о составе фауны трематод, так и регионы, остающиеся до сих пор в этом отношении слабо изученными. Наибольшее количество данных о фауне трематод легочных моллюсков было получено для территории Евразии, значительно меньше – для других регионов земного шара.

Ниже приведен обзор исследований мировой фауны церкарий, обнаруженных у легочных моллюсков различной систематической принадлежности, что обусловлено имеющимися многочисленными данными об участии, например, представителей семейств *Lymnaeidae* Rafinesque, 1815 и *Planorbidae* Rafinesque, 1815 в циркуляции одних и тех же видов трематод (Дворядкин, 1977, 1980; Cichy et al., 2011 и др.).

Первые работы, касающиеся фауны церкарий из легочных моллюсков на территории Европы, относятся к середине XIX века. В XX веке на основании полученных результатов исследований был предложен вариант классификации морфологических типов церкарий, дополнены данные о морфологии и индивидуальном развитии трематод, развивающихся через пресноводных, в том числе и легочных моллюсков. Опубликованы многочисленные данные о партенитах и церкариях из легочных моллюсков различной систематической принадлежности, а также для ряда видов трематод получены сведения о жизненных циклах и морфологии стадий развития, что позволило установить видовую принадлежность червей (Скворцов, 1924; Черногоренко-Бидулина, 1958; Здун, 1961; Гинецинская, 1959; Гинецинская, Добровольский, 1962, 1964, 1968; Цукман, 1965; Стенко, 1976; Черногоренко, 1976, 1977, 1980; Судариков, 1984; Филимонова, 1985; Куницкий, 2000; Житова, Король, 2008; Житова, Матвиенко, 2010; Акимова, Курченко, 2009; Акимова и др., 2011; Акимова, Бычкова, 2012; Hesse, 1923; Szidat, 1924 а, б, 1933; Brown, 1926, 1931; Harper, 1929, 1931; Petersen, 1931; Rees, 1932; Drozd, Malczewski, 1956; Drozdowski, 1958; Chowanec, Drozd, 1958; Styczynska-Jurewicz, 1958; Wisniewski, 1958; Ahmed, 1959; Zdun, 1959; Ples, 1959; Nasir, 1960; Khan, 1960 а, б, 1961 а, б, 1962 а, б; Odening, 1962 а, б, 1965, 1966; Bobiatynska-Ksok, 1964; Nasir, Erasmus, 1964; Probert, 1965 а, б, 1966 а, б; Williams, 1966; Niewiadomska, 1966, 1987; Furmaga, 1968; Combes et al., 1980; Hurtrez-Bousses et al., 2001; Loy, Haas, 2001; Rondelaud et al., 2000, 2001; Wojcik et

al., 2002; Dreyfuss et al., 2002, 2005; Hural, Yavorski, 2004; Morley et al., 2004; Falytunkova et al., 2006; Soldanova et al., 2010; Zbikowska, 2004, 2007; Ferte et al., 2005; Akramova et al., 2007; Jouet et al., 2008; Zbikowska, Nowak, 2009 и др.). В одной из последних работ (Cichy et al., 2011) авторы проанализировали информацию об обнаружении церкарий у пресноводных моллюсков Европы. Исходя из их публикации, моллюски сем. Lymnaeidae исполняют роль первого промежуточного хозяина для 124 трематод, из которых для 52 установлена видовая принадлежность, для сем. Planorbidae такие данные 97 и 51, соответственно. При этом 12 видов трематод зарегистрированы у представителей обоих семейств моллюсков, а 8 способны циркулировать с участием в качестве первых промежуточных хозяев моллюсков других семейств, в том числе и из состава жаберных брюхоногих.

В Среднеазиатском регионе у моллюсков семейств Lymnaeidae и Planorbidae обнаружено 60 различных церкарий из групп ксифидиоцеркарий, фуркоцеркарий и др. (Арыстанов, 1970; Шакарбаев и др., 2013; Haseeb, 1984). Церкарии птичьего шистосомоза, отмечены у моллюсков *Lymnaea gedrosiana* Annandale et Prashad, 1919, *Stagnicola palustris* Müller, 1774, *Lymnaea stagnalis* Linnaeus, 1758 и *Planorbis planorbis* Linnaeus, 1758 на севере Ирана (Athari et al., 2006). Имеются и другие работы, касающиеся среднеазиатской фауны церкарий (Смирнова и др., 1967; Бутенко, 1967, 1972; Белякова-Бутенко, 1971; Боргаренко, Набиев, 1971; Арыстанова, 1972; 1986; Токобаев, Чивиченко, 1978; Белякова, 1981; Мехралиев, 1993; Devkota, 2008; Devkota et al., 2011).

На территории Индии выявлены церкарии из групп Amphistomata, Echinostomata, Furcocercariae, Gymnocephala, Monostomata и Xiphidocercaria (Choubisa, 2008). В другом исследовании, выполненном на этой территории, у моллюсков рода *Lymnaea* Lamarck, 1799 обнаружен 71 вид церкарий и установлено, что моллюск *Indoplanorbis exustus* Deshayes, 1834 исполняет роль первого промежуточного хозяина для *Schistosoma nasale* Rao, 1933, *Schistosoma spindale* Montgomery, 1906, *Schistosoma indicum* Montgomery, 1906 и *Echinostoma* spp. – паразитов кровеносной системы и пищеварительного тракта теплокровных соответственно (Tigga et al., 2014).

В Восточно-Азиатском регионе наиболее исследована фауна церкарий из различных групп моллюсков на территории Японии. Этот материал преимущественно был получен до 1964 года, в котором Ито (Ito, 1964) опубликовал обзорную работу по церкариям моллюсков Японии и сопредельных территорий. В его исследовании представлена информация о нахождении 32 разновидностей церкарий у моллюсков из сем. Lymnaeidae и 22 – у моллюсков из сем. Planorbidae, из которых для 7 определена видовая принадлежность. Имеются данные по церкариям с территории Таиланда, где у

Lymnaea auricularia Linnaeus, 1758 были обнаружены церкарии из групп Echinostomata и Parapleurolophocercous, а у *Indoplanorbis exustus* – Echinostomata и Monostomata (Anucherngchai et al., 2016). В связи с острой проблемой фасциоза и шистосомоза в азиатском регионе был проведен ряд исследований, которые позволили установить, что возбудители этих заболеваний – *Fasciola hepatica* Linnaeus, 1758, *Fasciola gigantica* Cobbold, 1855, *Schistosoma mansoni* Sambon, 1907, *Schistosoma haematobium* Bilharz, 1852 и *Schistosoma japonicum* Katsurada, 1904 циркулируют с участием моллюсков Lymnaeidae и Planorbidae (Davis, 1980; Morel, Mahato, 1987; Tesana et al., 1989; Ditrich et al., 1992; Rossa et al., 1997; Tanaka, Tsuji, 1997; Hien et al., 2001 а, б; Mas-Coma et al., 2001; Xuan et al., 2001; De et al., 2003; Mas-Coma, 2004 и др.).

Имеются немногочисленные сведения о фауне церкарий Африканского и Американского континентов. В Африке и Южной Америке такие исследования в первую очередь были связаны с проблемами фасциоза и шистосоматоза (Malek, 1958; McCullough, 1965; Wright, 1966, 1979; Schillhorn van Veen, 1980; Ndifon, Ukoli, 1989; Ostrowski-de Nunez et al., 1990, 1991; Manning et al., 1995; Woodruff, 1997; Graeff-Teixeira et al., 1999; Jones et al., 1999; Esteban et al., 2003; Hussein et al., 2006; Hussein, Bin-Dajem, 2008; Ibikounle et al., 2009, Fernandez, Hamann, 2013; Carvalho de Mattos et al., 2013). Наряду с этим у легочных моллюсков родов *Biomphalaria* Preston, 1910, *Bulinus* Müller, 1781 и *Lymnaea* выявлены церкарии из групп Furcocercariae, Xiphidiocercaria, Echinostomata, Cystophora, Gymnocephala, Amphistomata (Dinnik et al., 1954; Dinnik, 1965; Lie, Basch, 1967; Loker et al., 1981; Southgate et al., 1989; Mukaratirwa et al., 1998; Hussein et al., 2006; Coady et al., 2006; Flores et al., 2010; Chibwana, Nkwengulila, 2017; Fernandez, Hamann, 2017 и др.).

Начало изучения фауны трематод водных легочных моллюсков на Дальнем Востоке России датируется 60 годами прошлого столетия. В большинстве работ, опубликованных с этого времени, содержатся сведения об обнаружении партенит и церкарий трематод, для которых таксономический статус или не определен, или определялся на основании морфологии церкарий (Ошмарин, 1963; Мамаев, Ошмарин, 1971; Дворядкин, 1977, 1980). На наличие партенит и церкарий были обследованы легочные моллюски семейств Lymnaeidae, Physidae Fitzinger, 1833 и Planorbidae. В результате этих исследований выявлено 45 разновидностей церкарий. Вместе с этим имеются и публикации, в которых приведены данные по жизненному циклу и морфологии стадий развития трематод. Это касается 13 видов трематод, циркулирующих с участием моллюсков семейств Lymnaeidae и Planorbidae 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 (Дворядкин, Беспрозванных, 1981; Дворядкин, 1989; Круглик, 1989; Дворядкин, 1993; Беспрозванных, 1999, 2000 а, б, 2007, 2009).

Основываясь на анализе имеющихся на сегодня публикаций, касающихся изучения фауны трематод, можно выделить три основных направления в получении данных. Одно из них объединяет работы, связанные с выявлением трематод на стадии церкарии с указанием только их морфологического типа или с обозначением видовой принадлежности церкарий без каких-либо данных, это подтверждающих. К сожалению, такие публикации могут быть, с одной стороны, малоинформативны, с другой, – не корректными в силу того, что трематоды из разных таксономических групп на стадии церкарии могут обладать сходной морфологией. Это затрудняет использование таких данных для решения вопросов таксономии и распространения видов сосальщиков. Другое направление исследований включает получение данных о половозрелых стадиях трематод с указанием их видовой принадлежности. В этом случае, в силу морфометрического сходства червей из одной родовой группы, нередки ошибки при их видовой идентификации, о чем свидетельствуют многочисленные случаи обоснованной или необоснованной синонимизации видов. При ограничении исследований только морфологией половозрелой стадии червей остаются нерешенными вопросы, касающиеся циркуляции и морфологии других стадий развития трематод, что во многих случаях снижает достоверность идентификации таксономии. Еще одно направление объединяет, по сравнению с двумя предыдущими, значительно меньшее количество публикаций, которые содержат данные о жизненном цикле и морфологии стадий развития червей. В последнее время эти направления исследований дополняются получением молекулярных данных. Несмотря на интенсивное развитие молекулярных исследований, их результаты могут быть наиболее ценны для решения вопросов таксономии, систематики, филогении, возможных путей становления взаимоотношений в системе «паразит-хозяин» и формирования фаун сосальщиков различных территорий только в совокупности с данными о морфологии стадий развития и жизненном цикле трематод. Кроме того, такой подход в исследовании трематод обеспечит получение объективной информации о возбудителях эпизоотий и червях, имеющих эпидемиологическое значение, что в свою очередь, будет способствовать разработке обоснованных мер профилактики и адекватной диагностики трематодозов.

Исходя из вышеизложенного, можно заключить, что, с одной стороны, для подавляющего числа церкарий мировой фауны определена только принадлежность тому или иному морфотипу, с другой, – имеются многочисленные публикации, где определена видовая принадлежность трематод только на основании морфологии церкарий. Как в первом, так и во втором случаях такие данные недостаточно объективны, и их использование малоэффективно в решении проблем таксономии и состава фауны трематод того или иного региона. Данные, опубликованные в последнее время, свидетельствуют о том, что среди трематод, видовая идентификация которых была осуществлена на стадии церкария, обнаруженных в прошлом столетии и причисленных к разным видам, большое количество синонимов (Faltynkova et al., 2005, 2007 а, б; Faltynkova, Naas, 2006; Cichy et al., 2011). В тоже время современные методы, включающие в комплексе изучение стадий развития трематод и их генетических особенностей, показывают, что многие из червей, причисляемых ранее к одному виду, принадлежат разным видам (Shumenko et al., 2017; Voronova et al., 2017; Besprozvannykh et al., 2019 и др.).

Таким образом, для решения вопросов состава фауны сосальщиков региона, истории ее формирования, вопросов систематики и становления взаимоотношения в системе паразит-хозяин необходимо получение объективной информации о принадлежности обнаруженных церкарий тому или иному виду трематод. Это может быть достигнуто только при использовании интегративного подхода в их изучении.

**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* Prozorova et Starobogatov, 1997, *Anisus subfiliaris* Moskvicheva, 1980, *Anisus minusculus* Moskvicheva, 1980, *Helicorbis sujfunensis* Starobogatov, 1957, *Polypylis semiglobosa* Moskvicheva in Dworiadkin, 1980, *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*.

***Anisus centrifugops*.** Раковина у молодых бледно-роговая, у взрослых до темно-коричневой. Тонкостенная, слабо поперечно исчерченная. Оборотов 4.5-5. Первые обороты быстро нарастающие, округлые. Последний оборот несколько опущенный, сжатый, благодаря чему образует выраженный киль по всему краю оборота. Устье овальное. Диаметр раковины до 8, высота до 1.2 мм. Встречается в слабопроточных и стоячих водоемах, включая временные лужи (Рис. 1) (Дворядкин, 1980; Старобогатов и др., 2004).

***Polypylis semiglobosa*.** Раковина от светло-коричневой до золотисто-темной, блестящая, в виде плосковыпуклой линзы. Оборотов 4-4.5 с тонкой линией нарастания. Последний оборот сильно охватывает предыдущие, сверху выпуклый, снизу почти плоский, с хорошо выраженным закругленным углом. Внутри, на нижней и боковых стенках последнего оборота, располагаются три ряда белых пластинок. Внутренние обороты с верхней стороны слегка погружены, с нижней – образуют широкий перспективный пупок. Устье сердцевидное, несколько неправильное, с глубокой выемкой, образованной стенкой предпоследнего оборота. Диаметр раковины до 4.5, высота 1.6-1.8 мм. Встречаются в пойменных водоемах, озерах и болотах на равнинных территориях

бассейна р. Амур и Южного Приморья (Рис. 1) (Дворядкин, 1980; Старобогатов и др., 2004).

Helicorbis sujfunensis. Раковина коричневая, блестящая, тонко исчерченная, в виде плоско-выпуклой линзы. Оборотов 4-4.5, быстро нарастающих, с очень тонкими линиями нарастания. Последний оборот большой, сильно охватывающий предыдущие. Сверху более выпуклый, снизу с закругленным углом по периферии. Внутренние обороты с верхней стороны слегка погружены, с нижней – раковина вогнутая, с четко ограниченным перспективным пупком. Устье косое, овально-сердцевидное, сильно вырезанное предыдущим оборотом. Максимальный диаметр до 7, высота до 2.5 мм. Встречаются в пойменных водоемах, озерах и болотах на равнинных территориях бассейна р. Амур и южного Приморья (Рис. 1) (Дворядкин, 1980; Старобогатов и др., 2004).

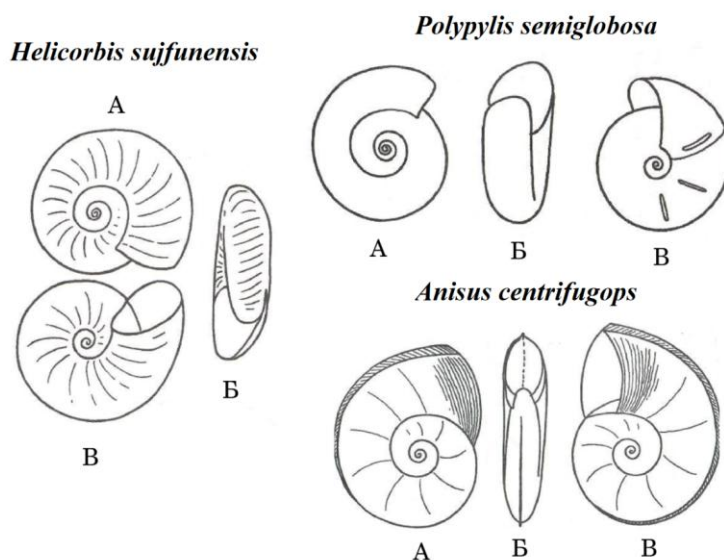


Рисунок 1 – Исследованные моллюски. А – вид сверху; Б – вид спереди; В – вид снизу (Старобогатов и др., 2004).

Моллюски родов *Anisus* Studer, 1820, *Polypylis* Pilsbry, 1906 и *Helicorbis* Benson, 1855 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: *Helicorbis suffunensis*, *Polypylis semiglobosa* и *Anisus centrifugops*. Видовая принадлежность моллюсков подтверждена сотрудником ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН к.б.н. Л.А. Прозоровой. Исследования проводились на территории Приморского и Хабаровского краев, где моллюски были собраны 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. 1). Всего вскрыто 4231 гастропода, из которых 301 особь была инвазирована партенитами трематод (Табл. 1).

С целью установления видовой принадлежности обнаруженных партенит и церкарий были проведены экспериментальные исследования по определению вторых промежуточных хозяев и получению половозрелых особей трематод. При расшифровке жизненных циклов трематод в качестве материала для заражения вторых промежуточных хозяев использовались естественно инвазированные моллюски, выделяющие церкарий. Для выявления возможного круга вторых промежуточных хозяев и изучения процесса развития метацеркарий использовали животных, выращенных в лабораторных условиях или взятых из естественной среды. В последнем случае животные были отловлены в водоемах, где не был обнаружен источник какой-либо трематодозной инвазии (контрольная группа составляла 100% животных от использованных в опыте). В качестве окончательных хозяев использовались инкубированные в лабораторных условиях из яиц утята и цыплята, а также лабораторные белые крысы, мыши, золотистые хомячки. Изучение особенностей биологии трематод осуществлялось в лабораторных условиях при температуре воды 18-22°C. Полученные в результате эксперимента половозрелые трематоды были зафиксированы в 70% и 90% этаноле. Промеры партенит и метацеркарий сделаны с живых особей. Церкарий для измерений предварительно фиксировали в 4% горячем формалине. Изучение морфологии партенит, церкарий и метацеркарий осуществляли на живых особях, церкарий при этом обездвигивали с помощью раствора репеллента «Дэта». Из марит, по методике предложенной Гинецинской, были изготовлены тотальные препараты (Гинецинская, 1968). При окраске использовали квасцовый кармин.

Для выяснения суточного ритма выхода церкарий во внешнюю среду, моллюсков по одному помещали в чашки Петри с объемом воды 50 мл. Через каждые два часа чашки с церкариями взбалтывались, и при помощи градуированной пипетки бралось десять проб

по 1 мл. В каждой пробе церкарии были обездвижены с помощью 70% раствора йода, после чего подсчитывалось их количество. Среднее число церкарий в 1 мл умножалось на 50 для выявления общего количества церкарий в чашке. Длительность жизни церкарий устанавливалась экспериментально. В период пика эмиссии церкарий зараженных моллюсков помещали в чашки Петри с водой на 20-30 мин. Церкарии, вышедшие за этот срок в воду, считались одновозрастными. Максимальная продолжительность жизни церкарий определялась от момента их выхода из моллюска до гибели всех особей. Для определения реакции церкарий на свет использовались узкие удлиненные стеклянные емкости размером 20 x 2 x 3 см, на 1/3 закрытые черной бумагой, при ярком точечном освещении противоположной части сосуда. Наблюдение за поведением церкарий проводилось на особях, находящихся в чашках Петри с высокими бортами и покинувших моллюска в период пика эмиссии.

Изучение морфологии трематод на всех выявленных стадиях развития проводилось под бинокулярными микроскопами Микромед МС1 вариант 2С и ЛабоМед-4 вариант 4. Все размеры даны в мм.

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

Таблица 1

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

	Водоемы в черте г. Владивосток	Пойменные водоемы бассейна оз. Ханка	Бассейн р. Уссури	Бассейн р. Ануй	Бассейн р. Раздольная	Всего
<i>A. 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>H. 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>P. 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

А



Б

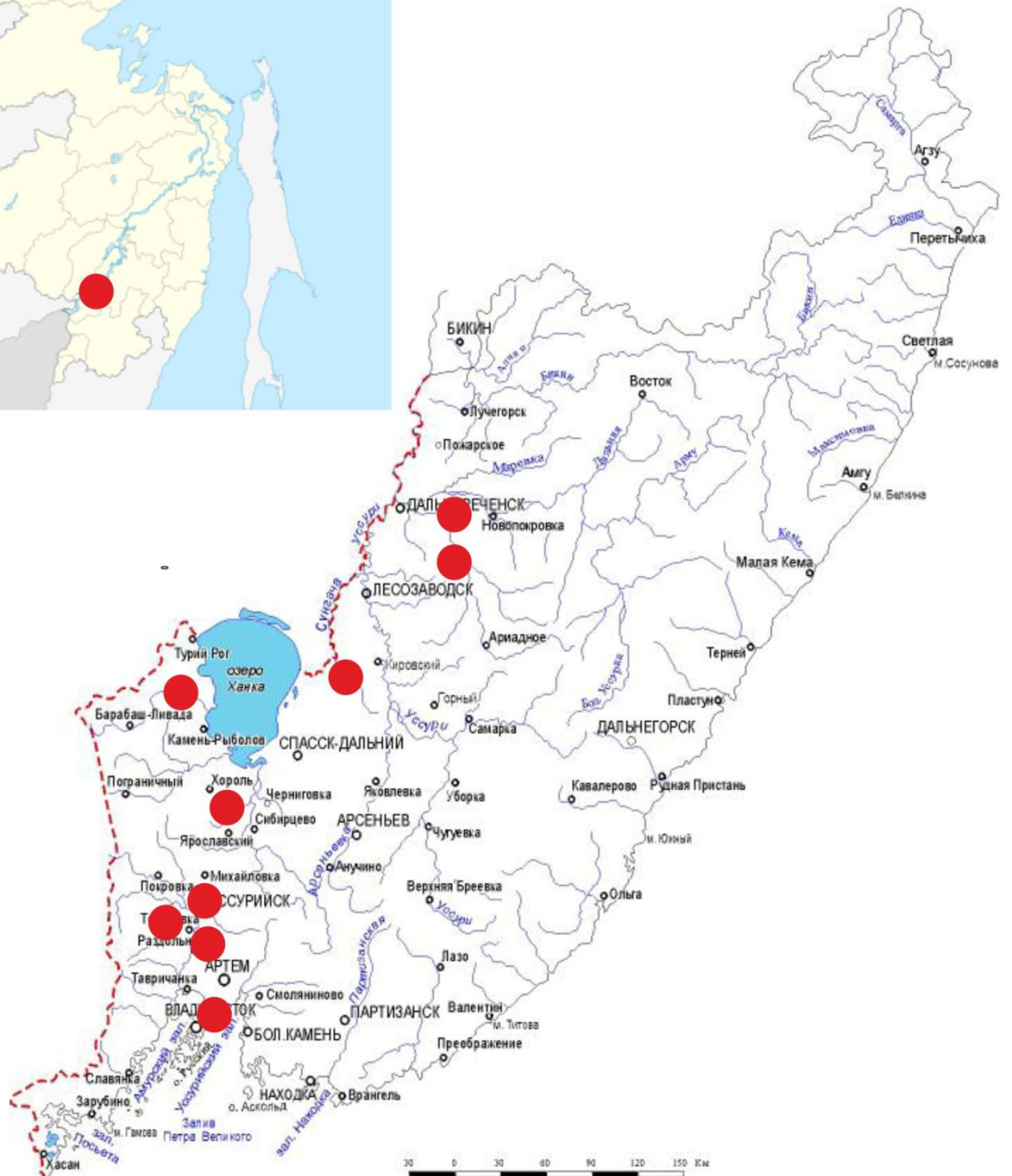


Рисунок 2 – Карта мест сбора моллюсков. А – Хабаровский край (р. Амур); Б –

Приморский край;



– место сбора моллюсков.

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. Амплификация выполнена методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием специфических праймеров (Табл. 2).

Контроль эффективности и контаминации ПЦР осуществлялся с помощью постановки позитивных и негативных проб соответственно. Продукты ПЦР секвенировали методом терминирующего синтеза по Сэнгеру с использованием набора BigDye v. 3.1 Terminator Cycle Sequencing kit фирмы Applied Biosystems, США. При секвенировании использовались праймеры для амплификации, а также внутренние праймеры (Табл. 2). Считывание продуктов секвентальной реакции осуществлялось с помощью генетического анализатора ABI 3500 на базе Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН.

Сборка и выравнивание консенсусных последовательностей осуществлялась с помощью программ FinchTV 1.4 и MEGA 5.0 (Tamura et al., 2011). Генетические *p*-дистанции и нуклеотидный состав определялись в программе MEGA 5.0.

Реконструкция филогенетических связей выполнена с использованием нуклеотидных последовательностей из базы данных NCBI (GenBank). В качестве внешней группы выбирались представители семейств трематод, расположенных базальнее анализируемого семейства на филогенетической реконструкции, разработанной Олсоном с соавторами (Olson et al., 2003) или представители из сестринской исследуемому виду группы.

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). Статистическая значимость филогенетических связей для деревьев, построенных с использованием алгоритма максимального правдоподобия, устанавливалась с помощью метода бутстрэп (Efron, 1979). Метод апостериорных вероятностей (Гмурман, 2003) использовался для реконструкций, построенных с помощью алгоритма Байеса.

Список праймеров для амплификации (А) и секвенирования (С)

Участок ДНК	Праймер	Последовательность 5'→3'	Направление	Ссылка
18S	18S-E (A), (C)	CCGAATTCGTCGACAACCTGGTT GATCCTGCCAGT	Прямой	Littlewood, Olson, 2001
	18S-F (A), (C)	CCAGCTTGATCCTTCTGCAGGTT CACCTAC	Обратный	Littlewood, Olson, 2001
	373C (C)	GATTCGAGAGGGAGCCT	Прямой	Krieger et al., 2006
	892C (C)	GTCAGAGGTGAAATCCTTGG	Прямой	Krieger et al., 2006
	1262 (C)	GAACGGCCATGCACCAC	Обратный	Krieger et al., 2006
	1262C (C)	GTGGTGCATGGCCGTTCTTA	Прямой	Krieger et al., 2006
	1/F (A), (C)	CACACCGCCCGTCG	Прямой	Krieger et al., 2006
	Pace-A (C)	GTGTTACCGCGGCTGCTG	Обратный	Littlewood, Olson, 2001
	18S-A27 (C)	CCATACAAATGCCCCCGTCTG	Обратный	Littlewood, Olson, 2001
	18S-4 (C)	AGCGACGGGCGGTGTGTAC	Обратный	Littlewood, Olson, 2001
ITS1-5.8S- ITS2	BD1 (A), (C)	GTCGTAACAAGGTTTCCGTA	Прямой	Morgan, Blair, 1995
	28S4R (A), (C)	TATTTAGCCTTGATGGAGTTTA CC	Прямой	Besprozvanny kh et al., 2019
	BD2 (A), (C)	TATGCTTAAG(A)TTCAGCGGGT	Обратный	Morgan et al., 1995
	3S (A), (C)	GGTACCGGTGGATCACGTGGCTA GTG	Прямой	Morgan, Blair, 1995
28S	digl2 (A), (C)	AAGCATATCACTAAGCGG	Прямой	Tkach et al., 2003
	1500R (A), (C)	GCTATCCTGAGGGAAACTTCG	Обратный	Tkach et al., 2003
	ECD2 (A), (C)	CTTGGTCCGTGTTTCAAGACGGG	Обратный	Tkach et al., 2003
	900F (C)	CCGTCTTGAAACACGGACCAAG	Прямой	Tkach et al., 2003
	1200R (A), (C)	CTTGGTCCGTGTTTCAAGACGGG	Обратный	Tkach et al., 2003
	300F (A), (C)	AGGGTTCGATTCCGGAG	Прямой	Lockyer et al., 2003
<i>cox1</i>	JB3 (A), (C)	TTTTTTGGGCATCCTGAGGTTTA	Прямой	Morgan, Blair, 1998
	JB4.5 (A), (C)	TAAAGAAAGAACATAATGAAAA TG	Обратный	Bowles, McManus,
<i>nad1</i>	NDJ11 (A), (C)	AGATTCGTAAGGGGCCTAATA	Прямой	Morgan, Blair, 1998
	NDJ2A (A), (C)	CTTCAGCCTCAGCATAAT	Обратный	Kostadinova et al., 2003

ГЛАВА 4. ФАУНА ТРЕМАТОД И ИХ ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ

4.1. Семейство Haematoloechidae Freitas, Lent, 1939

4.1.1. *Haematoloechus nanchangensis* Hsiung, 1934

Синоним: *Pneumonoeces nanchangensis major* Yamaguti, 1936 (Беспрозрачных, 2000б)

Первый промежуточный хозяин: *Polypylis semiglobosa*.

Место обнаружения: г. Владивосток, водоем в р-не Академгородка.

Второй промежуточный хозяин: личинки стрекоз рода *Lestes* Leach, 1815.

Локализация: мышцы и ткани органов.

Партенита (по 5 экз.). Спороцисты с червеобразным телом.

Церкария (по 15 экз.) (Табл. 3; Рис. 3). Тело церкарий покрыто мелкими шипами. Ротовая присоска снабжена копьевидным стилетом с хорошо выраженным стволиком и плечами. Имеются короткий префаринкс, небольшой фаринкс, длинный пищевод и недоразвитый, с короткими ветвями кишечник. Брюшная присоска меньше ротовой присоски и находится в передней части задней половины тела на расстоянии 0.058-0.100 от переднего конца тела. Железы проникновения представлены 12 клетками, по 4 с каждой стороны от брюшной присоски и по две с каждой стороны от экскреторного пузыря. Зачаток половой системы находится перед экскреторным пузырем. Экскреторный пузырь Y-образный. Экскреторная формула $2 [(3+3+3)+(3+3+3)]=36$.

Метацеркария (по 5 экз.) (Табл. 3; Рис. 3). Тело овальное без шипов. Ротовая присоска субтерминальная, круглая. Брюшная присоска меньше ротовой. Префаринкс и пищевод короткие, фаринкс маленький, круглый. Ветви кишечника немного не достигают заднего конца тела. Экскреторный пузырь заполнен многочисленными экскреторными гранулами, его ветви достигают уровня пищевода.

Жизненный цикл. Наблюдения за инфицированным моллюском показали, что пик эмиссии церкарий приходится на 12-15 часов, а продолжительность жизни церкарий во внешней среде 8-9 часов. Для церкарий характерно отсутствие реакции на свет. С целью установления вторых промежуточных хозяев к вышедшим из моллюска церкариям были помещены личинки стрекоз родов *Cordulia* Leach, 1815 и *Lestes*. После 24-часовой экспозиции они были помещены в отдельные емкости. В результате последующих вскрытий личинок стрекоз установлено, что трематоды инфицируют только особей рода *Lestes*, в которых церкарии проникают активно через поверхность тела хозяина. Представители *Cordulia* были свободны от паразита. Все использованные в эксперименте личинки *Lestes* (10 особей) были инфицированы с интенсивностью 5-9 метацеркарий.

Развитие трематод во втором промежуточном хозяине происходит без образования цисты. Инфицирование животных – потенциальных окончательных хозяев трематоды не проводилось.

Обсуждение. В 1934 году Хсинг (Hsiung, 1934) описал новый вид трематод *Pneumonoeces nanchangensis* Hsiung, 1934, обнаруженный в легких лягушек в Китае, а в 1936 было представлено описание подвида этой трематоды *Pneumonoeces nanchangensis major* Yamaguti, 1936, обнаруженного на территории Японии. В 1932 году Б.Е. Быховский отнес трематод, найденных в Приморском крае в легких у лягушек, к европейскому виду *Pneumonoeces schulzei* Wundsch, 1911 (Быховский, 1932). Оденинг (Odening, 1958) на основании морфологического сходства этой трематоды с *P. nanchangensis* обосновал подвидовой статус трематоды из Приморья *Pneumonoeces nanchangensis bychovskii* Odening, 1958, а впоследствии перевел трематод этого вида в род *Haematoloechus* Looss, 1899 (Odening, 1960; Blair et al., 2008). В 2000 г. В.В. Беспрозванных в результате проведенных экспериментальных исследований жизненного цикла установил, что трематода, определенная им как *P. nanchangensis major*, использует в качестве первых промежуточных хозяев моллюсков *Polypylis semiglobosa* и *Helicorbis suffunensis*, а в качестве вторых промежуточных хозяев – личинок стрекоз рода *Lestes* (Беспрозванных, 2000 б). Стиллетные церкарии, обнаруженные нами у моллюсков *P. semiglobosa* и метацеркарии, полученные в результате эксперимента, по морфологическим и метрическим (Табл. 3) показателям сходны с таковыми из публикации Беспрозванных (Беспрозванных, 2000 б). Имеющиеся некоторые различия в размерах тела церкарий, вероятнее всего, обусловлены разными методиками измерения церкарий: с использованием для этого живых или фиксированных особей. Исходя из морфометрического сходства церкарий и метацеркарий, а также из аналогично протекающего жизненного цикла и развития метацеркарии без образования цисты, трематода отнесена нами к виду – *Haematoloechus nanchangensis*. Что касается подвидового статуса этой трематоды, то с большой долей вероятности черви, обнаруженные на юго-востоке Китая и в Приморском крае, могут принадлежать одному виду: *H. nanchangensis*, в то время как найденные в Японии – другому виду. Длительная полная изоляция между континентальной и островной популяциями трематод, с большой долей вероятности могла привести к видovому разделению червей на молекулярном уровне. Подобная видовая дифференциация среди морфологически сходных трематод островной и континентальной фаун отмечено в ряде публикаций (Shumenko et al., 2017; Voronova et al., 2017; Tatonova et al., 2018). Однако для окончательного решения вопроса о

таксономическом статусе трематод рода *Haematoloechus*, обнаруженных на территории Восточной Азии, необходимо получение для них молекулярных данных.

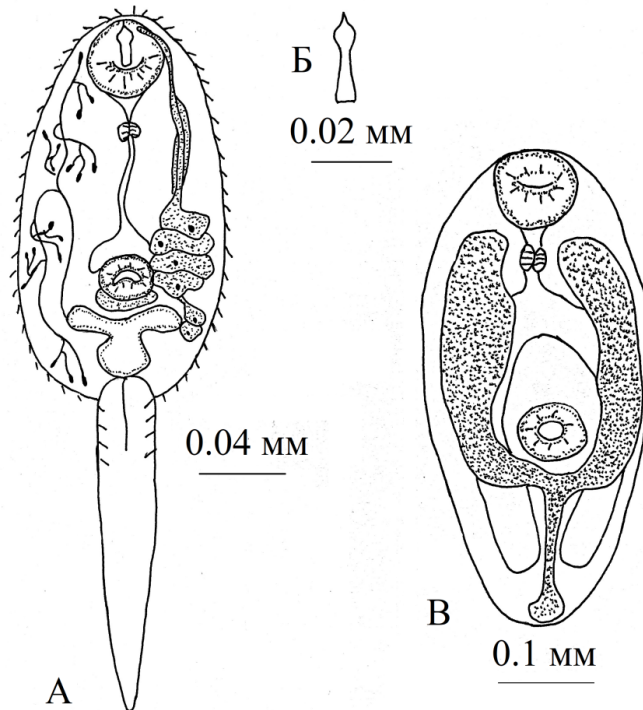


Рисунок 3 – *Haematoloechus nanchangensis*. А – церкария; Б – стилет; В – метацеркария.

Таблица 3

Размеры церкарий и метацеркарий *Haematoloechus nanchangensis* (мм)

Показатели	<i>H. nanchangensis</i> (наши данные)	<i>H. nanchangensis</i> (Беспрозванных, 2000 б)
Церкария		
Тело	0.105-0.113 x 0.098-0.105	0.139-0.178 x 0.074-0.095
Ротовая присоска	0.023-0.038 x 0.023-0.048	0.027-0.039 x 0.032-0.04
Стиллет	0.018-0.019 (длина)	-
Брюшная присоска	0.028-0.030	0.015-0.028 x 0.015-0.033
Метацеркария		
Тело	0.300-0.510 x 0.170-0.290	0.390-0.550 x 0.190-0.290
Фаринкс	0.019-0.028 x 0.026-0.030	0.028-0.033 x 0.033-0.039
Ротовая присоска	0.081-0.084 x 0.079-0.090	0.084 x 0.084-0.095
Брюшная присоска	0.069-0.074 x 0.067-0.082	0.067 x 0.067-0.078

4.2. Plagiorchiidae sensu lato

Семейство Plagiorchiidae Luche, 1901 – одно из 21 семейств, входящих в надсемейство Plagiorchioidea, подавляющее большинство представителей которого, – паразиты земноводных и пресмыкающихся (Bray et al., 2008). Система надсемейства построена на основании морфологии половозрелых червей. Сведения о жизненных циклах

червей этой группы минимальны, вследствие чего ограничены и данные о морфологии стадий развития, в частности, церкарий. Из имеющейся на данный момент информации церкарии надсемейства по морфологическим показателям объединяются в группу ксифидиоцеркарий, не имеющих виргулу. Малочисленны, по сравнению с высоким видовым разнообразием червей в составе надсемейства, и молекулярные данные для плагиорхид. Все это ставит под сомнение объективность имеющейся системы Plagiorchioidea и делает практически невозможным идентификацию червей по морфологии церкарий. Учитывая, что морфологически сходные церкарии могут принадлежать червям из различных таксономических групп, мы рассматриваем обнаруженных ксифидиоцеркарий (для которых родовая принадлежность не установлена), как принадлежащих к сем. Plagiorchiidae в расширенном его понимании, исходя из того, что типовой род *Plagiorchis* Lühe, 1899 является таковым и для надсемейства Plagiorchioidea Luche, 1901.

4.2.1. Plagiorchiidae gen. sp. 1

Первый промежуточный хозяин: *Polypylis semiglobosa*.

Место обнаружения: протока р. Нежинка.

Партенита. Спороцисты с червеобразным телом.

Церкария (по 15 экз.) (Табл. 4; Рис. 4). Тело листовидное, покрыто шипами. Ротовая присоска снабжена треугольным стилетом. Предглотка и фаринкс имеются. Пищевод длинный, бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Кишечные ветви длинные, заканчиваются, немного не доходя до заднего конца тела. Брюшная присоска равна или немного меньше ротовой, лежит на середине тела. Железы проникновения представлены 8 клетками, которые располагаются по 4 с каждой стороны тела, от уровня середины пищевода до уровня заднего края брюшной присоски. Их протоки открываются на переднем конце тела. Экскреторный пузырь Т-образный. Экскреторная формула $2[(3+3+3)+(3+3+3)]=36$. Длина хвоста равна длине тела. Хвост имеет плавательную мембрану. Последняя наиболее хорошо различима на задних $2/3$ длины хвоста.

Биология церкарий. Эмиссия церкарий происходит в светлое время суток, без выраженного пика эмиссии. Большую часть свободной жизни церкарии находятся в толще воды, где у них наблюдаются периоды активного плавания и покоя, а также отсутствует реакция на освещенность емкости и реотаксис.

4.2.2. Plagiorchiidae gen. sp. 2

Первый промежуточный хозяин: *Helicorbis sujfunensis*.

Место обнаружения: протока р. Нежинка.

Партенита. Спороцисты с червеобразным телом.

Церкария (по 15 экз.) (Табл. 4; Рис. 4). Тело листовидное, передняя треть тела покрыта шипами. Ротовая присоска снабжена колбовидным стилетом. Предглотка и фаринкс имеются. Пищевод короткий, бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Кишечные ветви длинные, заканчиваются на уровне середины экскреторного пузыря. Брюшная присоска меньше ротовой, находится на середине тела. Железы проникновения представлены 6 клетками, располагающимися по 3 с каждой стороны от брюшной присоски. Их протоки открываются на переднем конце тела. Экскреторный пузырь T-образный. Экскреторная формула $2[(3+3+3)+(3+3+3)]=36$. Длина хвоста равна длине тела. На задней половине хвоста имеется плавательная мембрана.

4.2.3. *Plagiorchiidae* gen. sp. 3

Первый промежуточный хозяин: *Anisus centrifugops*.

Место обнаружения: протока р. Нежинка.

Партенита. Спороцисты с червеобразным телом.

Церкария (по 15 экз.) (Табл. 4; Рис. 4). Тело овальное, гладкое. Ротовая присоска снабжена копьевидным стилетом с хорошо выраженным стволиком и плечами. Предглотка и фаринкс имеются. Пищевод короткий, бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Кишечные ветви короткие, не достигают переднего края брюшной присоски. Брюшная присоска меньше ротовой, находится на середине тела. Железы проникновения представлены 6 клетками, по 3 с каждой стороны от брюшной присоски. Их протоки открываются на переднем конце тела. Экскреторный пузырь V-образный. Экскреторная формула $2[(3+3+3)+(3+3+3)]=36$. Длина хвоста равна половине длины тела. На задней половине хвоста имеется плавательная мембрана.

Биология церкарий. Эмиссия церкарий происходит в светлое время суток, пик эмиссии приходится на период с 13 до 15 часов. В свободной жизни церкарий наблюдаются периоды активного плавания и покоя. Время жизни церкарий 6-8 часов. Хорошо выражен положительный фототаксис. Другие таксисы не выражены.

4.2.4. *Plagiorchiidae* gen. sp. 4

Первые промежуточные хозяева: *Polypylis semiglobosa*, *Helicorbis suffunensis*.

Место обнаружения: бассейн р. Комиссаровка.

Второй промежуточный хозяин: головастики *Rana dybowskii* Gunther, 1876.

Локализация: мышцы и ткани органов.

Партенита. Спороцисты с червеобразным телом.

Церкария (по 15 экз.) (Табл. 4; Рис. 4). Тело овальное, покрыто шипами. Ротовая присоска круглая, снабжена треугольным стилетом. Предглотка и фаринкс имеются. Пищевод короткий, бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Кишечные ветви

короткие, заканчиваются на уровне середины брюшной присоски. Брюшная присоска равна или больше ротовой присоски, находится на середине тела. По бокам тела на уровне переднего края брюшной присоски находятся две группы клеток желез проникновения. В каждой группе по 8 клеток. Их протоки открываются на переднем конце тела. В теле разбросаны многочисленные вакуолеподобные образования. Экскреторный пузырь Т-образный. Экскреторная формула $2[(3+3+3)+(3+3+3)]=36$. Длина хвоста равна длине тела. На хвосте имеется плавательная мембрана, простирающаяся латерально, по всей длине хвоста.

Метацеркария (по 5 экз.) (Табл. 4; Рис. 4). Циста тонкостенная 0.138-0.180 x 0.143-0.175, заключена в фиброзную капсулу. Тело выделенной из цисты метацеркарии 0.125-0.158 x 0.130-0.153. Экскреторный пузырь объемный, заполнен многочисленными гранулами.

Жизненный цикл. В результате проведенных наблюдений установлено, что эмиссия церкарий происходит в светлое время суток, без выраженного пика эмиссии. В свободной жизни церкарий в течение первых 3-4 часов они активно перемещаются в разных направлениях в толще воды. В последующее время в их жизни наблюдаются периоды активного плавания и покоя. Продолжительность жизни церкарий составляет 24 часа. Церкарии обладают хорошо выраженным фототаксисом – большинство особей собирается в освещенной части сосуда. Остальные таксисы не выражены.

Для определения круга вторых промежуточных хозяев в емкость с моллюском, выделяющим церкарий, поместили личинок стрекоз рода *Lestes*, легочных моллюсков сем. Planorbidae и головастиков *Rana dybowskii*. В результате наблюдения за церкариями было установлено, что они активно проникают в головастиков. Последующие вскрытия животных показали, наличие метацеркарий только в тканях головастиков. Моллюски и личинки стрекоз не были инфицированы. Развитие метацеркарий прослежено в течение 32 суток, после чего зараженные метацеркариями головастики были скормлены двум цыплятам. Цыплята были вскрыты на шестые и восьмые сутки, мариты не обнаружены. Для установления окончательного хозяина необходимы дальнейшие экспериментальные исследования.

4.2.5. Plagiorchiidae gen. sp. 5

Первый промежуточный хозяин: *Helicorbis suifunensis*.

Место обнаружения: бассейн р. Большая Уссурка.

Партенита. Спороцисты с червеобразным телом.

Церкария (по 15 экз.) (Табл. 4; Рис. 4). Тело листовидное, покрыто шипами. Ротовая присоска снабжена треугольным стилетом. Фаринкс имеется. Пищевод длинный,

бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Кишечные ветви длинные, заканчиваются немного не доходя до заднего конца тела. Брюшная присоска меньше ротовой, лежит на середине тела. По бокам тела на уровне переднего края брюшной присоски находятся две группы клеток желез проникновения. В каждой группе по 6 клеток. Их протоки открываются на переднем конце тела около стилета. Экскреторный пузырь Т-образный. Экскреторная формула $2[(3+3+3)+(3+3+3)]=36$. Длина хвоста превышает длину тела. Хвост имеет плавательную мембрану. Последняя наиболее хорошо различима на участке задних $2/3$ длины хвоста.

Биология церкарий. Эмиссия церкарий происходит в светлое время суток, пик эмиссии приходится на раннее утро. В свободной жизни церкарий наблюдаются периоды активного плавания и покоя. У личинок выражен положительный фототаксис. Другие таксисы не выражены.

4.2.6. *Plagiorchiidae* gen. sp. 6

Первый промежуточный хозяин: *Polypylis semiglobosa*.

Место обнаружения: бассейн р. Комиссаровка.

Партенита. Спороцисты с червеобразным телом.

Церкария (по 15 экз.) (Табл. 5; Рис. 5). Тело овальное, гладкое. Ротовая присоска снабжена игловидным стилетом. Предглотка и фаринкс имеются. Пищевод короткий, бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Кишечные ветви слабо развиты. Брюшная присоска находится на середине тела. Железы проникновения представлены 8 клетками по 4 с каждой стороны от брюшной присоски. Их протоки открываются на переднем конце тела около стилета. Экскреторный пузырь округлый. Экскреторная формула $2[(3+3+3)+(3+3+3)]=36$. Длина хвоста равна длине тела.

Биология церкарий. Эмиссия церкарий происходит в светлое время суток, без выраженного пика эмиссии. В свободной жизни церкарий наблюдаются периоды активного плавания и покоя. Церкарии обладают отрицательным фототаксисом: большинство церкарий собирается в затемненной части сосуда. Остальные таксисы не выражены.

4.2.7. *Plagiorchiidae* gen. sp. 7

Первый промежуточный хозяин: *Helicorbis suffunensis*.

Место обнаружения: бассейн р. Раздольная.

Партенита. Спороцисты с червеобразным телом.

Церкария (по 15 экз.) (Табл. 5; Рис. 5). Тело овальное, гладкое. Ротовая присоска снабжена стилетом с широким основанием, без выраженных плечиков. Предглотка и фаринкс имеются. Пищевод короткий, бифуркация кишечника перед брюшной присоской.

Кишечные ветви слабо развиты. Брюшная присоска находится на середине тела. Железы проникновения представлены 10 клетками по 5 с каждой стороны от брюшной присоски. Их протоки открываются на переднем конце тела около стилета. Экскреторный пузырь округлый. Экскреторная формула $2[(3+3+3)+(3+3+3)]=36$. Длина хвоста равна длине тела.

4.2.8. Plagiorchiidae gen. sp. 8

Первый промежуточный хозяин: *Polypylis semiglobosa*.

Место обнаружения: бассейн р. Комиссаровка.

Партенита. Спороцисты с червеобразным телом.

Церкария (по 15 экз.) (Табл. 5; Рис. 5). Тело листовидное, покрыто шипами. Ротовая присоска снабжена копьевидным стилетом с хорошо выраженным стволиком и плечами. Предглотка и фаринкс имеются. Пищевод короткий, бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Кишечные ветви слабо развиты. Брюшная присоска меньше ротовой, располагается на середине тела. Железы проникновения представлены 10 клетками, которые локализуются по 4 с каждой стороны тела, от уровня середины пищевода до уровня конца брюшной присоски и по одной с каждой стороны от экскреторного пузыря. Их протоки открываются на переднем конце тела. Экскреторный пузырь округлый. Экскреторная формула $2[(3+3+3)+(3+3+3)]=36$. Длина хвоста равна длине тела.

Биология церкарий. Эмиссия церкарий происходит в светлое время суток, личинки покидают моллюска группами без выраженного пика эмиссии. В свободной жизни церкарий наблюдаются периоды активного плавания и покоя, к концу жизни церкарии перемещаются по субстрату при помощи присосок. Продолжительность жизни церкарий 10-12 часов. Церкарии обладают хорошо выраженным отрицательным фототаксисом – большинство церкарий собирается в затемненной части сосуда. Остальные таксисы не выражены.

4.2.9. Plagiorchiidae gen. sp. 9

Первые промежуточные хозяева: *Polypylis semiglobosa*, *Helicorbis suffunensis*.

Место обнаружения: бассейн р. Большая Уссурка.

Партенита. Спороцисты с червеобразным телом.

Церкария (по 15 экз.) (Табл. 5; Рис. 5). Тело листовидное, суженное на заднем конце, покрыто шипами. Ротовая присоска снабжена копьевидным стилетом с хорошо выраженным стволиком и слабо различимыми плечами. Фаринкс имеется. Пищевод длинный, бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Кишечные ветви слабо развиты. Брюшная присоска расположена на середине тела. Железы проникновения представлены 10 клетками, которые располагаются по 4 с каждой стороны тела, от уровня

середины пищевода до уровня середины брюшной присоски и по одной с каждой стороны, на уровне начала экскреторного пузыря. Их протоки открываются на переднем конце тела около стилета. Экскреторный пузырь округлый. Экскреторная формула $2[(3+3+3)+(3+3+3)]=36$. Хвост короче тела.

Биология церкарий. Эмиссия церкарий происходит в светлое время суток, без выраженного пика эмиссии. В свободной жизни церкарий наблюдаются периоды активного плавания и покоя. Фототаксис и геотаксис не выражены.

4.2.10. Plagiorchiidae gen. sp. 10

Первый промежуточный хозяин: *Polypylis semiglobosa*.

Место обнаружения: протока р. Нежинка.

Партенита. Спороцисты с червеобразным телом.

Церкария (по 15 экз.) (Табл. 5; Рис. 5). Тело листовидное, гладкое. Ротовая присоска снабжена копьевидным стилетом с хорошо выраженным стволиком и слабо различимыми плечами. Предглотка и фаринкс имеются. Пищевод короткий, бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Кишечные ветви слабо развиты. Брюшная присоска на середине тела. Железы проникновения представлены 8 клетками, по 4 с каждой стороны от брюшной присоски. Их протоки открываются около ротового отверстия. Экскреторный пузырь округлый. Экскреторная формула $2[(3+3+3)+(3+3+3)]=36$. Длина хвоста равна длине тела.

Биология церкарий. Эмиссия церкарий происходит в светлое время суток, пик эмиссии приходится на период с 10:00 до 14:00 часов. В свободной жизни церкарий наблюдаются периоды активного плавания и покоя. Продолжительность жизни церкарий 5-7 часов. Церкарии обладают хорошо выраженным отрицательным фототаксисом – большинство церкарий собирается в затемненной части сосуда. Остальные таксисы не выражены.

Таблица 4

Размеры церкарий *Plagiorchiidae sensu lato* с плавательной мембраной на хвосте (мм)

Показатели	Plagiorchiidae gen. sp. 1	Plagiorchiidae gen. sp. 2	Plagiorchiidae gen. sp. 3	Plagiorchiidae gen. sp. 4	Plagiorchiidae gen. sp. 5
Тело	0.420-0.565 x 0.220-0.245	0.330-0.460 x 0.150-0.210	0.108-0.130 x 0.730-0.103	0.320-0.365 x 0.275-0.325	0.305-0.410 x 0.150-0.190
Ротовая присоска	0.095-0.105 x 0.085-0.110	0.080-0.090 x 0.090-0.100	0.028-0.035 x 0.028-0.050	0.070-0.100 x 0.095-0.140	0.065-0.080 x 0.065-0.080
Стилет	0.020 x 0.010	0.018-0.020 x 0.003	0.015-0.023 x 0.003-0.005	0.025 x 0.005	0.007 x 0.005
Брюшная присоска	0.075-0.090 x 0.075-0.085	0.060-0.080 x 0.060-0.080	0.0223-0.025 x 0.0223-0.030	0.095-0.105 x 0.130-0.150	0.050-0.065 x 0.05-0.065
Хвост	0.305-0.505 x 0.055-0.100	0.320-0.450 x 0.040-0.070	0.035-0.090 x 0.010-0.025	0.360-0.450 x 0.045-0.055	0.320-0.405 x 0.025-0.030

Размеры церкарий *Plagiorchiidae sensu lato* без плавательной мембраной на хвосте
(мм)

Показатели	Plagiorchiidae gen. sp. 6	Plagiorchiidae gen. sp. 7	Plagiorchiidae gen. sp. 8	Plagiorchiidae gen. sp. 9	Plagiorchiidae gen. sp. 10
Тело	0.093-0.138 x 0.103-0.113	0.138-0.282 x 0.075-0.135	0.165-0.213 x 0.075-0.113	0.210-0.260 x 0.075-0.100	0.098-0.163 x 0.035-0.078
Ротовая присоска	0.023-0.030 x 0.030-0.033	0.033-0.053 x 0.038-0.050	0.035-0.043 x 0.038-0.040	0.035-0.055 x 0.030-0.050	0.020-0.038 x 0.023-0.030
Стилет	0.020-0.003	0.013-0.003	0.025 x 0.005	0.025 x 0.005	0.013-0.023 x 0.003
Брюшная присоска	0.023-0.033 x 0.028-0.035	0.038-0.048 x 0.043-0.048	0.023-0.035 x 0.023-0.028	0.025-0.030 x 0.025-0.035	0.018-0.028 x 0.023-0.028
Хвост	0.078-0.140 x 0.020-0.028	0.123-0.175 x 0.023-0.030	0.195-0.220 x 0.025-0.030	0.075-0.110 x 0.030-0.050	0.088-0.168 x 0.010-0.028

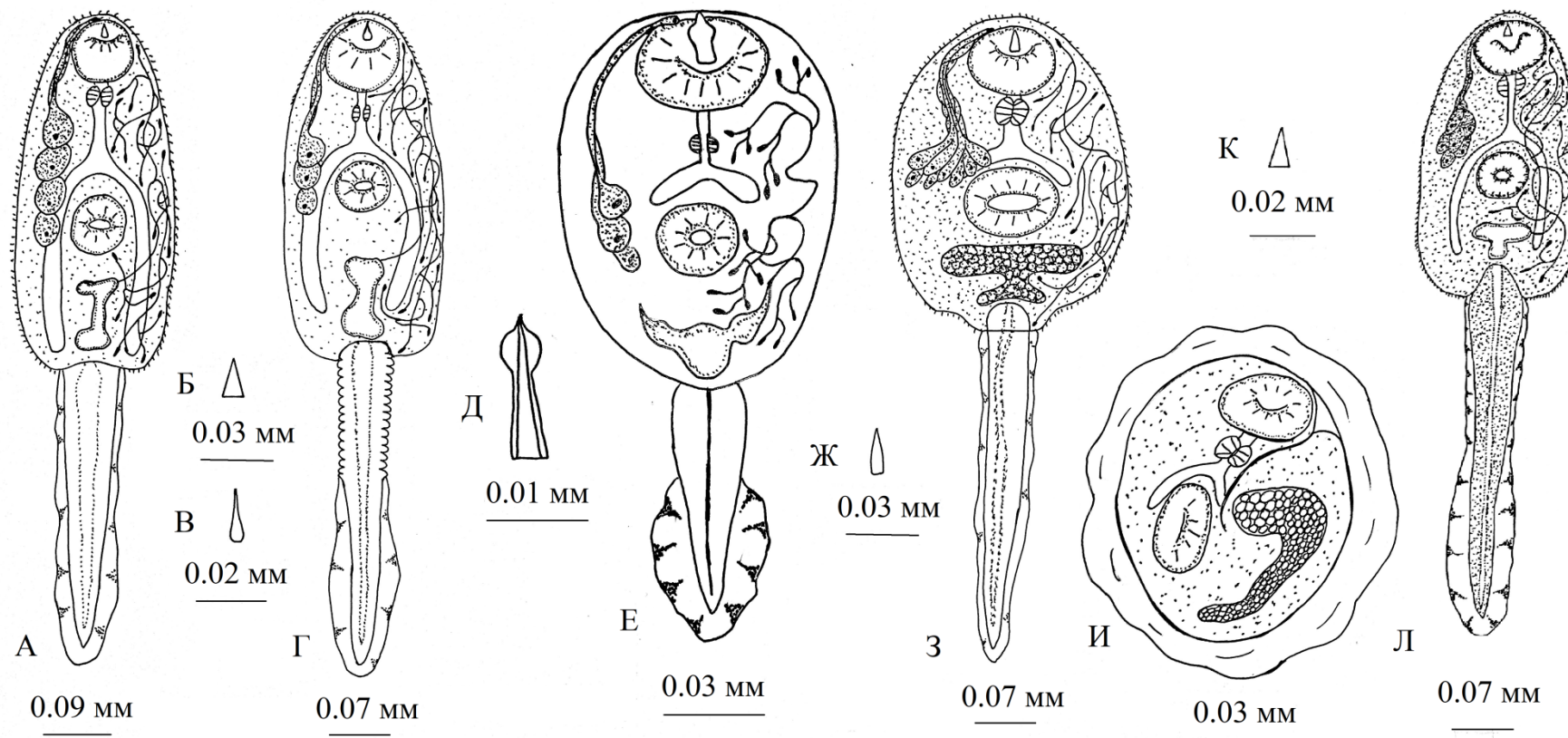


Рисунок 4 – Церкарии с плавательной мембраной на хвосте и метацеркарии *Plagiorchiidae sensu lato*. *Plagiorchiidae* gen. sp. 1: А – церкария, Б – стилет; *Plagiorchiidae* gen. sp. 2: В – стилет, Г – церкария; *Plagiorchiidae* gen. sp. 3: Д – стилет, Е – церкария; *Plagiorchiidae* gen. sp. 4: Ж – стилет, З – церкария, И – метацеркария; *Plagiorchiidae* gen. sp. 5: К – стилет, Л – церкария.

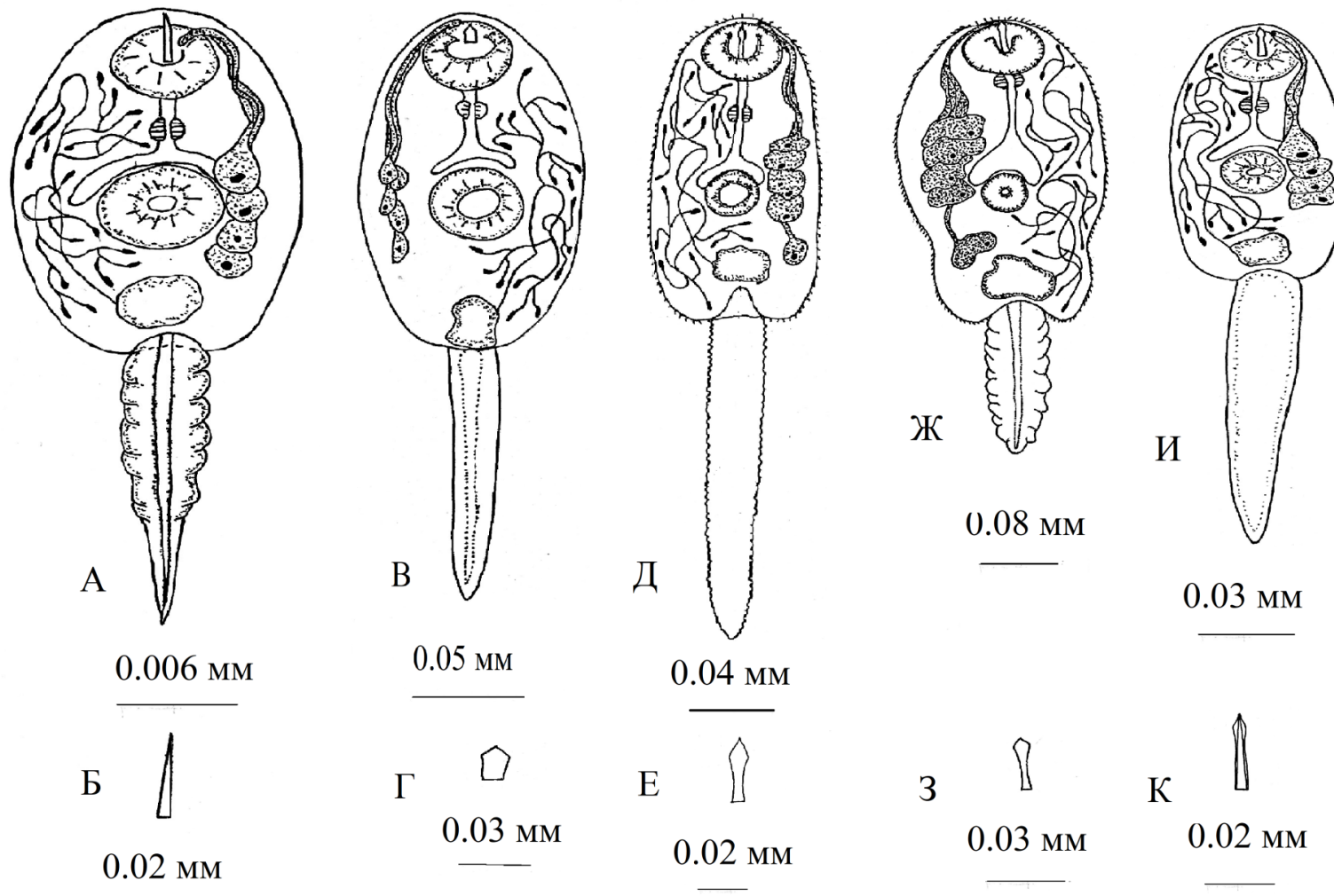


Рисунок 5 – Церкарии без плавательной мембраны на хвосте Plagiorchiidae *sensu lato*. Plagiorchiidae gen. sp. 6: А – церкария, Б – стилет; Plagiorchiidae gen. sp. 7: В – церкария, Г – стилет; Plagiorchiidae gen. sp. 8: Д – церкария, Е – стилет; Plagiorchiidae gen. sp. 9: Ж – церкария, З – стилет; Plagiorchiidae gen. sp. 10: И – церкария, К – стилет.

Таблица 6

Морфологические признаки церкарий *Plagiorchiidae* gen. spp.

Состояние признака/ церкария	Мембрана по всей длине хвоста	Мембрана в задней части хвоста	Нет мембраны на хвосте	Колбовидный стилет	Треугольный стилет	Копьевидный стилет	Игловидный стилет	Стилет широкий, без выраженных плечиков	Гладкое тело	Тело покрыто шипами	Передняя часть тела покрыта шипами
<i>Plagiorchiidae</i> gen. sp. 1	+				+					+	
<i>Plagiorchiidae</i> gen. sp. 2		+		+							+
<i>Plagiorchiidae</i> gen. sp. 3		+				+			+		
<i>Plagiorchiidae</i> gen. sp. 4	+				+					+	
<i>Plagiorchiidae</i> gen. sp. 5	+				+					+	
<i>Plagiorchiidae</i> gen. sp. 6			+				+		+		
<i>Plagiorchiidae</i> gen. sp. 7			+					+	+		
<i>Plagiorchiidae</i> gen. sp. 8			+			+				+	
<i>Plagiorchiidae</i> gen. sp. 9			+			+				+	
<i>Plagiorchiidae</i> gen. sp. 10			+			+			+		

Примечание: Цветом выделены церкарии со сходным набором признаков.

4.2.11. Обсуждение трематод *Plagiorchiidae sensu lato*

Окончательно систематическое положение 10 выше-описанных церкарий из семейства *Plagiorchiidae* может быть установлено только после получения данных о жизненных циклах этих червей, а также морфологических и молекулярных данных для полученных в эксперименте половозрелых особей. В настоящий момент, исходя из имеющейся информации о морфологии церкарий, можно говорить о том, что они могут принадлежать разным видам трематод. В Таблице 6 указаны признаки, отличающие анализируемых церкарий (наличие или отсутствие плавательной мембраны на хвосте, форма стилета, наличие или отсутствие шипов на теле). Основываясь на наличии или отсутствии мембраны на хвосте, исследуемых церкарий можно подразделить на две группы: церкарии, имеющие мембрану на хвосте (*Plagiorchiidae* gen. sp. 1 – *Plagiorchiidae* gen. sp. 5); церкарии без мембраны на хвосте (*Plagiorchiidae* gen. sp. 6 – *Plagiorchiidae* gen. sp. 10). В первой группе, согласно выделенным признакам, самостоятельность церкарий *Plagiorchiidae* gen. sp. 2 и *Plagiorchiidae* gen. sp. 3 не вызывает сомнений. Оставшиеся церкарии из этой группы обладают сходным набором признаков, однако между ними имеются различия в строение желез проникновения. У *Plagiorchiidae* gen. sp. 1 они представлены 8 клетками, у *Plagiorchiidae* gen. sp. 4 – 16 клетками, а у *Plagiorchiidae* gen. sp. 5 – 12 клетками. Кроме того, церкарии имеют между собой различия в размерах тела, фаринкса и присосок (Табл. 4).

Во второй группе сомнений не вызывает самостоятельность *Plagiorchiidae* gen. sp. 6, *Plagiorchiidae* gen. sp. 7 и *Plagiorchiidae* gen. sp. 10. Сходные по признакам церкарии *Plagiorchiidae* gen. sp. 8 и *Plagiorchiidae* gen. sp. 9, которые незначительно отличаются длиной тела и размером хвоста (Табл. 5), а также отличаются соответственно наличием и отсутствием префаринкса.

Однозначно установить принадлежность описанных выше ксифидиоцеркарий к какому-либо семейству *Plagiorchioidea* затруднительно из-за ограниченности сведений о жизненных циклах и морфологии стадий развития. Тем не менее, полученные нами данные позволяют предположить, что изученные ксифидиоцеркарии могут быть представителями того или иного из 21 семейства *Plagiorchioidea*. Они могут быть как видами *Haematoloechidae*, *Ophalometridae* Odening, 1960 (Faltynkova et al., 2008), так и *Telorchiidae* Looss, 1899, *Plagiorchiidae* и других семейств. Об этом свидетельствуют данные об обнаружении половозрелых червей на юге ДВ, где зарегистрированы представители 7 семейств плагиорхид – паразитов рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих (Беспрозванных и др., 2012). При этом отсутствуют какие-либо данные о плагиорхидах змей, которые исполняют роль окончательных хозяев для многих

видов Plagiorchioidea. Установление таксономического статуса обнаруженных стилетных церкарий будет возможно только после получения от них половозрелых особей и от последних молекулярных данных.

4.3. Род без определенного места (*incertae sedis*) в составе Digenea

4.3.1. *Astiotrema odhneri* Bhalerao, 1936 sensu Cho, Seo, 1977

Первый промежуточный хозяин: *Anisus centrifugops* (экспериментально).

Место обнаружения: бассейн р. Комиссаровка.

Вторые промежуточные хозяева: моллюски *Helicorbis suffunensis* и *Anisus centrifugops*, головастики *Rana dybowskii*, рыбы *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (экспериментально).

Локализация: мышцы и ткани органов.

Окончательный хозяин: *Pelodiscus sinensis* Wiegmann, 1835.

Локализация: тонкий кишечник.

Партенита. (по 10 экз.). Тело спороцисты тонкостенное, овальное, родильная пора расположена терминально. В спороцистах содержится до 8 церкарий на различных стадиях развития.

Церкария (по 15 экз.) (Рис. 6). Тело 0.180-0.200 x 0.090-0.130, овальное, покрыто мелкими шипами. В складках каудального кармана находятся крупные шипы. Ротовая присоска 0.039-0.053 x 0.045-0.048, субтерминальная, вооружена стилетом. Стиллет 0.019-0.020 x 0.0046, со слабо развитыми плечиками, снабжен небольшой бульбой. Брюшная присоска 0.050-0.056 в диаметре, расположена в постэкваториальной зоне. Префаринкс короткий, фаринкс 0.014-0.019 в диаметре, округлый, пищевод длинный, бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Ветви кишечника частично прикрыты брюшной присоской и не достигают уровня заднего края брюшной присоски. По бокам тела на уровне переднего края брюшной присоски находятся две группы клеток желез проникновения. В каждой группе по 6 клеток. Протоки этих желез открываются около острия стилета. Рядом с правой и левой группами клеток желез проникновения располагаются по 4 клетки метацеркарных желез. Протоки этих клеток открываются на переднем конце тела. Некрупные цистогенные клетки располагаются на участке от уровня середины пищевода до заднего конца тела. С дорсальной стороны от брюшной присоски находится изогнутый зачаток половой системы. Экскреторный пузырь Y-образный. Экскреторная формула $2[(3+3+3)+(3+3+3)]=36$. Хвост 0.150-0.160 x 0.022, простой, его основание погружено в каудальный карман.

Метацеркария (по 10 экз.) (Рис. 6). Циста 0.129-0.150 x 0.130-0.140, округлая. Тело метацеркарии овальное, 0.290-0.300 x 0.160-0.170. Передний конец тела до уровня брюшной присоски покрыт шипами. Ротовая присоска 0.042-0.045 x 0.056-0.059, субтерминальная. Имеются префаринкс, фаринкс 0.017-0.019 x 0.019-0.022 и пищевод. Бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Брюшная присоска 0.048-0.050 x 0.050-0.056, немного больше или равна ротовой. Ветви кишечника заходят за уровень середины брюшной присоски, но не достигают уровня ее заднего конца. Рядом с задним краем брюшной присоски, по обе стороны от медианной линии расположены зачатки семенников. Зачаток яичника расположен на уровне брюшной присоски с ее дорсальной стороны. Имеются железы: две группы по четыре клетки по обе стороны от пищевода. Протоки этих желез открываются на переднем конце тела. Экскреторный пузырь V-образный, заполнен гранулами.

Половозрелый червь (по 10 экз.) (Табл. 7; Рис. 6). Тело имеет вытянутую форму с зауженными передним и задним концами. Его поверхность до уровня заднего края брюшной присоски покрыта шипами. Ротовая присоска субтерминальная, префаринкс очень короткий, фаринкс небольшой, округлый или поперечно-овальный, пищевод заканчивается бифуркацией кишечника перед брюшной присоской. Кишечные ветви достигают уровня заднего семенника и не выходят за границу его заднего края. Брюшная присоска равна или немного больше ротовой, находится в передней трети длины тела. Семенники округлые или реже поперечно-овальные, лежат один позади другого и немного смещены относительно медианной линии: передний семенник – влево, задний – вправо. Передний семенник находится сразу в постэкваториальной зоне. Передний и задний семенники разделены между собой петлями матки. От семенников отходят по одному протоку, которые сливаются в один канал перед сумкой цирруса. Короткий общий семенной канал открывается в сумку цирруса. Сумка цирруса крупная, находится в преэкваториальной зоне, на участке между бифуркацией кишечника и передним семенником. В сумке цирруса имеется сумковидный семенной пузырек, мышечный выводной проток, вокруг которого расположены простатические клетки. У большинства особей после гибели внутренняя часть сумки цирруса выворачивается, формируя на поверхности тела объемистое шаровидное образование размером 0.250-0.280 x 0.270-0.350. Яичник округлый, находится на середине расстояния между брюшной присоской и передним семенником, справа от заднего конца сумки цирруса. На участке между яичником и передним семенником находится крупный U-образный семяприемник, желточный резервуар и Лауреров канал. Петли матки заполняют заднюю часть тела за задним семенником, а также проходят между семенниками и заканчиваются метратермом.

Метратерм достигает половины длины сумки цирруса. Половое отверстие расположено сразу перед брюшной присоской. Желточники, состоящие из мелких фолликул, расположены латерально на участке от уровня брюшной присоски до уровня переднего края середины заднего семенника. Они прикрывают большую часть кишечных ветвей. Яйца светло-желтые, с крышечкой. В конечных отделах матки яйца содержат сформированных мирацидиев. Экскреторный пузырь Y-образный.

Молекулярные данные. Для получения молекулярных данных использовано две половозрелые особи *Astiotrema odhneri* от естественно инфицированной *Pelodiscus sinensis*. Длина частичной нуклеотидной последовательности гена 28S рРНК составила 1118 п.н. Полученные последовательности идентичны.

Жизненный цикл. Для изучения жизненного цикла были использованы яйца от половозрелых червей *Astiotrema odhneri* из естественно инфицированной черепахи. К яйцам были подсажены различные виды моллюсков. В результате экспериментальных исследований установлено, что роль первого промежуточного хозяина трематоды *A. odhneri* исполняют моллюски вида *Anisus centrifugops*. Остальные использованные в опытах моллюски – *Cipangopaludina ussuriensis* Gerstfeldt, 1859, *Boreoelona ussuriensis* Büttner, Ehrmann 1927, *Helicorbis suffunensis* и *Lymnaea ussuriensis* Kruglov et Starobogatov, 1989, не заразились.

Церкарии покидают моллюска в светлое время суток. Первые часы (2-4 часа) после выхода церкарии активно плавают в толще воды, не реагируя на степень освещенности того или иного участка емкости. Позже их передвижение в толще воды чередуется с периодами оседания на дно. При оседании на дно емкости церкарии передвигаются по нему с помощью присосок.

Экстенсивность инвазии моллюсков *A. centrifugops* партенитами *A. odhneri* составила 53.3% (8 зараженных из 15 использованных в эксперименте). Развитие трематоды от момента заражения первого промежуточного хозяина до выхода во внешнюю среду первых церкарий занимает 45 суток.

В качестве второго промежуточного хозяина для *A. odhneri* выступают головастики *Rana dybowskii*, рыбы *Perccottus glenii* и моллюски видов *H. suffunensis* и *A. centrifugops*. При 48-часовой экспозиции интенсивность инвазии головастиков достигала 30 метацеркарий, рыб – 17 метацеркарий, а моллюсков, при экспозиции в течение 18 суток – не превышала 5 метацеркарий. Использованные в опытах личинки стрекоз *Cordulia* sp. и моллюски *B. ussuriensis* и *C. ussuriensis* не заразились.

Церкарии в период плавания или перемещения по дну при соприкосновении со вторым промежуточным хозяином прикрепляются к нему с помощью присосок и активно

проникают внутрь его тела. Время проникновения церкарий в головастиков занимает 20-30 минут. После проникновения церкарии перемещаются в мышцы и ткани органов хозяев, где и инцистируются.

На 18 сутки в экспериментально инвазированных вторых промежуточных хозяевах были обнаружены инвазионные метацеркарии.

Достаточно широкий спектр вторых промежуточных хозяев у *A. odhneri*, вероятно, результат исторически сложившихся пищевых связей *Pelodiscus sinensis*, диету которой преимущественно составляют распространенные в ее ареале моллюски, рыбы и земноводные.

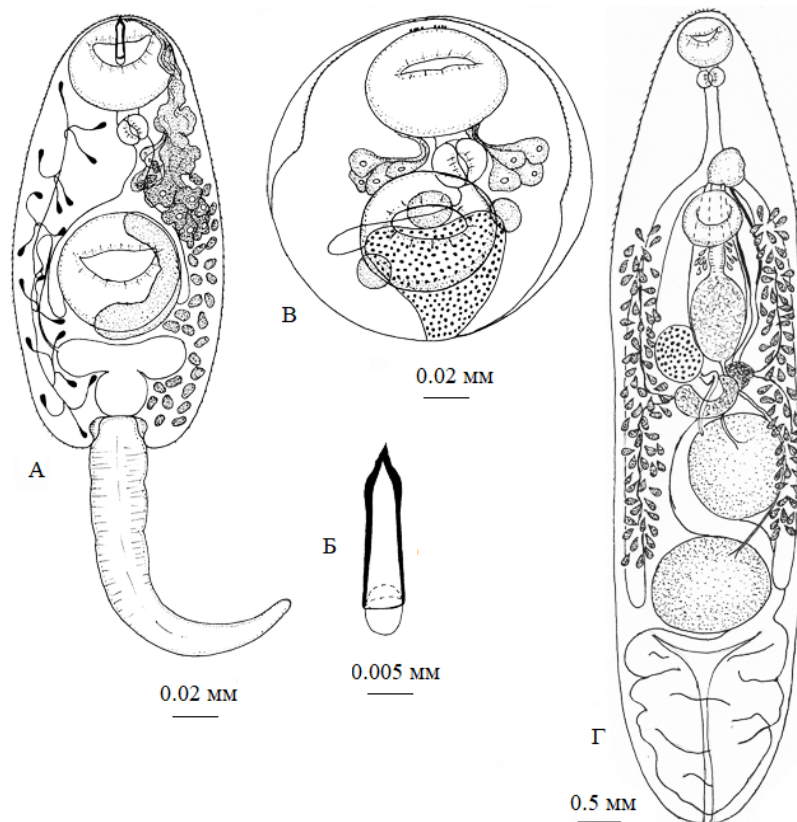


Рисунок 6 – *Astiotrema odhneri*. А – церкария; Б – стилет; В – метацеркария; Г – марита.

Обсуждение. В 1911 году Однер (Odhner, 1911) обнаружил трематод рода *Astiotrema* Looss, 1900 у *Trionyx triunguis* Forsskal, 1775 и отнес их к виду *Astiotrema reniferum* (Looss, 1898) Looss, 1900. Балерао (Bhalerao, 1936), переисследовав материал Однер (Odhner, 1911), обнаружил особей рода, которые по морфологическим показателям отличались от типового вида рода *A. reniferum*, и дал им название *A. odhneri*. Ех и Фотедар (Yeh, Fotedar, 1958) свели в синонимы к виду *A. reniferum* 9 видов этого рода описанных до 1958 г и к виду *Astiotrema odhneri* – 7 видов. Эти авторы провели синонимизацию на

основании следующих характеристик: относительная длина кишечных ветвей; отношение присосок и протяженность желточников. При этом они рассматривали признак протяженности ветвей кишечника как константный признак. В тоже время Халил (Khalil, 1954) посчитал этот признак вариабильным и на этом основании синонимизировал *A. odhneri* с *A. reniferum*. Агравал (Agrawal, 1966) согласился с мнением Халил (Khalil, 1954), что протяженность кишечных ветвей, а также соотношение присосок – признаки вариабельные, и *A. odhneri* является синоним *A. reniferum*.

Ех и Фотедар (Yeh, Fotedar, 1958), Агравал (Agrawal, 1966) и Халил (Khalil, 1954) использовали характеристики, полученные при изучении червей, извлеченных из естественно зараженных хозяев. В этом случае имеется вероятность присутствия смешанной инвазии представителями одного рода, что может привести к некорректной идентификации обнаруженных червей и соответственно некорректному выбору морфологических характеристик для дифференциации видов. В нашем материале все 37 червей имели сходную морфологию – форму тела (вытянутые), форму и расположение органов (яичник и семенники не лопастные, желточники и кишечные ветви не выходят за уровень заднего края заднего семенника). Принимая во внимание эти характеристики, а также основываясь на метрических данных, было установлено, что обнаруженные нами черви наиболее близки *A. odhneri*, найденной Хо и Сео (Cho, Seo, 1977) у *Pelodiscus sinensis* в Корее (Табл. 7) (Besprozvannykh et al., 2015). Ранее половозрелые черви этого вида уже регистрировались на территории Приморского края (Шарпило, 1976). С целью избегания усложнения ситуации по видовому составу рода, для которого требуется тщательная ревизия (Blair et al., 2008), мы оставляем за обнаруженными особями *Astiotrema* видовое название *A. odhneri* Bhalerao, 1936 sensu Cho, Seo, 1977.

Род *Astiotrema* выведен из состава Plagiorchiidae Luhe, 1901 и временно рассматривается как *incertae sedis* (Pojmanska et al., 2008; Tkach, 2008). Основанием для этого стали результаты молекулярно-филогенетических исследований, по результатам которых было установлено, что *A. reniferum*, *Astiotrema monticelli* и *Astiotrema turneri* формируют монофилетическую кладу, близкую к Opisthorchioidea Looss, 1899 (Bray et al., 2016). Кроме того, Шевченко и Вергун (Шевченко, Вергун, 1960) опубликовали результаты исследований жизненного цикла *A. monticelli*, согласно которым вид циркулирует с участием первого промежуточного хозяина моллюска *Bithynia leachi* Sheppard, 1823 и развивается с образованием редий и церкарий из группы Pleurolophocerca, что типично для представителей надсем. Opisthorchioidea. В составе сем. Plagiorchiidae был оставлен один вид из рода *Astiotrema*, для которого обоснован новый род *Neoastiotrema* Tkach, 2008 – *Neoastiotrema trituri* (Tkach, 2008). По составу

промежуточных хозяев (легочные моллюски *Planorbarius Dumeril*, 1806), типу стадий развития (спороцисты, *Xiphidiocercaria*), морфологии половозрелых особей (в частности, двураздельный семенной пузырек) они соответствуют Plagiorchiidae.

Анализ результатов исследований, опубликованных Шевченко и Вергун (1960), показал некорректность их интерпретации жизненного цикла *A. monticelli*. В своих исследованиях авторы обнаружили половозрелых червей у змей в районе среднего течения Северного Донца. Там же были обнаружены метацеркарии у естественно зараженных земноводных и у *B. leachi* – церкарии (*Pleurolophocerca*), которые априорно были отнесены к виду *A. monticelli*. Экспериментальная часть работы включала только заражение стерильных земноводных церкариями от естественно зараженных *B. leachi*. В результате этого эксперимента были получены метацеркарии, морфологически идентичные таковым, обнаруженным у земноводных из Северного Донца. Однако в экспериментальной работе не было выполнено хотя бы одно из двух условий, обязательных при изучении жизненного цикла. Первое – экспериментально не установлены первые промежуточные хозяева (не проведено экспериментальное заражение стерильных моллюсков мирацидиями трематод *A. monticelli*), второе – не выращены половозрелые черви от метацеркарий, полученных в эксперименте. Церкарии, морфологически идентичные обнаруженным Шевченко и Вергун, были найдены у моллюсков рода *Boreoelona* Starobogatov et Streletskaia, 1967 (*Bithyniidae* Gray, 1857), которые, как показали эксперименты, заражают земноводных, и впоследствии из метацеркарий развиваются половозрелые черви рода *Metorchis* Looss, 1899 (*Opisthorchiidae* Looss, 1899) (Besprozvannykh et al., 2015). Таким образом, по результатам исследований Шевченко и Вергун некорректно считать жизненный цикл *A. monticelli* изученным. Вероятнее всего, церкарии и метацеркарии, описанные Шевченко и Вергун, принадлежат одному из видов надсем. *Opisthorchioidea*.

Полученные нами результаты филогенетического анализа, основанного на молекулярных исследованиях, показывают, что *A. odhneri* формирует с видом *A. monticelli* монофилетическую кладу, близкую к представителям надсем. *Opisthorchioidea* (Рис. 7) (Besprozvannykh et al., 2015). В то же время, участие в жизненном цикле *A. odhneri* легочного моллюска и развитие с формированием спорцист и *Xiphidiocercaria* свидетельствует об их принадлежности к представителям надсем. *Plagiorchioidea*. Еще одно подтверждение принадлежности вида к плагиорхидам – это морфологическое сходство партенит, церкарий и метацеркарий с таковыми *Cephalogonimus japonicus* Ogata, 1934, а также использование этими видами в циркуляции одних и тех же хозяев (см. ниже).

Размеры половозрелых червей *Astiotrema odhneri* (мм)

Показатели	<i>A. odhneri</i> (наши данные)	<i>A. odhneri</i> (Yeh, Fotedar, 1958)	<i>A. odhneri</i> (Белоус 1958; из Скрябин, Антипин, 1958)	<i>A. odhneri</i> (Tang, 1941; из Скрябин, Антипин, 1958)	<i>A. odhneri</i> (Gupta, 1954)	<i>A. odhneri</i> (Cho, Seo, 1977)
Тело длина	3.200-3.540 x 0.678-0.790	4.000-5.000 x 1.000	4.200 x 1.100	5.000 x 1.210	4.080-5.304 x 0.850	2.750-3.790 x 0.570-0.890
Передний конец	0.660-0.755	-	-	-	0.650	-
Ротовая присоска	0.200-0.216 x 0.200-0.231	0.250 x 0.300	0.215 x 0.215	0.249 x 0.209	0.210 x 0.225	0.170 x 0.170
Брюшная присоска	0.216-0.246 x 0.216-0.246	0.250 x 0.300	0.300 x 0.300	-	0.180 x 0.180	0.220 x 0.200
Фаринкс	0.092-0.108 x 0.108-0.139	-	0.080 x 0.080	0.090 x 0.104	0.120 x 0.150	0.090 x 0.070
Пищевод длина	0.260-0.400	-	0.260	0.498	0.510-0.525	0.170
Семенник передний	0.350-0.416 x 0.339-0.493	0.450 x 0.650	0.450 x 0.450	-	0.465-0.495 x 0.345-0.375	0.380 x 0.310
Семенник задний	0.370-0.416 x 0.370-0.508	0.450 x 0.650	0.450 x 0.450	-	0.510-0.525 x 0.390-0.465	0.390x 0.340
Сумка цирруса	0.740-0.860 x 0.169-0.231	-	1.320 x 0.240	1.054 x 0.207	0.510-0.54 x 0.225	0.430-0.910
Яичник	0.216-0.277 x 0.169-0.262	-	0.280 x 0.280	0.282 x 0.282	0.250-0.300 x 0.210-0.255	0.180 x 0.170
Метратерм	0.450-0.460 x 0.123-0.154	-	0.400 x 0.160	-	-	-
Яйца	0.031-0.039 x 0.015-0.019	0.026-0.029 x 0.011	0.033 x 0.016	0.028-0.034 x 0.012-0.016	0.024-0.034 x 0.010-0.014	0.041-0.046 x 0.012-0.015

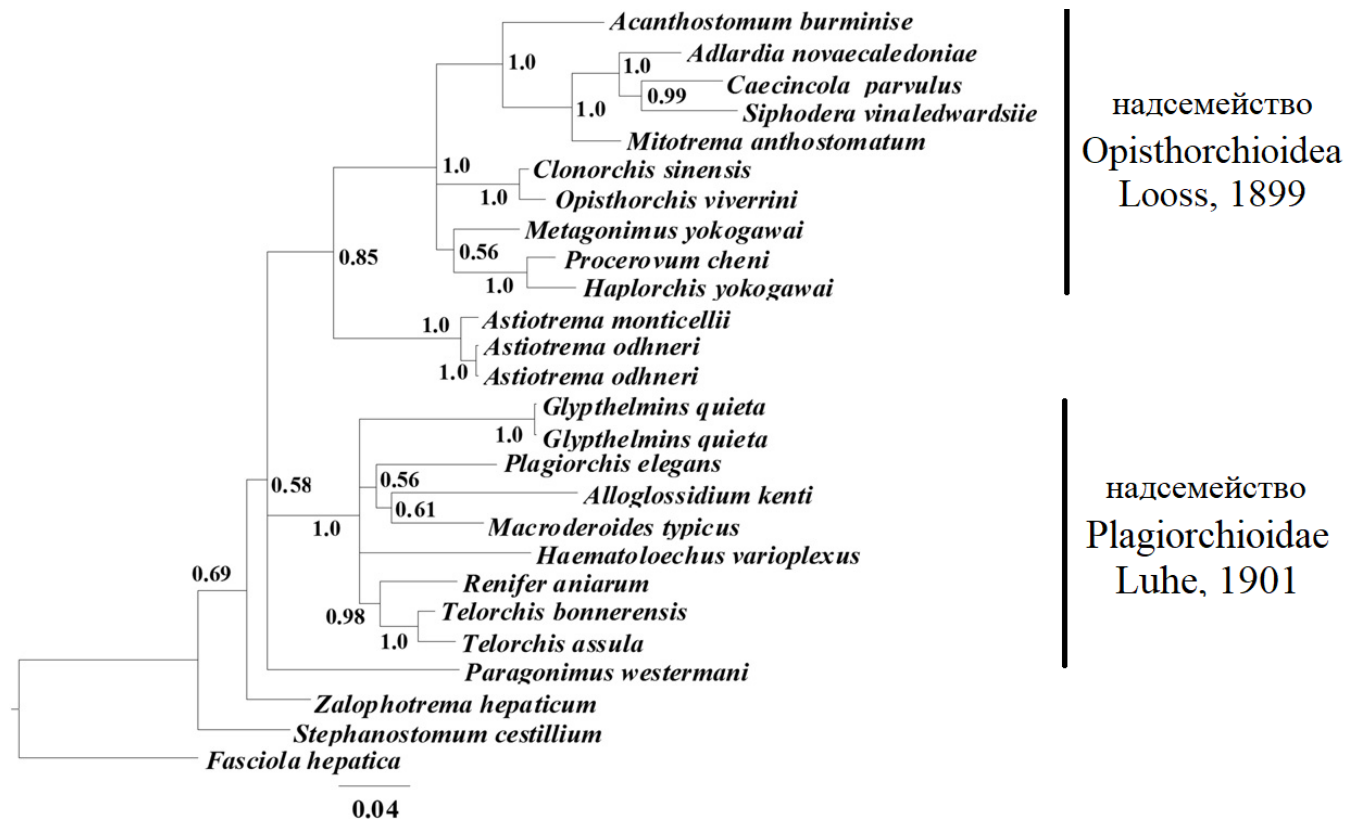


Рисунок 7 – Филогенетическое дерево для вида *Astiotrema odhneri*, реконструированное на основе анализа данных секвенирования участка гена 28S рРНК (1118 п.н.) (метод Байеса).

4.4. Семейство Cephalogonimidae Looss, 1899

4.4.1. *Cephalogonimus japonicus* Ogata, 1934

Первый промежуточный хозяин: *Anisus centrifugops* (экспериментально).

Место обнаружения: бассейн р. Комиссаровка.

Вторые промежуточные хозяева: моллюски *Helicorbis suffunensis* и *Anisus centrifugops*, головастики *Rana dybowskii*, рыбы *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (экспериментально).

Локализация: мышцы и ткани органов.

Окончательный хозяин: *Pelodiscus sinensis*.

Локализация: тонкий кишечник.

Партенита (по 10 экз.). Тело спороцисты размером 0.231-0.350 x 0.062-0.085, тонкостенное, овальное, родильная пора расположена терминально. В спороцистах содержится от 1 до 3 развивающихся церкарий.

Церкария (по 15 экз.) (Рис. 8). Тело 0.162-0.181 x 0.077-0.089 овальное, покрыто мелкими шипами. Ротовая присоска меньше брюшной, 0.035-0.042 в диаметре, вооружена стилетом 0.017-0.019 x 0.005. Префаринкс и пищевод короткие, фаринкс 0.015-0.017 x 0.015-0.019, округлый. Брюшная присоска 0.039-0.042 x 0.042-0.046. Ветви кишечника тонкие, короткие, достигают уровня середины брюшной присоски. Железы представлены 6 парами клеток желез проникновения и многочисленными цистогенными клетками. Первые расположены на уровне переднего края брюшной присоски, их протоки открываются около стилета, а вторые занимают пространство между органами от ротовой присоски до заднего конца тела. Экскреторный пузырь Т-образный. Экскреторная формула $2[(3+3+3)+(3+3+3)]=36$. Хвост 0.127-0.154 x 0.019-0.023, немного короче тела, простой, его основание погружено в каудальный карман.

Метацеркария (по 10 экз.) (Рис. 8). Циста округлая, 0.120-0.139 x 0.120-0.137, тело освобожденной от цисты метацеркарии 0.270-0.290 x 0.140-0.170, покрыто шипами. Ротовая присоска 0.039-0.042 в диаметре, субтерминальная. Имеются префаринкс, фаринкс 0.015 x 0.015-0.019 и пищевод. Бифуркация кишечника непосредственно перед брюшной присоской. Ветви кишечника заходят за уровень середины брюшной присоски, но не достигают ее заднего конца. Брюшная присоска 0.039-0.046 в диаметре, равна ротовой. Рядом с задним краем брюшной присоски по обе стороны от медианной линии расположены зачатки семенников. Зачаток яичника расположен на уровне брюшной присоски. Имеются железы: две группы по четыре клетки по обе стороны от пищевода с протоками, открывающимися на переднем конце тела. Экскреторный пузырь Т-образный, заполнен гранулами.

Половозрелый червь (по 10 экз.) (Табл. 8; Рис. 8). Тело удлинённое, сплюснённое дорзо-вентрально, одинаковой ширины на участке 2-3 четвертей тела и с закруглёнными передним и задним концами. Поверхность тела от его переднего конца до уровня конца второй трети длины покрыта шипами. Ротовая присоска субтерминальная, небольшого размера. Префаринкс очень короткий, фаринкс имеется, пищевод заканчивается бифуркацией кишечника на уровне середины расстояния между ротовой и брюшной присосками. Кишечные ветви достигают задней трети длины тела и заходят за уровень заднего края заднего семенника. Брюшная присоска по размерам сходна с ротовой, располагается медианно, на границе передней и средней третей длины тела. Семенники находятся в средней части тела, один позади другого, без промежутка между ними. Семенники с ровными краями, поперечно-овальные. Задний семенник немного больше переднего и может иметь вогнутый передний край. Сумка цирруса изогнута, лежит дорзально от бифуркации кишечника, ее задний край находится на уровне брюшной присоски. Внутри сумки цирруса имеются извитой семенной пузырек и простатические железы. Половое отверстие находится на переднем конце тела, дорзально от ротовой присоски. Яичник округлый, лежит перед семенниками, справа от медианной линии и может быть частично прикрыт брюшной присоской. Имеется семяприемник, который расположен перед семенниками слева от медианной линии. Петли матки полностью заполняют заднюю треть тела. Желточники, состоящие из мелких фолликул, располагаются по бокам тела от уровня середины брюшной присоски до уровня концов кишечника. Яйца овальные, светло-желтые, с крышечкой. Экскреторный пузырь достигает уровня заднего края брюшной присоски и имеет 4 пары симметрично расположенных ветвей с небольшими ответвлениями. Размер ветвей увеличивается от задней пары к передней паре.

Жизненный цикл. Для изучения жизненного цикла были использованы яйца от половозрелых червей *Cephalogonimus japonicus*, полученных от естественно инфицированной черепахи. К яйцам были подсажены различные виды моллюсков. Как показали экспериментальные исследования, роль первых промежуточных хозяев для *C. japonicus* исполняют моллюски вида *Anisus centrifugops*. Остальные использованные в опытах моллюски – *Cipangopaludina ussuriensis*, *Boreoelona ussuriensis*, *Helicorbis sujfunensis* и *Lymnaea ussuriensis* не заразились.

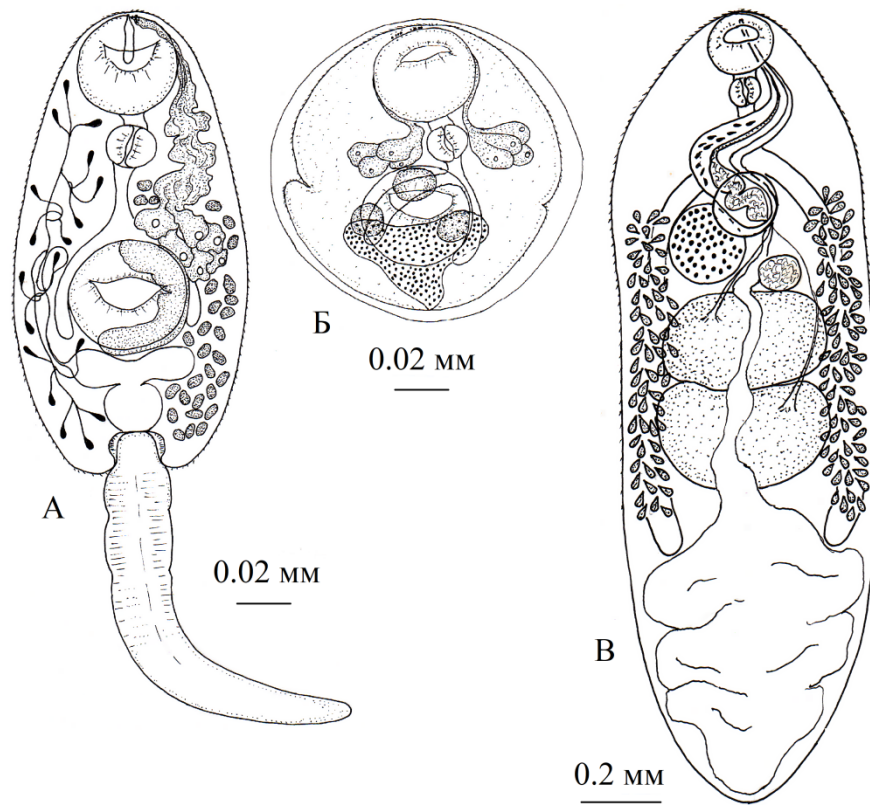


Рисунок 8 – Трематода *Cephalogonimus japonicus*. А – церкария; Б – метацеркария; В – марита.

Таблица 8

Размеры половозрелых червей рода *Cephalogonimus* (мм)

Показатели	<i>C. japonicus</i> (наши данные)	<i>C. japonicus</i> (Cho, Seo, 1977)	<i>Cephalogonimus emydalis</i> (Белоус, 1963)
Тело	1.660-2.020 x 0.480-0.720	1.720-2.930 x 0.510-0.940	1.870-2.150 x 0.600-0.730
Ротовая присоска	0.139-0.169 x 0.154-0.169	0.130-0.200 (диаметр)	0.168 (диаметр)
Фаринкс	0.062-0.077 x 0.062-0.092	0.056-0.111 (диаметр)	0.092 (диаметр)
Брюшная присоска	0.139-0.169	0.150-0.220 (диаметр)	0.137 (диаметр)
Пищевод	0.062-0.092	-	Нет
Сумка цирруса	0.620-0.724 x 0.092-0.108	0.540-0.810 x 0.110-0.170	-
Яичник	0.154-0.22 x 0.154- 0.185	0.110-0.210 x 0.150-0.310	0.138 (диаметр)
Семенник передний	0.200-0.246 x 0.293-0.400	0.110-0.230 x 0.250-0.530	0.146-0.198 x 0.200-0.225
Семенник задний	0.216-0.262 x 0.323-0.431	0.140-0.340 x 0.300-0.620	0.123-0.156 x 0.190-0.230
Желточные поля	0.693-0.847	-	-
Расстояние от заднего конца тела до кишечных ветвей	0.500-0.780	-	0.300
Яйца	0.027-0.034 x 0.015-0.023	0.027-0.031 x 0.013- 0.016	0.027 x 0.011

Обсуждение. Из трематод рода *Cephalogonimus* Poirier, 1886 на территории Приморского края России до настоящего времени был обнаружен только один вид – *Cephalogonimus emydalis* Moghe, 1930 (Белоус, 1963). Эта трематода была найдена Е.В. Белоус у всех 93 исследованных *Pelodiscus sinensis*, отловленных в оз. Ханка. При этом интенсивность инвазии черепах достигала 520 экземпляров. В своей статье Белоус указывает на обнаружение половозрелых червей этого вида и не приводит их описание. Это обстоятельство, к сожалению, не позволяет провести сравнение половозрелых червей рода *Cephalogonimus*, обнаруженных Белоус и нами у *P. sinensis* в бассейне оз. Ханка. Однако исследование 20 особей (на нативных и окрашенных препаратах) из 50 обнаруженных нами половозрелых червей показало, что они метрически и морфологически сходны с видом *C. japonicus*, найденным у *P. sinensis* в Японии (Скрябин, 1950) и в Корее (Cho, Seo, 1977), а не с *C. emydalis*. От последнего они отличаются большими размерами брюшной присоски, меньшими – яичника и семенников, а также наличием хорошо развитого пищевода. Кроме того, концы кишечных ветвей *C. japonicus* (по нашим данным) находятся на значительно большем расстоянии от заднего конца тела, чем у *C. emydalis*. Исходя из выше сказанного, не исключено, что Белоус была допущена ошибка при определении видовой принадлежности обнаруженных у *P. sinensis* половозрелых червей рода *Cephalogonimus*.

4.5. Заключение по видам *Astiotrema odhneri* и *Cephalogonimus japonicus*

Оба вида *A. odhneri* и *C. japonicus* на половозрелой стадии значительно отличаются и обладают признаками, характерными для соответствующих родов. В тоже время они имеют большое морфологическое сходство на стадиях партениты, церкарии и метацеркарии и отличаются только небольшим расхождением в максимальных размерах тела церкарий, ротовой и брюшной присосок церкарий и метацеркарий. В цикле развития оба вида трематод используют в качестве хозяев одних и тех же животных. При этом круг вторых промежуточных хозяев достаточно широк и включает животных представителей 3 классов. Такое разнообразие и сходство состава вторых промежуточных хозяев у *C. japonicus* и *A. odhneri* – вероятно, результат исторически сложившихся пищевых связей *P. sinensis*, диету которой преимущественно составляют широко распространенные в ее ареале моллюски, рыбы и земноводные. Сходство морфологии партенит, церкарий, метацеркарий и жизненных циклов этих видов червей дает основание причислять *A. odhneri* как и *C. japonicus* к представителям Plagiorchioidea. Однако молекулярные данные свидетельствуют в пользу близости *A. odhneri* к Opisthorchioidea. Возможно, эта проблема

может быть решена за счет получения молекулярных данных для церкарий *A. odhneri* и червей *C. japonicus*.

4.6. Семейство Diplostomidae Poirier, 1886

4.6.1. *Neodiplostomum oriolinum* Oschmarin, 1963

Первый промежуточный хозяин: *Helicorbis sujfunensis*.

Место обнаружения: оз. Солдатское (г. Уссурийск).

Второй промежуточный хозяин: головастики *Rana dybowskii*.

Локализация: полость тела.

Окончательный хозяин: цыпленок *Gallus gallus dom* (экспериментально).

Место локализации: тонкий кишечник.

Партенита (по 5 экз.). Нитевидные спороцисты размером 0.700-1.210 x 0.053-0.119. Родильная пора расположена терминально. Спороцисты содержат церкарий на различных стадиях развития.

Церкария (по 10 экз.) (Табл. 9; Рис. 9). Передний конец тела до уровня фаринкса покрыт шипами. В теле от заднего конца до уровня пищевода находятся многочисленные зернистые образования. Ротовой орган круглый. Имеются короткий префаринкс, фаринкс и пищевод. Бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Кишечные ветви короткие, достигают середины уровня брюшной присоски. Брюшная присоска расположена на расстоянии 0.060-0.080 от переднего конца тела. На внутренней стороне присоски, вдоль отверстия имеются шипы. Железы проникновения представлены двумя парами клеток, находящимися на уровне брюшной присоски. Их протоки открываются около ротового отверстия. Экскреторная система включает небольшой экскреторный пузырь, каналы первого порядка, которые соединены на уровне брюшной присоски поперечной комиссурой, каналы второго порядка и каудальный канал. Последний пронизывает хвостовой ствол и перед фурками разделяется на два канала, которые достигают середины длины фуруков, где и открывается порами. Экскреторная формула $2[(1+1+1)+(1+1+[1])]=12$. Хвостовой ствол содержит 7 пар каудальных тел, снабжен чувствительными волосками и вместе с фурками покрыт мелкими шипами.

Биология церкарий. В результате проведенных наблюдений установлено, что эмиссия церкарий происходит в светлое время суток, пик эмиссии приходится на период с 12 до 15 часов. Количество выделяемых церкарий в сутки колеблется от единиц до 4 тысяч. В свободной жизни церкарий наблюдаются периоды активного плавания и покоя. Церкарии обладают хорошо выраженным реотаксисом – реагируют внеочередным

движением на возникающие около них колебания воды, и положительным фототаксисом. Остальные таксисы не выражены.

Метацеркария (по 5 экз.) (Табл. 9; Рис. 9). Тело за счет пигментации серое, состоит из двух сегментов: крупного переднего и небольшого заднего. Передний сегмент листовидный, с вентральной впадиной. Префаринкс отсутствует, фаринкс и пищевод имеются. Длина пищевода 0.080. Бифуркация кишечника находится на середине промежутка между фаринксом и брюшной присоской. Тонкие ветви кишечника тянутся до уровня заднего края органа Брандеса. Брюшная присоска расположена на расстоянии 0.190-0.250 от переднего конца тела. Между органом Брандеса и экскреторным пузырем лежит зачаток половой системы, состоящий из двух частей размером 0.034-0.045 x 0.054-0.065 и 0.030-0.033 x 0.017-0.029. От экскреторного пузыря отходят 4 канала, два из которых слепые, достигают органа Брандеса, а два других разветвляются, образуя сеть каналов в теле метацеркарии.

Половозрелый червь (по 5 экз.) (Табл. 10; Рис. 9). Тело состоит из двух сегментов. Передний сегмент листовидный, с вентрально загнутыми боковыми и задним краями. Поверхность переднего сегмента покрыта мелкими шипами. Задний сегмент овальный, в сечении – округлый. Его задний конец загнут дорсально. Ротовая присоска, в зависимости от положения червя, округлая или воронковидная, длина префаринкса 0.012-0.018, фаринкс почти округлый, длина пищевода 0.063-0.068. Кишечные ветви достигают заднего конца тела. Брюшная присоска находится на расстоянии 0.400-0.510 от переднего конца тела. Она или прилегает к органу Брандеса, или частично прикрыта его передним краем, или находится впереди него на расстоянии. Яичник поперечно-овальный, находится на границе сегментов. Тельце Мелиса лежит сзади яичника, на уровне середины переднего семенника. Слева от яичника расположен семяприемник. Семенники плотно прилегают друг к другу, поперечно-вытянутые, с выемками с передней, задней и вентральной сторон. Желточники состоят из мелких фолликул, которые начинаются на уровне бифуркации кишечника, или на середине расстояния между брюшной присоской и бифуркацией кишечника, или на уровне переднего края брюшной присоски. В переднем сегменте желточные фолликулы собраны в 8 продольных лентовидных полей (по 4 с каждой стороны от медианной линии), которые за органом Брандеса сливаются в единое поле. В заднем сегменте желточники образуют две медианные ленты и скопления фолликул по бокам тела, перед передним семенником и на уровне заднего семенника. Позади второго семенника, прилегая к его дорсальной стороне, находится объемный семенной пузырек. Половая клоака диаметром 0.110, расположена дорсально, вблизи заднего конца тела. Яйца желтые, тонкостенные и с крышечкой.

Размеры церкарий и метацеркарий рода *Neodiplostomum* Railliet, 1919 (мм)

Показатели	<i>N. oriolinum</i> (наши данные)	<i>N. oriolinum</i> (Беспровзванных, 2009)	<i>Neodiplostomum</i> <i>seoulense</i> (наши данные)	<i>N. seoulense</i> (Seo et al., 1988; Seo, 1990)	<i>Neodiplostomum</i> sp. 1	<i>Neodiplostomum</i> sp. 2
церкария						
Тело	0.100-0.130 x 0.044- 0.061	0.110-0.130 x 0.042-0.060	0.175-0.200 x 0.045- 0.095	0.080-0.121 x 0.034- 0.057	0.135-0.195 x 0.045-0.065	0.103-0.145 x 0.043-0.075
Ротовой орган	0.026-0.027 (диаметр)	0.025-0.027 (диаметр)	0.030-0.045 x 0.025- 0.045	0.027-0.034 x 0.025- 0.030	0.025-0.030 x 0.025-0.030	0.028-0.040 x 0.028-0.038
Фаринкс	0.012 x 0.015	0.011 x 0.013	-	-	-	-
Брюшная присоска	0.018-0.025 (диаметр)	0.017-0.020 (диаметр)	0.025-0.030 x 0.025- 0.030	0.020-0.025 x 0.020- 0.027	0.020-0.025 x 0.020-0.035	0.015-0.025 x 0.018-0.028
Хвостовой ствол	0.210-0.250 x 0.035- 0.050	0.220-0.260 x 0.035-0.045	0.250-0.325 x 0.045- 0.050	0.138-0.175 x 0.025- 0.042	0.250-0.260 x 0.030-0.055	0.108-0.125 x 0.035-0.058
Фурки	0.210 x 0.030-0.040	0.200 x 0.020-0.030	0.205-0.265 x 0.020- 0.040	0.139-0.185 (длина)	0.210-0.260 x 0.025-0.035	0.135-0.150 x 0.018-0.025
метацеркария						
Ротовая присоска	0.058-0.065 x 0.043- 0.065	0.056-0.067 x 0.045-0.067	0.050-0.065 x 0.05-0.060	0.046 x 0.041	0.015-0.020 x 0.015-0.018	-
Фаринкс	0.026-0.034 x 0.022- 0.038	0.028-0.034 x 0.022-0.039	0.025-0.035 x 0.025- 0.030	0.028 x 0.020	0.013-0.015 x 0.008-0.015	-
Брюшная присоска	0.040-0.050 (диаметр)	0.039-0.050 (диаметр)	0.030-0.050 x 0.035- 0.050	0.039 x 0.044	0.010-0.013 x 0.013-0.015	-
Орган Брандеса	0.058-0.081 x 0.045- 0.085	0.056-0.078 x 0.045-0.084	-	-	-	-

Размеры половозрелых червей рода *Neodiplostomum* (мм)

Показатели	<i>N. oriolinum</i> (наши данные)	<i>N. oriolinum</i> (Беспрозванных, 2009)	<i>N. oriolinum</i> (Ошмарин, 1963)	<i>N. seoulense</i> (наши данные)	<i>N. seoulense</i> (Hong et al., 1982; цит. по: Seo, 1990)	<i>N. seoulense</i> (Cho et al., 1983; цит. по: Seo, 1990)	<i>Neodiplostomum</i> <i>americanum</i> (Chandler et al., 1947; цит. по: Woodyard et al., 2017)	<i>N. americanum</i> (Woodyard et al., 2017)
Длина тела	1.100-1.700	1.080-1.680	1.980-2.610	1.460-1.490	1.100-1.930	1.450-1.690	1.450-2.880	1.820-2.820
Передний сегмент	0.600-1.110 x 0.740-0.830	0.670-1.030 x 0.640-0.820	1.134-1.260 x 0.900	0.800-0.910 x 0.640-0.650	0.481-0.962 x 0.511-0.696	-	1.050-1.900 x 0.400-0.980	1.160-1.780 x 0.650-1.040
Задний сегмент	0.690-0.760 x 0.670-0.690	0.630-0.750 x 0.560-0.680	0.846-0.900 x 0.650-0.684	0.560-0.660 x 0.620-0.670	0.570-0.962 x 0.398-0.583	0.705-0.750 x 0.475-0.550	0.370-0.730 x 0.280-0.460	0.621-0.869 x 0.483-0.629
Ротовая присоска	0.070-0.100 x 0.078-0.110	0.080-0.100 (диаметр)	0.140-0.155 x 0.155-0.160	0.080-0.100 x 0.090-0.100	0.044-0.081 x 0.057-0.095	0.073-0.083 x 0.073-0.076	0.052-0.066 (ширина)	0.052-0.082 x 0.058-0.075
Фаринкс	0.620-0.068 x 0.069-0.072	0.061-0.067 x 0.067-0.072	0.095-0.102 x 0.070-0.095	0.030-0.070 x 0.040-0.080	0.055-0.071 x 0.035-0.055	0.063-0.075 x 0.041-0.065	0.045-0.500 (длина)	0.063-0.100 x 0.043-0.068
Брюшная присоска	0.080-0.100 (диаметре)	0.090-0.100 (диаметр)	0.140-0.164 x 0.170-0.178	0.070-0.080 x 0.070-0.080	0.047-0.092 x 0.087-0.098	0.070-0.074 x 0.089-0.100	0.087-0.110 x 0.075-0.079	0.054-0.148 x 0.092-0.150
Орган Брандеса	0.270-0.300 x 0.220-0.300	0.280-0.310 x 0.240-0.310	0.400-0.415 x 0.280-0.360	0.240-0.310 x 0.250	-	-	0.265-0.440 x 0.190-0.265	0.242-0.397 x 0.166-0.311
Передний семенник	0.260-0.270 x 0.440-0.560	0.230-0.250 x 0.470-0.500	0.225-0.235 x 0.450-0.590	0.150-0.220 x 0.510-0.560	0.126-0.219 x 0.298-0.497	0.185-0.230 x 0.420-0.460	-	0.086-0.240 x 0.277-0.540
Задний семенник	0.240-0.290 x 0.390-0.570	0.220-0.290 x 0.380-0.560	0.225-0.235 x 0.450-0.590	0.160-0.219 x 500-0.540	0.159-0.279 x 0.272-0.431	0.220-0.320 x 0.400-0.420	-	0.096-0.261 x 0.258-0.529
Яичник	0.110-0.150 x 0.210-0.260	0.110-0.160 x 0.200-0.260	0.160-0.170 x 0.250-0.270	0.160-0.260 x 0.160-0.260	0.066-0.100 x 0.133-0.252	0.100-0.131 x 0.175-0.210	-	0.045-117 x 0.178-0.297
Яйца	0.100-0.110 x 0.056-0.061	0.100-0.110 x 0.056-0.061	0.070-0.094 x 0.050-0.056	0.090-0.100 x 0.050-0.058	-	0.091-0.100 x 0.045-0.054	0.089-0.101 x 0.050-0.061	0.072-0.095 x 0.056-0.063

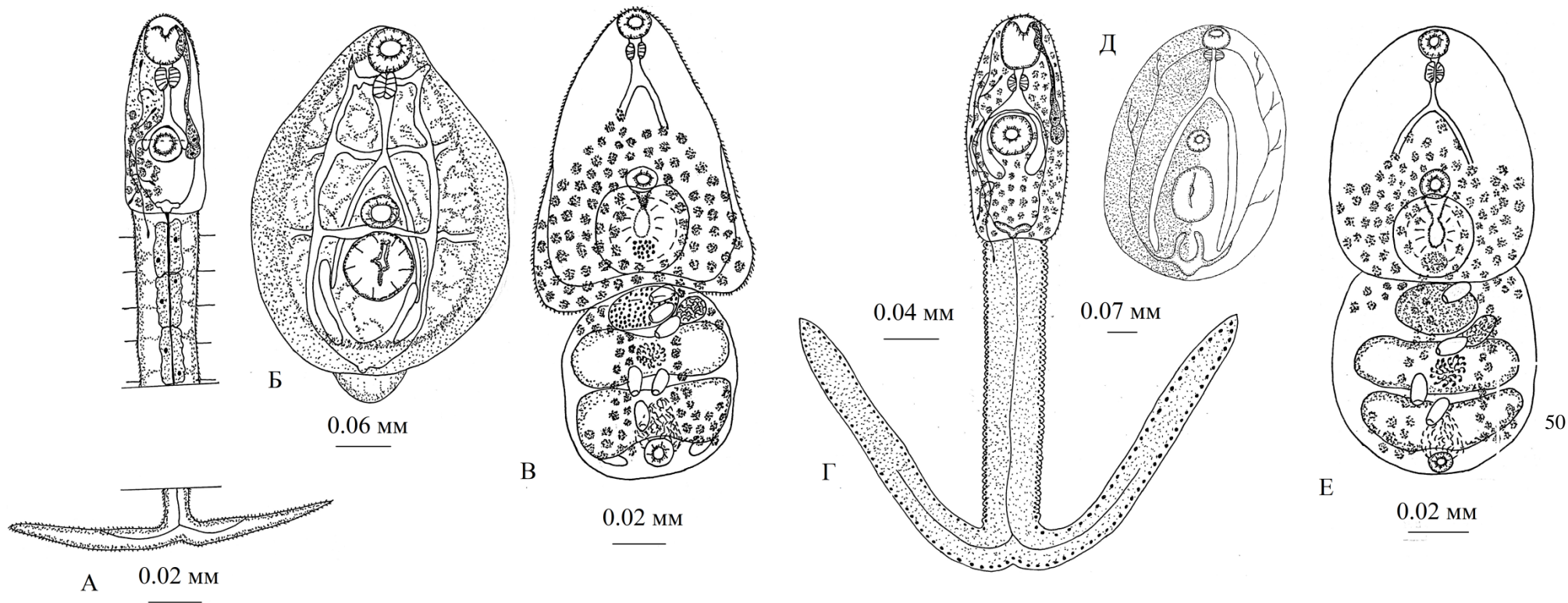


Рисунок 9 – Трематоды рода *Neodiplostomum*. *N. oriolinum* (по Беспрозванных, 2009): А – церкария; Б – метацеркария В – марита. *N. seoulense*: Г – церкария; Д – метацеркария; Е – марита.

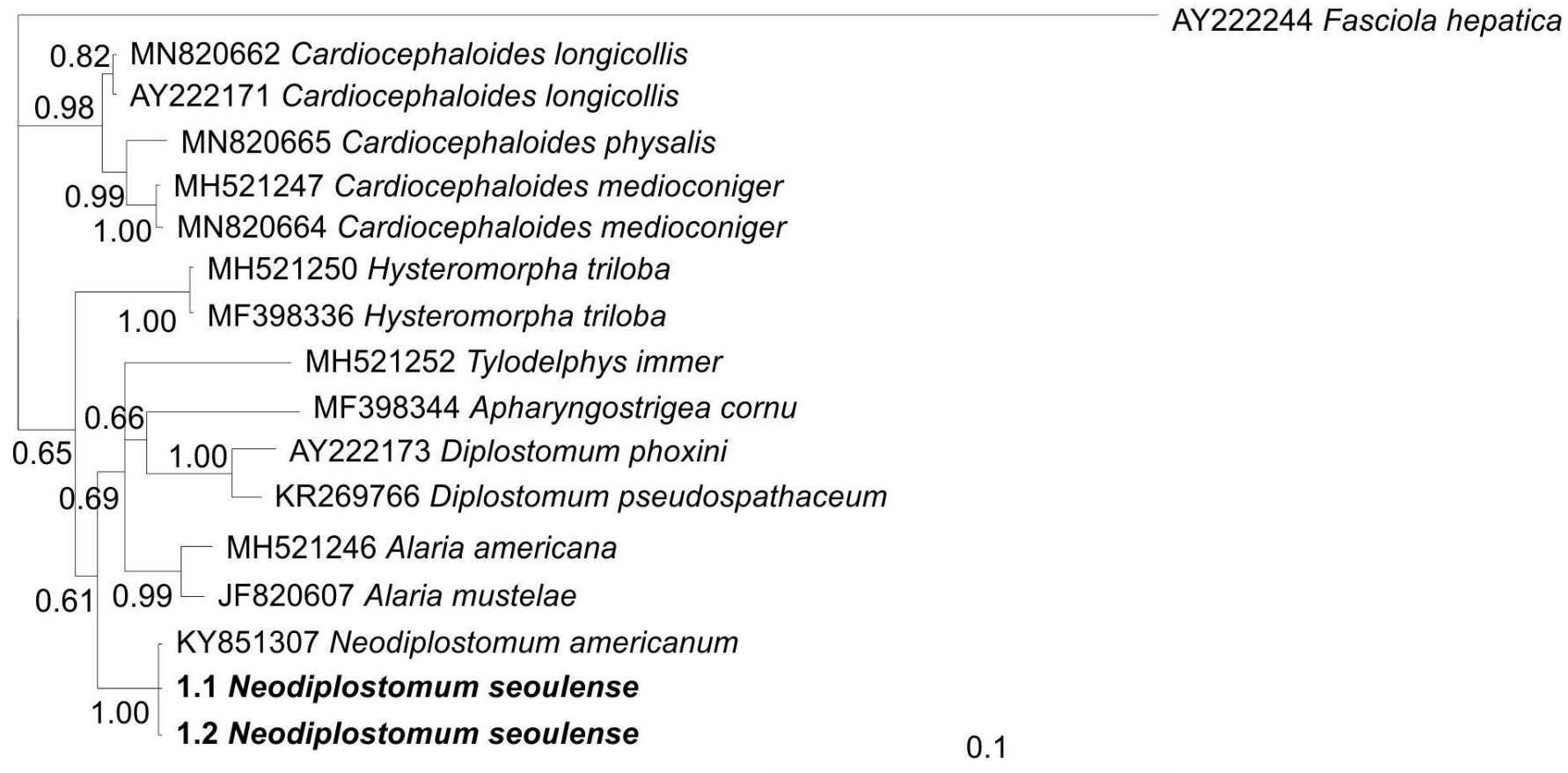


Рисунок 10 – Филогенетические отношения червей рода *Neodiplostomum*. Реконструкция выполнена с использованием частичных последовательностей гена 28S рРНК (1209 п.н.) (метод Байеса). Полученные в данном исследовании нуклеотидные последовательности отмечены жирным шрифтом.

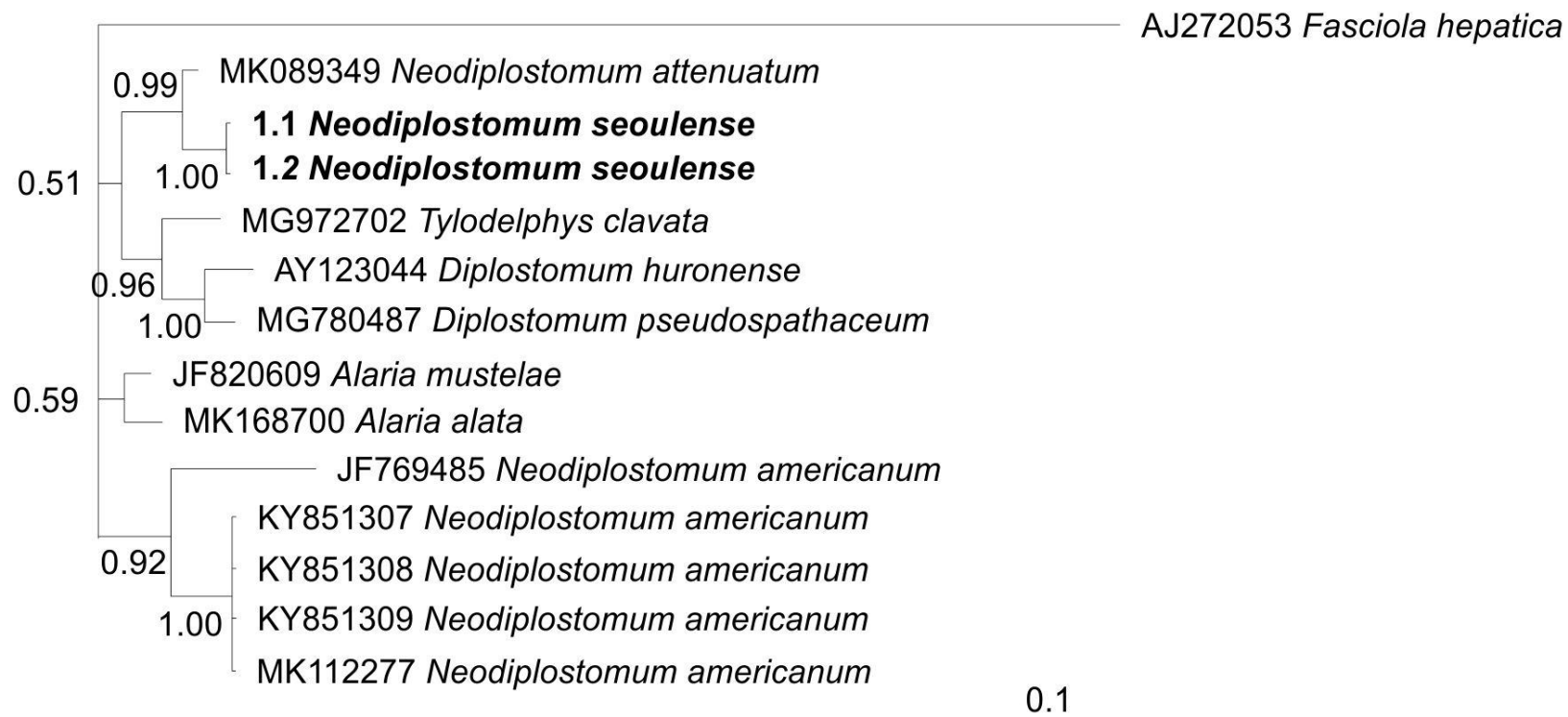


Рисунок 11 – Филогенетические отношения червей рода *Neodiplostomum*. Реконструкция выполнена с использованием частичных последовательностей участка ITS2 рДНК (262 п.н.) (метод Байеса). Полученные в данном исследовании нуклеотидные последовательности отмечены жирным шрифтом.

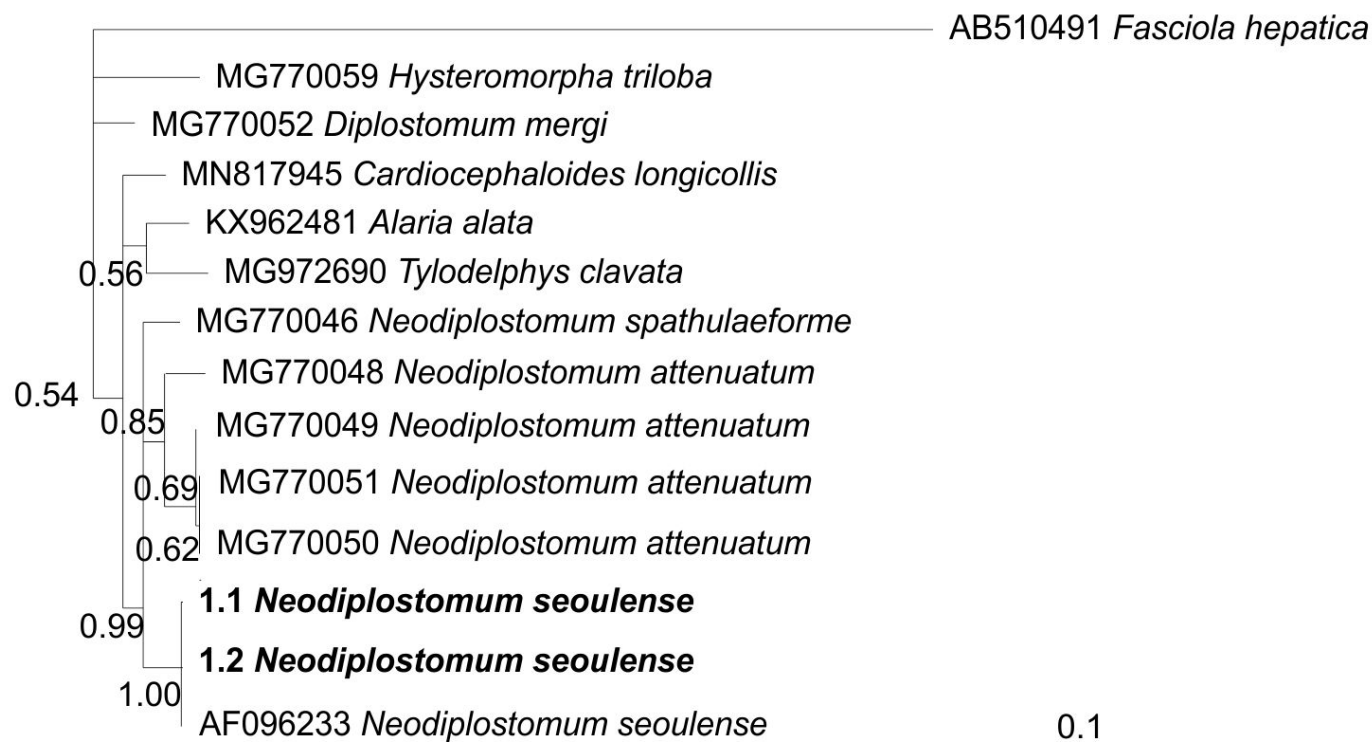


Рисунок 12 – Филогенетические отношения червей рода *Neodiplostomum*. Реконструкция выполнена с использованием частичных последовательностей гена *cox1* мтДНК (445 п.н.) (метод Байеса). Полученные в данном исследовании нуклеотидные последовательности отмечены жирным шрифтом.

Обсуждение. Партениты и церкарии обнаруженные нами у моллюсков *Helicorbis suffunensis* (Табл. 9) по морфометрическим данным сходны с партенитами и церкариями вида *Neodiplostomum oriolinum*, описанными в 2009 году Беспрозванных (2009), который изучил жизненный цикл трематоды и в эксперименте получил половозрелых трематод. Для подтверждения принадлежности обнаруженных партенит и церкарий виду *N. oriolinum* был поставлен эксперимент, в результате которого у головастиков выращены метацеркарии, а у цыпленка из этих метацеркарий – половозрелые черви. По морфометрическим показателям метацеркарии идентичны таковым представленным в публикации В.В. Беспрозванных (2009) (Табл. 10), а полученные половозрелые черви как морфологически, так и по метрическим показателям соответствуют особям *N. oriolinum*, описанным П.Г. Ошмариным (1963) и экспериментально полученным В.В. Беспрозванных (2009) (Табл. 9).

4.6.2. *Neodiplostomum seoulense* (Seo et al., 1964) Hong et Shoop, 1995

Первый промежуточный хозяин: *Helicorbis suffunensis*.

Место обнаружения: бассейн р. Комиссаровка.

Второй промежуточный хозяин: головастики *Rana dybowskii*.

Локализация: полость тела.

Окончательный хозяин: *Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769 (экспериментально).

Место локализации: тонкий кишечник.

Партенита (по 5 экз.). Нитевидные спороцисты. Родильная пора расположена терминально. Спороцисты содержат церкарий на разных стадиях развития.

Церкария (по 10 экз.) (Табл. 9; Рис. 9). Тело в форме вытянутого овала, покрыто мелкими шипами. Внутри все тело церкарии заполнено многочисленными зернистыми образованиями. Ротовой орган округлый. Имеются короткий префаринкс, фаринкс и пищевод. Брюшная присоска круглая. Бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Кишечные ветви короткие, заканчиваются на небольшом расстоянии от заднего края брюшной присоски. Железы проникновения представлены 2 парами клеток, находящимися на уровне брюшной присоски. Их протоки открываются около ротового отверстия. Экскреторная система включает небольшой экскреторный пузырь, каналы первого порядка, которые соединены на уровне брюшной присоски поперечной комиссурой, каналы второго порядка и каудальный канал. Последний пронизывает хвостовой ствол и перед фурками разделяется на два канала, достигающих середины длины фурук, где открывается порами. Экскреторная формула $2[(1+1+1)+(1+1+[1])]=12$. Хвостовой ствол гладкий.

Метацеркария (по 5 экз.) (Табл. 9; Рис. 9). Цист не образует. Тело листовидное, за счет пигментации серое. Префаринкс отсутствует, фаринкс и пищевод имеются. Бифуркация кишечника находится на середине промежутка между фаринксом и брюшной присоской. Ветви кишечника тянутся до уровня переднего конца экскреторного пузыря. От экскреторного пузыря отходят 4 канала, два из которых слепые, достигают органа Брандеса, а два других разветвляются, образуя сеть каналов в теле метацеркарии.

Половозрелый червь (по 2 экз.) (Табл. 10; Рис. 9). Тело гладкое, состоит из двух сегментов. Передний сегмент листовидный, с вентрально загнутыми боковыми и задними краями. Задний сегмент овальный, в сечении – округлый. Ротовая присоска круглая. Имеются префаринкс, почти круглый фаринкс и пищевод. Кишечные ветви достигают заднего конца тела. Брюшная присоска круглая, равна ротовой присоске. Брюшная присоска прилегает к органу Брандеса, или частично прикрыта его передним краем, или находится впереди него на небольшом расстоянии. Яичник поперечно-овальный, находится на границе сегментов. Тельце Мелиса лежит сзади яичника, на уровне середины переднего семенника. Слева от яичника расположен семяприемник. Семенники поперечно-вытянутые. Желточники состоят из мелких фолликул, которые начинаются на уровне бифуркации кишечника, или на середине расстояния между брюшной присоской и бифуркацией кишечника, или на уровне переднего края брюшной присоски. В заднем сегменте желточники образуют две медианные ленты и скопления фолликул по бокам тела, перед передним семенником и на уровне заднего семенника. Позади второго семенника, прилегая к его дорсальной стороне, находится объемный семенной пузырек. Половая клоака расположена дорсально, вблизи заднего конца тела. Яйца желтые, тонкостенные с крышечкой.

Молекулярные данные. Для получения молекулярных данных использовано две половозрелые особи *Neodiplostomum seoulense*, экспериментально выращенные в одной *Rattus norvegicus*. Длина частичной нуклеотидной последовательностей гена 28S рРНК – 1209 п.н., участка ITS2 рРНК – 262 п.н. (ядерная ДНК), гена *cox1* – 445 п.н. (митохондриальная ДНК). Полученные для каждого маркера нуклеотидные последовательности идентичны.

Жизненный цикл. Эмиссия церкарий происходит в светлое время суток, пик эмиссии приходится на период с 12 до 15 часов. Количество выделяемых церкарий в сутки колеблется от единиц до 4 тысяч. В свободной жизни церкарий наблюдаются периоды активного плавания и покоя. Церкарии обладают положительным фототаксисом и выраженным реотаксисом – реагируют внеочередным движением на возникающие около них колебания воды. Остальные таксисы не выражены.

Для выявления круга вторых промежуточных хозяев к моллюску, выделяющему церкарий, были подсажены легочные моллюски видов *Helicorbis sujfunensis*, *Polypylis semiglobosa* и *Anisus centrifugops*, а также личинки стрекоз и головастики. После суточной экспозиции животных отсадили от источника инвазии в отдельные аквариумы. Как показали последующие вскрытия, из всех использованных в опыте животных заразились только головастики. Церкарии активно проникают во второго промежуточного хозяина, где метацеркарии развиваются без образования цисты.

Головастики, содержащие 22 суточных метацеркарий, были скормлены отдельно двум цыплятам и двум крысам. На 8 сутки после заражения окончательных хозяев у крыс обнаружено 2 и 3 половозрелые трематоды соответственно. Цыплята не заразились.

Обсуждение. В результате проведенных экспериментальных исследований установлено, что трематоды по строению экскреторной системы церкарий и морфологии половозрелых особей соответствуют роду *Neodiplostomum* Railliet, 1919. Ранее, в настоящем исследовании, из этого рода нами была обнаружена трематода *Neodiplostomum oriolinum*, в циркуляции которой, также как и у рассматриваемого червя, участвует моллюск *Helicorbis sujfunensis*. Однако между церкариями и маритами этих трематод имеются морфологические отличия. У церкарий *Neodiplostomum seoulense* vs. *N. oriolinum*: шипы на всей поверхности тела vs. шипы на переднем конце тела, хвостовой ствол и фурки без шипов и чувствительных волосков vs. имеются шипы и чувствительные волоски, отсутствуют каудальные тела vs. имеются каудальные тела. У половозрелых трематод соответственно: отсутствуют шипы на переднем сегменте vs. шипы имеются. Кроме того, взрослые черви отличаются размером брюшной присоски (Табл. 10).

По морфометрическим характеристикам обнаруженная нами трематода соответствует *Neodiplostomum seoulense* (Табл. 10). Впервые эти черви были описаны от естественно инфицированных крыс на территории Южной Кореи и обозначены как *Fibricola seoulensis* Seo et al., 1964 (Seo et al., 1964). В дальнейшем Хонг и Шуп (Hong, Shoop, 1994, 1995), основываясь на морфологических данных, отнесли ее к роду *Neodiplostomum*.

Кроме морфометрических сходств обнаруженный нами червь имеет сходный с *N. seoulense* жизненный цикл. По данным разных авторов, в качестве первого промежуточного хозяина, по данным разных авторов, *N. seoulense* использует легочных моллюсков из семейств Planorbidae (*Hippeutis cantori* Benson, 1850 и *Segmentina (Polypylis) hemisphaerula* Benson, 1842) и Lymnaeidae (*Austropeplea ollula* Gould, 1859) (Seo et al., 1988; Chung et al., 1996; Chung et al., 2002). В нашем случае это представитель планорбид *Helicorbis sujfunensis*. В роли второго промежуточного хозяина червя в нашем материале

как и в случае с *N. seoulense*, выступают головастики, кроме того, имеются данные об обнаружении метацеркарий *N. seoulense* у змей (Chai, 2019). В естественных условиях окончательные хозяева *N. seoulense* – крысы *R. norvegicus* и мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 (Seo et al., 1964, 1981, 1988; Chai et al., 2007). Наша трематода получена от экспериментально зараженных *R. norvegicus*. Все эти данные свидетельствуют в пользу того, что обнаруженные нами черви принадлежат виду *N. seoulense*.

На филогенетической реконструкции, построенной нами с использованием фрагмента гена 28S рРНК, обнаруженный червь кластеризуется с видом *Neodiplostomum americanum* Chandler et al., 1947 (Рис. 10). Нуклеотидные последовательности этого гена, секвенированные нами, идентичны последовательностям, из базы данных NCBI, полученным для половозрелых червей *N. americanum*, обнаруженным в кишечнике филина на территории США. Трематода *N. americanum* регистрировалась разными авторами на территории Северной Америки, жизненный цикл этого червя до сих пор не установлен (Woodyard et al., 2017). Сравнение имеющихся для *N. americanum* морфометрических данных с полученными нами показало различие в размерах переднего и заднего сегментов тела у этих видов. *N. americanum* обладает передним сегментом, длина которого в два раза превышает длину заднего сегмента. Найденный нами червь имеет передний сегмент, длина которого слегка превышает длину заднего (Табл. 10). Кроме того, все имеющиеся случаи регистрации *N. americanum* связаны с хищными птицами (Woodyard et al., 2017), трематода же в нашем материале развивается через млекопитающих. Попытки инфицировать птиц не дали положительного результата в настоящем исследовании. Также подтверждением того, что найденный нами червь не является видом *N. americanum*, служит, несмотря на в целом неразрешенную топологию, филогенетическая реконструкция построенная на основе данных по участку ITS2 рДНК. На реконструкции с использованием этого маркера найденный нами червь образует хорошо поддерживаемую кладу с видом *Neodiplostomum attenuatum* (Linstow, 1906) La Rue, 1926, генетические дистанции между этими последовательностями составили 4.9% (Рис. 11). В свою очередь, трематода *N. americanum* формирует отдельную от *N. attenuatum* и найденного нами вида кладу с высокой статистической поддержкой (Рис. 11). Генетические дистанции между этими кладами – 17.6%, что превышает диапазон дистанций между другими родами, представленными на этой реконструкции (10.4-13.7%). Что касается филогенетической реконструкции для митохондриального маркера (*cox1*), то полученные нами для этого маркера последовательности идентичны представленной в базе данных NCBI последовательности для *N. seoulense*, что подтверждает правильность

отнесения обнаруженной трематоды к *N. seoulense* (Рис. 12). Данные по митохондриальному гену отсутствуют для *N. americanum*.

Мы предполагаем, что идентичность полученных нами последовательностей гена 28S рРНК для *N. seoulense* и последовательностей *N. americanum* из базы данных NCBI связана с более низкой скоростью накопления мутаций для данного маркера по сравнению с другими участками ядерной и митохондриальной ДНК.

4.6.3. *Neodiplostomum* sp. 1

Первый промежуточный хозяин: *Polypylis semiglobosa*.

Место обнаружения: бассейн р. Раздольная.

Второй промежуточный хозяин: головастики *Rana dybowskii* (экспериментально).

Локализация: полость тела.

Партенита. Нитевидные спороцисты.

Церкария (по 15 экз.) (Табл. 9; Рис. 13). Тело овальное, заполнено многочисленными зернистыми образованиями, его передний конец покрыт мелкими шипами. Ротовой орган круглый. Предглотка и фаринкс имеются. Пищевод длинный. Бифуркация кишечника находится на середине промежутка между ротовым органом и брюшной присоской. Кишечные ветви немного не достигают экскреторного пузыря. Брюшная присоска расположена в середине тела. Железы проникновения состоят из 2 пар клеток, по 2 клетки с каждой стороны от брюшной присоски. Протоки желез открываются на переднем конце тела. Хвостовой ствол в два раза превышает длину тела. Фурки длинные. Их поверхность гладкая. Каудальные тела не обнаружены. Экскреторная система включает экскреторный пузырь и ряд каналов: каудальный и 2 латеральных собирательных, соединенных поперечной комиссурой на уровне передней границы брюшной присоски. Каудальный канал пронизывает хвостовой ствол, в конце которого раздваивается, его ветви достигают середины фурок, где открываются порами. Экскреторная формула $2[(1+1+1)+(1+1+[1])]=12$.

Метацеркария (по 10 экз.) (Табл. 9; Рис. 13). Метацеркарии не образуют цист. Тело метацеркарии овальное, заполнено темным пигментом. Имеется фаринкс. Пищевод длинный. Кишечные ветви достигают уровня переднего края экскреторного пузыря.

Жизненный цикл. Эмиссия церкарий происходит в светлое время суток, пик эмиссии приходится на период с 12 до 15 часов. Количество выделяемых церкарий в сутки колеблется от единиц до нескольких тысяч. Продолжительность жизни церкарий 8-16 часов. В свободной жизни церкарий наблюдаются периоды активного плавания и покоя. В периоды покоя церкарии зависают у поверхности воды, при этом хвост

находится вверху, а тело внизу относительно поверхности воды. Церкарии обладают положительными рео- и фототаксисами. Геотаксис не выражен.

Для выявления круга вторых промежуточных хозяев к моллюску, выделяющему церкарий, были подсажены легочные моллюски видов *Helicorbis sujfunensis*, *Polypylis semiglobosa* и *Anisus centrifugops*, а также личинки стрекоз и головастики *Rana dybowskii*. После суточной экспозиции животных отсадили от источника инвазии в отдельные аквариумы. Как показали последующие вскрытия, из всех использованных в опыте животных заразились только головастики.

Церкарии активно проникают во второго промежуточного хозяина, где метацеркарии развиваются без образования цисты. Головастики, содержащие 22-хсуточных метацеркарий, были скормлены отдельно двум цыплятам. При последующем вскрытии цыплят заражения не выявлено.

4.6.4. *Neodiplostomum* sp. 2

Первый промежуточный хозяин: *Helicorbis sujfunensis*.

Место обнаружения: бассейн р. Аней.

Партенита. Нитевидные спороцисты.

Церкария (по 15 экз.) (Табл. 9; Рис. 13). Тело овальное, заполнено многочисленными зернистыми клетками. Поверхность тела до уровня середины брюшной присоски покрыта мелкими шипами. Ротовой орган овальный. Имеются короткий префаринкс, фаринкс и пищевод. Бифуркация кишечника на середине промежутка между ротовым органом и брюшной присоской. Кишечные ветви немного заходят за уровень заднего края брюшной присоски. Брюшная присоска расположена в середине тела. Железы проникновения представлены 2 парами клеток, находящимися на уровне брюшной присоски. Их протоки открываются около ротового отверстия. Экскреторная система включает небольшой экскреторный пузырь, каналы первого порядка, которые соединены на уровне брюшной присоски поперечной комиссурой, каналы второго порядка и каудальный канал. Последний пронизывает хвостовой ствол и перед фурками разделяется на два канала, которые достигают середины длины фурок, где и открывается порами. Экскреторная формула $2[(1+1+1)+(1+1+[1])]=12$. Хвостовой ствол содержит 5 пар каудальных клеток.

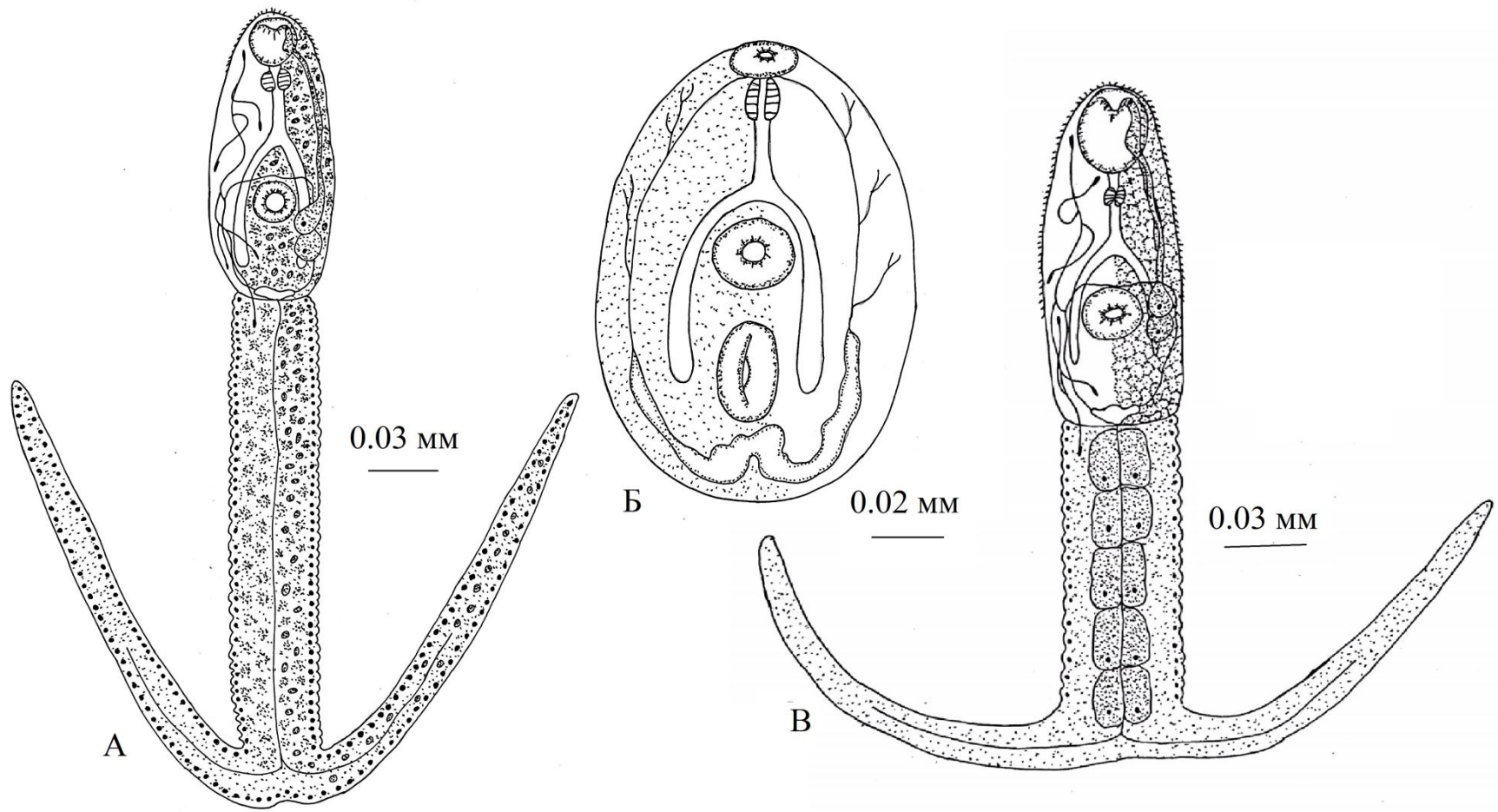


Рисунок 13 – *Neodiplostomum* spp. *Neodiplostomum* sp. 1: А – церкария; Б – метацеркария. *Neodiplostomum* sp. 2: В – церкария.

4.6.5. Обсуждение трематод *Neodiplostomum* sp. 1 и *Neodiplostomum* sp. 2

Церкарии рода *Neodiplostomum* с неустановленной видовой принадлежностью, обнаруженные нами у моллюсков *Polypylis semiglobosa* и *Helicorbis sujfunensis*, имеют сходную морфологию с церкариями родов *Diplostomum* Nordmann, 1832 и *Neodiplostomum*. Однако структура и формула экскреторной системы $2[(1+1+2)+(2+1+[1])]=16$ (*Diplostomum*) vs. $2[(1+1+1)+(1+1+[1])]=12$ (*Neodiplostomum*) (Галактионов, Добровольский, 1987) свидетельствуют в пользу того, что церкарии из моллюсков *Polypylis* и *Helicorbis* принадлежат к представителям рода *Neodiplostomum*. Принадлежность этих трематод к роду *Neodiplostomum* подтверждается и участием в их жизненном цикле первых промежуточных хозяев – моллюсков сем. Planorbidae, в то время как у видов рода *Diplostomum* эту роль исполняют моллюски из сем. Lymnaeidae. Церкарии *Neodiplostomum* sp. 1 и *Neodiplostomum* sp. 2 различаются между собой по метрическим показателям: длина хвостового ствола и фурок (Табл. 9). По ряду морфологических структур они имеют сходство с *N. oriolinum* и *N. seoulense*, в частности, по количеству желез проникновения, структуре экскреторной системы, наличию в теле многочисленных зернистых образований и др. В тоже время церкарии *Neodiplostomum* sp. 1 и *Neodiplostomum* sp. 2 отличаются от церкарий *N. oriolinum* длиной тела, а *Neodiplostomum* sp. 2 от *N. oriolinum* – длиной хвостового ствола и фурок (Табл. 9). Также у них, в отличие от *N. oriolinum*, нами не обнаружены шипы и чувствительные волоски на хвосте. Отличаются они и длиной ветвей кишечника как от *N. oriolinum*, так и *N. seoulense*. Кроме того, от *N. seoulense* церкарии *Neodiplostomum* sp. 1 и *Neodiplostomum* sp. 2 отличаются расположением шипов на теле: у *Neodiplostomum* sp. 1 и *Neodiplostomum* sp. 2 шипы на переднем конце тела до уровня фаринкса, и до уровня брюшной присоски соответственно, тогда как тело *N. seoulense* полностью покрыто шипами. Косвенно подтверждает видовую самостоятельность трематод *Neodiplostomum* sp. 1, *N. oriolinum* и *N. seoulense* и участие в их жизненных циклах в качестве первых промежуточных хозяев моллюсков из разных родов планорбид. Для *Neodiplostomum* sp. 2, как и для *N. oriolinum* и *N. seoulense* роль первого промежуточного хозяина исполняют моллюски *H. sujfunensis*. Однако указанные выше различия между церкариями этих трематод свидетельствуют, что они с большой долей вероятности принадлежат к разным видам.

Для окончательного решения вопроса таксономического статуса трематод от *P. semiglobosa* и *H. sujfunensis* необходимо полное воспроизводство их жизненных циклов с получением данных по морфологии стадий развития и с привлечением молекулярных признаков.

4.6.6. *Tylodelphys* sp.

Первый промежуточный хозяин: *Anisus centrifugops*.

Место обнаружения: оз. Лотос (Хасанский район).

Второй промежуточный хозяин: *Perccottus glenii* (экспериментально).

Локализация: глаза и ткани вокруг глаз.

Партенита (по 5 экз.). Нитевидные спороцисты. Родильная пора расположена терминально. Спороцисты содержат церкарии на различных стадиях развития.

Церкария (по 10 экз.) (Рис. 14). Тело 0.240-0.270 x 0.063-0.067. Передний конец тела до уровня фаринкса покрыт шипами. Тело заполнено многочисленными зернистыми образованиями. Ротовой орган овальный, 0.034-0.045 x 0.028-0.034. Имеется короткий префаринкс, фаринкс размером 0.028-0.034 x 0.034-0.039 и пищевод. Бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Кишечные ветви длинные, заканчиваются немного не доходя до экскреторного пузыря. Брюшная присоска расположена в середине тела и достигает 0.014-0.015 в диаметре. Сзади брюшной присоски имеется зачаток половой системы. Железы проникновения представлены 4 клетками, расположенными перед брюшной присоской. Их протоки открываются около ротового отверстия. Экскреторная система включает небольшой экскреторный пузырь, каналы первого порядка, которые соединены на уровне брюшной присоски поперечной комиссурой, каналы второго порядка и каудальный канал. Последний пронизывает хвостовой ствол и перед фурками разделяется на два канала, которые достигают середины длины фурок, где и открываются порами. Экскреторная формула $2[(2+2)+(2+[2])]=16$. Хвостовой ствол 0.210 x 0.039-0.045, содержит 8 пар каудальных клеток. Фурки размером 0.210-0.250 x 0.028.

Метацеркария (по 5 экз.) (Рис. 14). Метацеркарии не имеют цисту. Тело 0.290-0.300 x 0.890. Ротовая присоска 0.031-0.048 x 0.031, округлая. Имеются префаринкс, фаринкс 0.011-0.014 в длину и пищевод. Бифуркация кишечника находится на середине промежутка между фаринксом и брюшной присоской. Тонкие ветви кишечника тянутся до заднего конца тела. Брюшная присоска 0.031-0.034 x 0.028, расположена на расстоянии 0.770-0.860 от переднего конца тела. Орган Брандеса 0.150-0.190 x 0.110-0.130. От экскреторного пузыря отходят 2 канала, которые разветвляются, образуя сеть из каналов второго порядка.

Жизненный цикл. Первыми промежуточными хозяевами трематоды *Tylodelphys* sp. служат моллюски *Anisus centrifugops*. Церкарии покидают моллюсков в светлое время суток, с наибольшей интенсивностью в период с 12 до 15 часов. Продолжительность жизни церкарий составляет 24 часа. Церкарии обладают положительными рео- и фототаксисами. Геотаксис не выражен.

Для выявления второго промежуточного хозяина к естественно зараженным моллюскам были подсажены ротаны, разные виды моллюсков и углозубы. Через сутки после начала эксперимента в глазах и тканях вокруг глаз ротанов были обнаружены не инцистированные метацеркарии. Моллюски и углозубы не заразились. На третьи сутки после начала эксперимента в глазах 3 из использованных в эксперименте ротанов было обнаружено от 1 до 5, а в окологлазных тканях от 2 до 7 метацеркарий. Последующий ход жизненного цикла не прослежен.

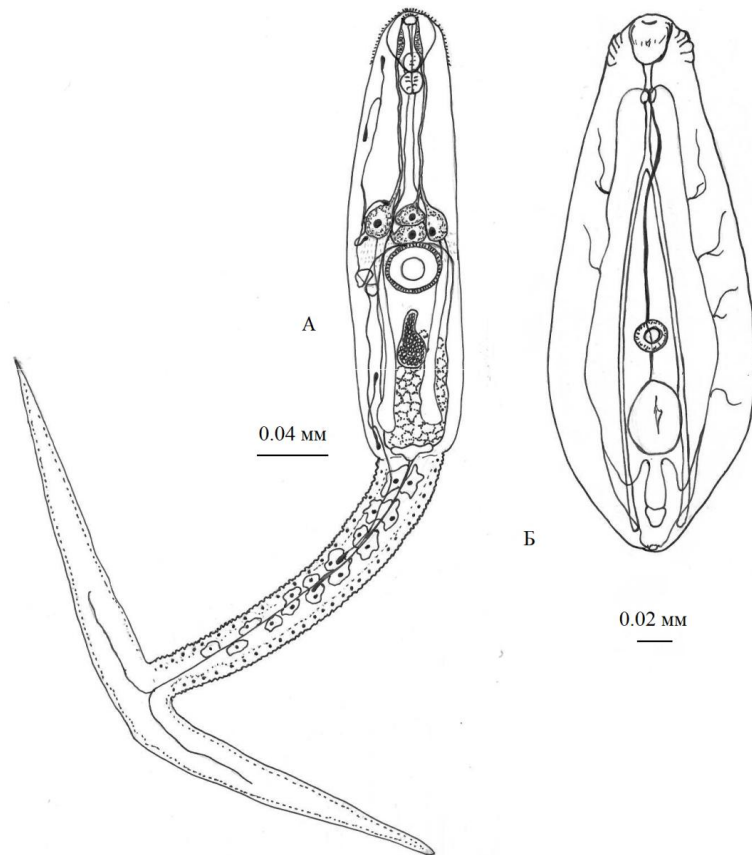


Рисунок 14 – Трематода *Tylodelphys* sp. А – церкария; Б – метацеркария.

Обсуждение. Обнаруженные церкарии по морфологическим данным соответствуют церкариям из родов: *Diplostomum*, *Neodiplostomum* и *Tylodelphys* Diesing, 1850. Основываясь на структуре и формуле экскреторной системы $2[(2+2)+(2+[2])]=16$, обнаруженные у *Anisus centrifugops* церкарии были отнесены нами к роду *Tylodelphys*. Однако для определения точной видовой принадлежности необходимы данные о морфологии половозрелой стадии и молекулярные данные.

4.7. Семейство Strigeidae Railliet, 1919

4.7.1. *Cotylurus hebraicus* Dubois, 1934

Первый промежуточный хозяин: *Polypylis semiglobosa*.

Место обнаружения: г. Владивосток, водоем в р-не Академгородка.

Вторые промежуточные хозяева: моллюски *Helicorbis suffunensis*, *Polypylis semiglobosa*, *Anisus centrifugops*, *Lymnaea ussuriensis* (экспериментально).

Локализация: внутренностный мешок.

Окончательный хозяин: цыпленок *Gallus gallus dom.* (экспериментально).

Локализация: тонкий кишечник.

Партенита (по 10 экз.). Длинные нитевидные спороцисты, которые в месте локализации сплетаются в клубок. Родильная пора расположена терминально.

Церкария (по 15 экз.) (Табл. 11; Рис. 15). Тело покрыто мелкими шипами, которыми наиболее густо усажен его передний конец. Ротовой орган круглый. Предглотка отсутствует. Пищевод длинный. Бифуркация кишечника находится на середине промежутка между ротовым органом и брюшной присоской. Кишечные ветви немного не достигают мочевого пузыря. Брюшная присоска меньше ротового органа, по внутреннему краю покрыта шипами. Расстояние от переднего конца тела до брюшной присоски 0.090. Сразу за брюшной присоской находятся зачатки половой системы. Железы проникновения состоят из 4 клеток, по две с каждой стороны от брюшной присоски. Протоки желез открываются на переднем конце тела. Хвостовой ствол почти равен длине тела. Фурки длинные, их поверхность покрыта шипами. Экскреторная система включает экскреторный пузырь и ряд каналов: каудальный и 2 латеральных собирательных, соединенных поперечной комиссурой на уровне передней границы брюшной присоски. Каудальный канал пронизывает хвостовой ствол, в конце которого раздваивается, его ветви достигают середины фурок, где открываются порами. Экскреторная формула $2[(2+2)+(2+2+[2])]=20$.

Метацеркария (по 10 экз.) (Табл. 11; Рис. 15). Циста метацеркарии грушевидной или округлой формы, толстостенная. Тело выделенной из цисты метацеркарии 0.370-0.560 x 0.260-0.350, заполнено темным пигментом. Имеется короткий пищевод. Кишечные ветви достигают уровня переднего края мочевого пузыря. На уровне фаринкса, по бокам тела расположены две псевдоприсоски. Орган Брандеса лежит сразу за брюшной присоской или частично прикрыт ею. Имеется зачаток заднего сегмента. Зачатки семенников лежат в промежутке между мочевым пузырем и органом Брандеса. Экскреторный пузырь V-образный.

Половозрелый червь (по 4 экз.) (Табл. 12; Рис. 15). Тело состоит из двух сегментов: переднего – чашевидного и заднего – овального. В переднем сегменте располагаются ротовая присоска, прилегающий к ней фаринкс, брюшная присоска и две псевдоприсоски. Орган Брандеса выступает над поверхностью чашевидного сегмента. Его расширенная часть состоит из двух лопастей. Предглотка и пищевод короткие. Ветви кишечника достигают генитального бульбуса. В заднем сегменте находятся половые органы трематоды. Яичник лежит перед семенниками. Семенники лопастные, плотно прилегают друг к другу. Передний семенник бобовидный, с выемкой с вентральной стороны, задний состоит из двух неравных долей. Генитальный бульбус мышечный, открывается на заднем конце тела. Желточники состоят из мелких фолликул. Латеральные желточные поля тянутся от заднего конца тела и образуют кольцо, смыкающееся на границе сегментов. Медианное поле пересекает это кольцо, и отдельные его фолликулы проникают в передний сегмент.

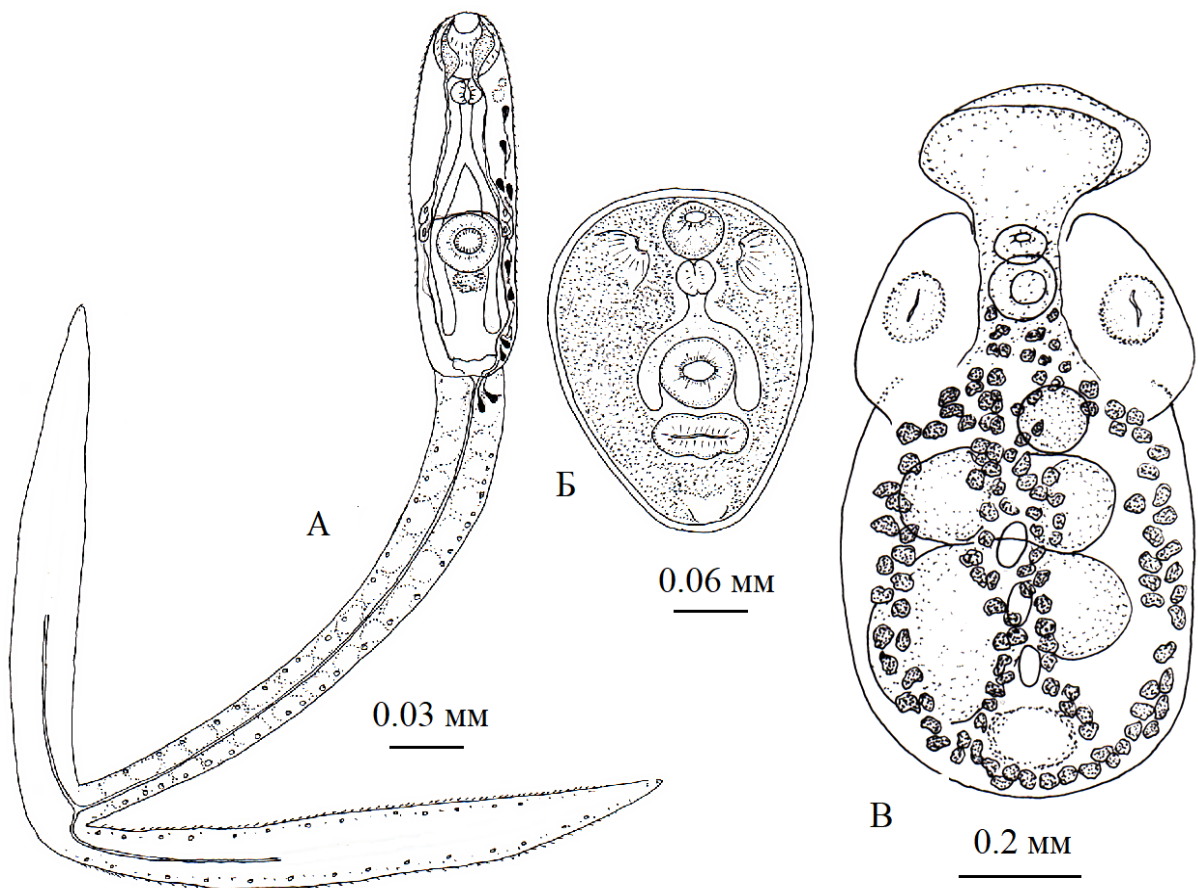


Рисунок 15 – *Cotylurus hebraicus*. А – церкария; Б – метацеркария; В – марида.

Размеры церкарий и метацеркарий *Cotylurus hebraicus* (мм)

Показатели	<i>C. hebraicus</i> (наши данные)	<i>C. hebraicus</i> (Круглик, 1989)
Церкарии		
Тело	0.152-0.162 x 0.039-0.044	-
Ротовой орган	0.033-0.039 x 0.028-0.033	-
Брюшная присоска	0.025-0.028 x 0.022-0.025	-
Фаринкс	0.011-0.014 x 0.014-0.017	-
Хвостовой ствол	0.260-0.270 x 0.033-0.035	-
Фурки	0.240-0.260 x 0.011-0.022	-
Метацеркарии		
Тело	0.370-0.560 x 0.260-0.350	-
Ротовая присоска	0.052-0.061 x 0.055-0.070	0.060-0.071 x 0.066-0.088
Фаринкс	0.028-0.030 x 0.028-0.032	-
Псевдоприсоски	0.063-0.084 x 0.084-0.095	-
Брюшная присоска	0.056-0.060 x 0.056-0.066	0.077-0.093 x 0.071-0.093
Орган Брандеса	0.084 x 0.083-0.010	0.132-0.160 x 0.203-0.324
Зачаток заднего сегмента	0.084 x 0.140	-
Зачаток переднего семенника	0.036 x 0.062	-
Зачаток заднего семенника	0.037 x 0.076	-
Циста	0.300-0.350 x 0.250-0.350	0.396-0.473 x 0.319-0.368

Таблица 12

Размеры половозрелых червей *Cotylurus hebraicus* (мм)

Показатель	<i>C. hebraicus</i> (наши данные)	<i>C. hebraicus</i> (Круглик, 1989)
Длина тела	1.010-1.060	1.127-2.00
Передний сегмент	0.380-0.500 x 0.500-0.600	0.550-0.660 x 0.522-0.715
Задний сегмент	0.580-0.810 x 0.570-0.620	0.990-1.370 x 0.484-0.560
Соотношение сегментов	1:1.6-1.70	1:1.8-2.49
Фаринкс	0.056-0.061 x 0.067-0.078	-
Ротовая присоска	0.078-0.112 x 0.084-0.117	0.093-0.115 x 0.104-0.137
Брюшная присоска	0.112-0.127 x 0.117-0.140	0.132-0.154 x 0.165-0.176
Псевдоприсоски	0.117-0.134 x 0.112-0.123	-
Яичник	0.112-0.140 x 0.123-0.170	0.132-0.148 x 0.148-0.159
Передний семенник	0.140-0.180 x 0.340-0.400	0.165-0.187 x 0.220-0.247
Задний семенник	0.190-0.300 x 0.310-0.470	0.220-0.242 x 0.247-0.269
Генитальный бульбус	0.100-0.117 x 0.123-0.190	0.132-0.143 x 0.088-0.099
Яйца	0.095 x 0.061	0.082-0.099 x 0.044-0.049

Жизненный цикл. Роль первых промежуточных хозяев трематоды *Cotylurus hebraicus* выполняют моллюски *Polypylis semiglobosa*. Эмиссия церкарий происходит в светлое время суток, без выраженного пика эмиссии. Количество выделяемых церкарий в сутки колеблется от единиц до 4 тысяч. В свободной жизни церкарий наблюдаются периоды активного плавания и покоя. Церкарии обладают хорошо выраженным реотаксисом – реагируют внеочередным движением на возникающие около них колебания воды. Остальные таксисы не выражены.

Для выявления круга вторых промежуточных хозяев к моллюску, выделяющему церкарий *C. hebraicus*, были подсажены легочные моллюски видов: *Helicorbis sujfunensis*, *Polypylis semiglobosa*, *Anisus centrifugops*, *Lymnaea ussuriensis*, жаберные моллюски: *Cincinna sibirica* Middendorff, 1851, *Boreoelona contortrix ussuriensis* (Buttner, Ehrmann, 1927), а также личинки стрекоз, головастики и рыбы. После двухсуточной экспозиции животных отсадили от источника инвазии в отдельные аквариумы. Как показали последующие вскрытия, из всех использованных в опыте животных заразились только легочные моллюски. При этом экстенсивность и интенсивность инвазии различных видов значительно отличалась. Так, эти показатели у видов *H. sujfunensis*, *P. semiglobosa* составляли соответственно 100% и 12-17 метацеркарий, у *A. centrifuges* и *L. ussuriensis* 7% и 3-5 метацеркарий.

Церкарии активно проникают во второго промежуточного хозяина, где на первых этапах метацеркарии развиваются без образования цисты. В течение первых 15 суток у развивающихся личинок последовательно происходит вакуолизация паренхимы, формируется вторичная экскреторная система, наблюдается резорбция пищеварительной системы, ротового органа и брюшной присоски. Однако контуры последних сохраняются до момента образования присосок метацеркарии. На 5-7 сутки размеры развивающихся метацеркарий составляли: тело – 0.200-0.300 x 0.120-0.150, ротовой орган – 0.034-0.039 x 0.034-0.048, брюшной присоски – 0.034-0.039 в диаметре. На 8 сутки размеры личинок не отличались от 5-7 суточных, у метацеркарий под брюшной присоской заметно скопление клеток будущего органа Брандеса. К этому моменту полностью исчезают шипы, как на поверхности тела, так и на брюшной присоске. В моллюсках *A. centrifugops* и *L. ussuriensis* темп развития отдельных метацеркарий различен. Так на 15 сутки в них, как и у *P. semiglobosa* и *H. sujfunensis*, были обнаружены метацеркарии, имевшие тело размером 0.560-0.570 x 0.170-0.290, ротовую присоску – 0.034-0.045, брюшную – 0.039 x 0.045, а также личинки, ничем не отличающиеся от церкарий, только что проникших во второго промежуточного хозяина. В течение последующих 10 суток метацеркарии достигают инвазионной стадии. К этому моменту часть метацеркарий инцистируется.

В естественных условиях метацеркарии обнаруживались у моллюсков *H. sujfunensis*, *P. semiglobosa* (для тех и других экстенсивность инвазии составила 100%, а интенсивность – до 30 метацеркарий), *L. ussuriensis* (3% и 1-3 метацеркарии). Для трематод этого вида, как и для других представителей рода *Cotylurus* Szidat, 1928, характерно явление гиперпаразитизма. Церкарии проникают не только в тело моллюсков, но и в находящиеся в них партенит другого вида, где достигают инвазионной стадии. До 30% от обнаруженных в одном моллюске метацеркарий находились в материнских

спороцистах и редиях *Halipegus japonicus* Yamaguti, 1936. При этом у партенит *H. japonicus*, зараженных 1-2 метацеркариями *S. hebraicus*, репродуктивная способность сохранялась (содержали собственные редии и церкарии), а у инвазированных 3-4 личинками *S. hebraicus* последние занимали практически все пространство в теле редий.

Моллюски, содержащие 25 суточных метацеркарий, а также естественно инвазированные гастроподы были скормлены отдельно двум цыплятам. У цыпленка, зараженного метацеркариями, взятыми из нативных условий, на 5 сутки в тонком кишечнике найдено 17 молодых червей, у второго цыпленка на 7 сутки – 4 половозрелые трематоды *S. hebraicus*.

Обсуждение. До настоящего времени в литературе имелись только сведения о составе окончательных и вторых промежуточных хозяев трематоды *Cotylurus hebraicus* (Круглик, 1989; Судариков, 1984). В Приморье И.А. Круглик (1989) в результате экспериментальных исследований установила, что роль второго промежуточного хозяина данной трематоды выполняют пресноводные моллюски *Polypylis semiglobosa*. Автором половозрелые трематоды *S. hebraicus* были получены из стригиидных метацеркарий, обнаруженных у естественно инвазированных моллюсков после их скармливания цыплятам.

Нами в результате экспериментальных исследований также были получены половозрелые черви, которые по большинству морфометрических показателей соответствуют виду *S. hebraicus*. Имеются небольшие различия в соотношении сегментов тела, что может быть обусловлено разной методикой фиксации материала.

4.7.2. Strigeidae gen. sp.

Первый промежуточный хозяин: *Helicorbis suffunensis*.

Место обнаружения: р. Комиссаровка.

Партенита. Длинные нитевидные спороцисты.

Церкария (по 15 экз.) (Рис. 16). Тело овальное 0.112-0.130 x 0.035-0.043, заполнено многочисленными зернистыми образованиями, его передний конец снабжен шипами. Ротовой орган 0.015-0.028 x 0.015-0.023, предглотка, фаринкс и пищевод имеются. Бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Кишечные ветви заканчиваются на участке между брюшной присоской и мочевым пузырем. Брюшная присоска 0.020-0.028 x 0.018-0.028 расположена в середине тела. Железы проникновения состоят из 4 пар клеток, по 4 с каждой стороны тела и располагаются от уровня фаринкса до уровня середины брюшной присоски. Протоки желез открываются на переднем конце тела. Хвостовой ствол 0.123-0.145 x 0.023-0.028, фурункул 0.100-0.153 x 0.010-0.015. Их поверхность гладкая. Экскреторная система включает экскреторный пузырь и ряд каналов: каудальный и 2

латеральных собирательных, соединенных поперечной комиссурой на уровне передней границы брюшной присоски. Каудальный канал пронизывает хвостовой ствол и доходит до конца фурок, где заканчивается порами. Имеются 6 пар каудальных тел. Экскреторная формула $2[(1+1)+(1+1+[1])]=10$.

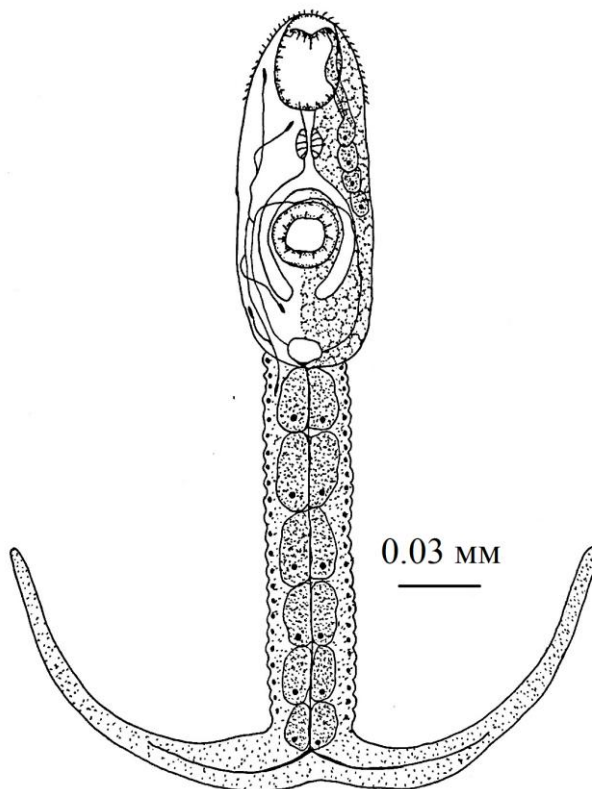


Рисунок 16 –Strigeidae gen. sp.

Биология церкарий. Эмиссия церкарий происходит в светлое время суток, без выраженного пика эмиссии. Количество выделяемых церкарий в сутки колеблется от единиц до нескольких тысяч. В свободной жизни церкарий наблюдаются периоды активного плавания и покоя. В периоды покоя церкарии зависают у поверхности воды, вверх хвостом. Церкарии обладают выраженными отрицательным фототаксисом и положительным реотаксисом.

Обсуждение. Окончательно систематическое положение трематоды может быть установлено только после получения данных о жизненном цикле этих червей, молекулярных и морфологических данных половозрелых особей. Исходя из морфологии церкарий, а именно структуры экскреторной системы и количеству желез проникновения, трематоды могут принадлежать какому-либо из представителей родов *Apatemon* Szidat, 1928, *Parastrigia* Maindron, 1906 или *Strigea* Abildgaard, 1790 (Судариков, 1984; Галатионов, Добровольский, 1987).

4.8. Семейство Diplodiscidae Cohn, 1904

4.8.1. *Diplodiscus mehrai* Pande, 1937

Первый промежуточный хозяин: *Anisus centrifugops*.

Место обнаружения: г. Владивосток, водоем в р-не Академгородка, бассейн р. Уссури.

Окончательный хозяин: головастики и взрослые *Rana dybowskii*.

Локализация: задний отдел кишечника.

Партенита (по 10 экз.). Редии имеют мешковидное тело, размером 0.100-0.130 x 0.280-0.300. Ротовая присоска 0.090-0.120 x 0.110-0.120. Кишечник короткий. Тело заполнено зародышевыми шарами и церкариями на различных стадиях развития.

Церкария (по 15 экз.) (Табл. 15; Рис. 17). Тело листовидное, серое, слабо прозрачное за счет пигмента. По обе стороны тела на уровне пищевода расположены пигментные глазки. На переднем конце тела находятся длинные чувствительные волоски. Цистогенные железы простираются от заднего конца тела до придатков фаринкса. Фаринкс терминальный, с двумя придатками. Пищевод короткий, с бульбусом. Бифуркация кишечника на уровне границы передней и средней третьей тела. Ветви кишечника доходят до уровня середины брюшной присоски. Брюшная присоска находится на заднем конце тела и расположена терминально. В полости брюшной присоски располагается дополнительная присоска. Зачаток семенника поперечно-овальный, находится сразу перед брюшной присоской. Зачаток яичника расположен справа от медианной линии тела на уровне семенника. Экскреторный пузырь Т-образный. Два главных собирательных канала экскреторной системы располагаются слева и справа от медианной линии тела и достигают пигментных пятен, где поворачивают и тянутся в направлении заднего конца тела. На середине тела каждый из них разделяется на 2 канала второго порядка. Один из этих каналов достигает фаринкса, а второй брюшной присоски. В районе брюшной присоски канал разделяется на три ветви, каждая из которых, в свою очередь, включает три канальца, заканчивающихся небольшими расширениями. В главных собирательных каналах находится по 20-21 гранулы. Хвост в два раза длиннее тела.

Адоlescария (по 10 экз.) (Табл. 15; Рис. 17). Циста имеет форму шара с поверхностью, вдавленной с одной стороны. Размеры тела и органов, а также морфология адоlescарии соответствуют таковым у церкарии.

Половозрелый червь. (10 экз.) (Табл. 16; Рис. 17). Тело трематод конической формы, с узким передним и широким задним концами. Шипы на теле отсутствуют. Фаринкс терминальный, с двумя придатками. У особей из головастиков по обе стороны от

придатков имеются диффузные пигментные пятна. Пищевод короткий. Пищеводный бульбус имеется. Бифуркация кишечника на уровне границы передней и средней трети тела. Ветви кишечника достигают переднего края брюшной присоски. Брюшная присоска расположена на заднем конце тела терминально и прикрывает большую часть яичника и нижний край семенника. Дополнительная присоска имеется, расположена в полости брюшной присоски. Семенник один, сферический с ровными или слаболопастными краями, лежит между ветвями кишечника на медианной линии тела перед брюшной присоской. Сумка цирруса лежит в зоне бифуркации кишечника, содержит небольшой семенной пузырек. Имеется наружный семенной пузырек, размер которого зависит от наполненности половыми продуктами. Половое отверстие на уровне пищеводного бульбуса. Яичник находится справа от медианной линии тела на уровне заднего края семенника. Слева от яичника располагается тельце Мелиса размером 0.160 x 0.150 и семяприемник. Матка находится в зоне между ветвями кишечника, половым отверстием и яичником. Желточники состоят из 17-21 фолликулов. Каждое из двух желточных полей состоит из двух групп фолликул. Одна группа находится в промежутке от уровня середины пищевода до уровня середины семенника, другая – от заднего края семенника до уровня середины брюшной присоски. Большая часть фолликул второй группы левого и правого желточных полей расположена поперек тела. Эти фолликулы достигают медианной линии тела. Экскреторный пузырь Т-образный. Яйца немногочисленные с крышечкой.

Молекулярные данные. Для получения молекулярных данных были использованы две половозрелые мариты *Diplodiscus mehrai*, от естественно инфицированной *Rana dybowskii*. Длина нуклеотидной последовательности гена 18S рРНК составила 1991 п.н., частичной нуклеотидной последовательности гена 28S рРНК – 1391 п.н. Полученные для каждого маркера нуклеотидные последовательности идентичны.

4.8.2. *Diplodiscus japonicus Yamaguti, 1936*

Первый промежуточный хозяин: *Anisus centrifugops*.

Место обнаружения: г. Владивосток, водоем в р-не Академгородка, оз. Солдатское (г. Уссурийск), проток р. Нежинка.

Окончательный хозяин: головастики и взрослые особи *Rana dybowskii*.

Локализация: задний отдел кишечника.

Партенита (по 10 экз.). Редии имеют тело мешковидной формы, размером 0.100-0.130 x 0.280-0.300. Ротовая присоска 0.090-0.120 x 0.110-0.120. Кишечник короткий. Тело заполнено зародышевыми шарами и церкариями на различных стадиях развития.

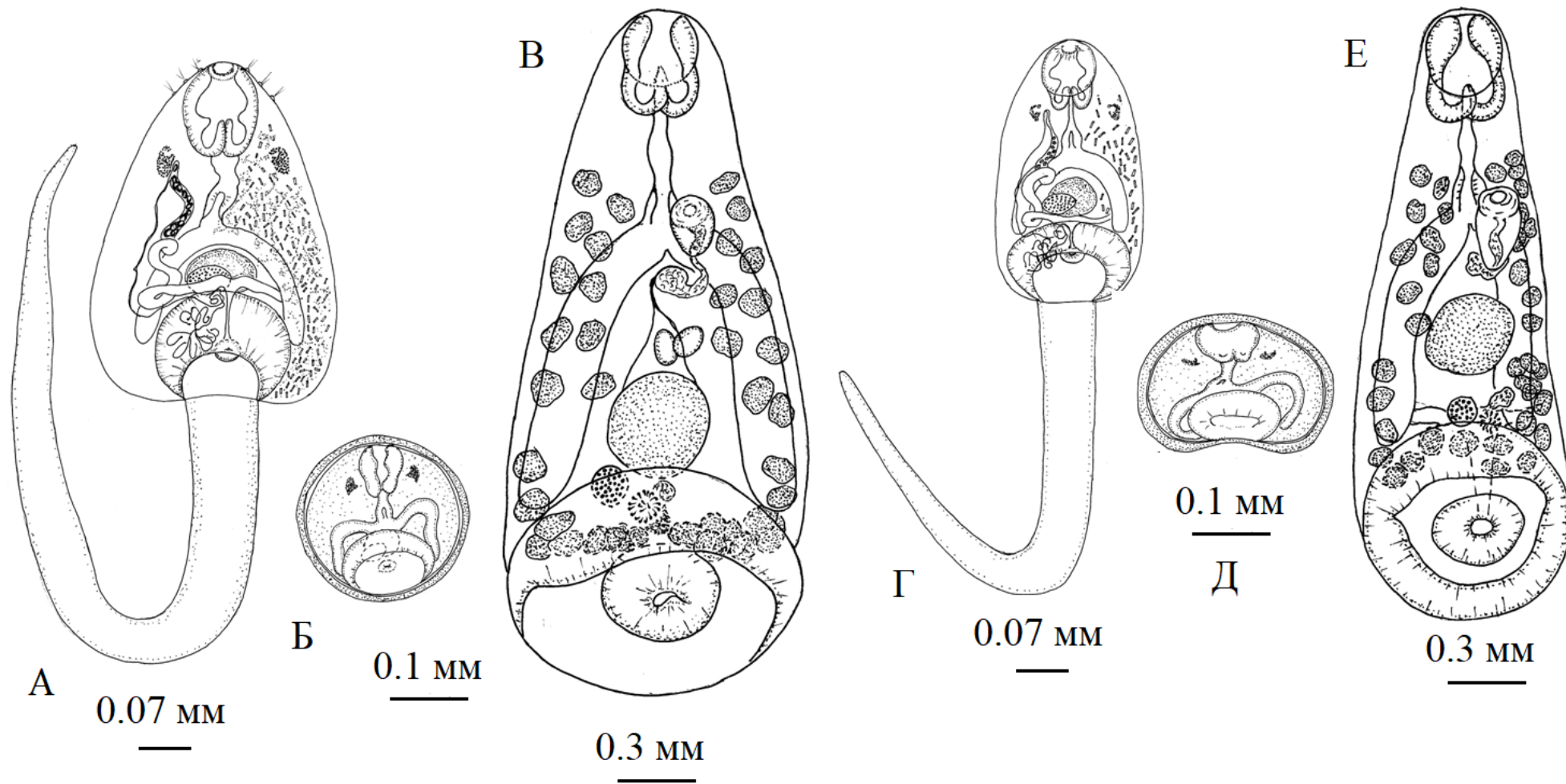


Рисунок 17 – Трематоды рода *Diplodiscus*. *D. mehai*: А – церкария; Б – адолескария; В – марита. *D. japonicus*: Г – церкария; Д – адолескария; Е – марита.

Размеры церкарий и адолескарий рода *Diplodiscus* Diesing, 1836 (мм)

Показатели	<i>D. mehrai</i> (Besprozvannykh et al., 2018)	<i>D. japonicus</i> (Besprozvannykh et al., 2018)	<i>Diplodiscus</i> sp.	<i>D. japonicus</i> (Yamaguti, 1941)	<i>Diplodiscus</i> <i>subclavatus</i> (Grabda- Kazubaska, 1980; из Sey, 1991)	<i>Diplodiscus</i> <i>amphichrus</i> (Tubangi et al., 1939; из Sey, 1991)	<i>D. amphichrus</i> (Odening, 1960; из Sey, 1991)
Церкария							
Тело	0.510-0.670 x 0.300-0.370	0.300-0.360 x 0.190-0.260	0.590-0.620 x 0.450-0.500	0.360-0.750 x 0.160-0.350	0.440-0.590 x 0.200-0.280	0.210-0.240 x 0.200-0.220	0.410-0.590 x 0.270-0.290
Фаринкс	0.120-0.140 x 0.089-0.095	0.084-0.127 x 0.061-0.072	0.084-0.123 x 0.078-0.085	0.080-0.120 x 0.054-0.084	0.120-0.130 x 0.080-0.090	-	0.120 x 0.090- 0.150
Бульбус	0.038-0.045 x 0.028-0.034	0.033-0.035 x 0.014-0.019	-	0.027-0.045 x 0.020-0.033	есть	-	-
Брюшная присоска	0.120-0.150 x 0.220-0.300	0.112-0.140 x 0.150-0.178	0.150-0.170 x 0.230-0.290	0.096-0.165 x 0.130-0.204	-	-	0.150-0.180 x 0.150-0.180
Зачаток яичника	0.035-0.036 x 0.056-0.058	0.028-0.034 x 0.045-0.056	-	-	-	-	-
Зачаток семенника	0.059-0.062 x 0.089-0.091	0.055-0.058 x 0.061-0.063	0.045-0.500 x 0.0690.078	0.030 x 0.060	-	-	-
Хвост	1.120-1.160 x 0.110-0.130	0.720-0.830 x 0.078-0.089	1.290-1.340 x 0.143-0.168	0.600-0.900 x 0.075-0.130	0.970-1.100 (длина)	0.760-1.00 (длина)	0.560-0.690 (длина)
Адолескария							
Циста	0.280-0.290 x 0.280-0.290	0.230-0.240 x 0.250-0.260	-	0.270 x 0.250	-	0.240-0.250 x 0.200-0.230	-

Таблица 14

Размеры половозрелых червей рода *Diplodiscus* (мм)

Показатели	<i>D. japonicus</i> (Besprozvannykh et al., 2018)	<i>D. japonicus</i> (Yamaguti, 1936)	<i>D. japonicus</i> (Bravo, 1941; из Скрябин, 1949)	<i>D. mehrai</i> (Besprozvannykh et al., 2018)	<i>D. mehrai</i> (Pande, 1937; из Скрябин, 1949)	<i>D. mehrai</i> (Sey, 1991)	<i>D. amphichrus</i> (Tubangi, 1933; из Скрябин, 1949)	<i>D. amphichrus</i> (Sey, 1991)
Тело	1.250-2.000 x 0.570-0.990	1.500-2.500 x 0.400-1.000	1.800-2.750 x 0.740-0.975	2.370-2.770 x 0.910-1.230	2.100-3.200 x 1.000-1.300	2.100-3.200 x 1.000-1.300	1.600-3.450 x 0.600- 0.860	1.600-3.400 x 0.200-0.800
Фаринкс	0.200-0.310 x 0.180-0.310	0.150-0.230 (ширина)	0.156-0.292 x 0.195-0.214	0.250-0.280 x 0.220-0.310	0.360 x 0.200- 0.320	0.360 (длина)	0.110-0.292 x 0.100- 0.330	0.290-0.320 (длина)
Придатки фаринкса	0.180-0.200 x 0.13-0.22	-	0.117 x 0.078- 0.097	0.170-0.240 x 0.190-0.220	0.200 x 0.180	0.280 (длина)	0.136 x 0.136	0.130 (длина)
Пищевод	0.180-0.390	0.330	0.273-0.330	0.280-0.500	0.380-0.500	0.380-0.500	0.270-0.440	0.350
Бульбус	0.120-0.154 x 0.108-0.123	0.120-0.150 x 0.100-0.130	0.102-0.175 x 0.085-0.117	0.123-0.169 x 0.108-0.139	0.110-0.140 x 0.070-0.100	да	0.156 (длина)	-
Брюшная присоска	0.450-0.650 x 0.540-0.890	0.470-0.800 x 0.470-0.800	0.200 x 0.700- 0.975	0.620-0.950 x 0.820-1.190	0.560-0.740 x 0.900-1.110	0.560-0.740 x 0.900-1.140	0.500-1.080 x 0.500- 1.080	0.540-1.160 x 0.540-1.160
Дополнительная присоска	0.170-0.310 x 0.200-0.350	-	-	0.340-0.400 x 0.380-0.470	-	-	-	-
Яичник	0.110-0.130 x 0.120-0.170	0.130-0.250 x 0.160-0.200	0.102-0.175 x 0.062-0.128	0.150-0.170 x 0.150-0.170	0.160-0.180 x 0.160-0.180	0.160-0.180 x 0.160-0.180	0.120-0.240 x 0.120- 0.240	-
Семенник	0.320-0.370 x 0.300-0.500	0.180-0.370 x 0.200-0.330	0.198-0.292 x 0.253-0.312	0.360-0.450 x 0.380-0.420	0.230-0.400 x 0.340-0.450	0.230-0.400 x 0.340-0.450	0.140-0.149 x 0.140- 0.149	0.140 x 0.140
Сумка цирруса	0.127-0.189 x 0.060-0.135	0.160 x 0.100	-	0.210-0.230 x 0.140-0.200	0.160 x 0.180	0.180 x 0.160	0.120-0.220 x 0.100- 0.140	0.130-0.150 x 0.090-0.120
Желточники, количество фолликулов	17-21	30-40	21	17-21	35-40	17-20	45	-
Яйца	0.095-0.104 x 0.061-0.073	0.102-0.126 x 0.066-0.078	0.105-0.120 x 0.058-0.097	0.112-0.126 x 0.067-0.078	0.090-0.140 (длина)	0.146 x 0.093	0.104-0.112 x 0.062- 0.070	0.113-0.119 x 0.068-0.079
Половое отверстие	На уровне бифуркации кишечника или после	На уровне бифуркации кишечника	После бифуркации кишечника	На уровне бифуркации кишечника или после	На уровне бифуркации кишечника	На уровне бифуркации кишечника	После бифуркации кишечника	После бифуркации кишечника

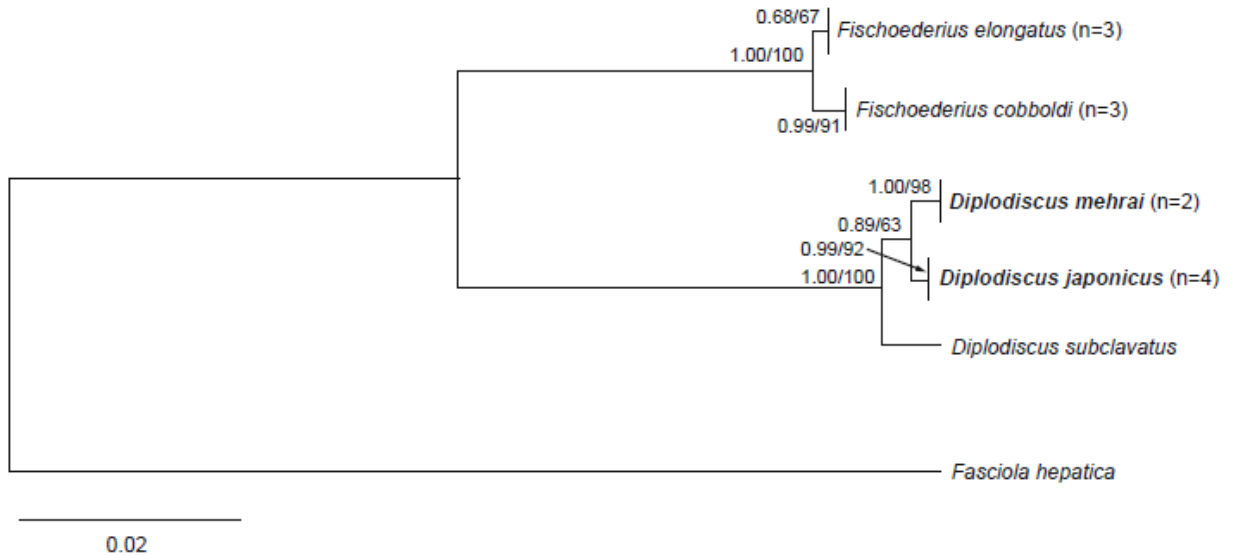


Рисунок 18 – Филогенетическая реконструкция взаимоотношений *Diplodiscus mehrai* и *Diplodiscus japonicas*, выполненная при помощи алгоритма метода Байеса по данным консенсусных последовательностей генов 18S и 28S рРНК (1991 и 1391 п.н. соответственно). Цифры в узлах ветвей обозначают значения филогенетической поддержки (метод Байеса/алгоритма максимального правдоподобия). Полученные в данном исследовании нуклеотидные последовательности отмечены жирным шрифтом.

Церкария (по 10 экз.) (Табл. 13; Рис. 17). Тело листовидное, прозрачное. По обе стороны тела на уровне пищевода расположены пигментные глазки. Цистогенные железы простираются от заднего конца тела до придатков фаринкса. Фаринкс расположен терминально, снабжен двумя придатками. Пищевод короткий с бульбусом. Бифуркация кишечника на уровне границы передней и средней третей тела. Ветви кишечника доходят до уровня переднего края брюшной присоски. Брюшная присоска находится на заднем конце тела и расположена терминально. В полости брюшной присоски находится дополнительная присоска. Зачаток семенника поперечно-овальный, лежит сразу перед брюшной присоской. Зачаток яичника расположен справа от медианной линии тела на уровне семенника. Экскреторный пузырь Т-образный. Два главных собирательных канала экскреторной системы располагаются слева и справа от медианной линии тела и достигают пигментных пятен, где поворачивают и тянутся в направлении заднего конца тела. На середине тела каждый из них разделяется на 2 канала второго порядка. Один из этих каналов достигает фаринкса, а второй брюшной присоски. В районе брюшной присоски канал разделяется на три ветви, каждая из которых, в свою очередь, включает

три канальца, заканчивающихся небольшими расширениями. В главных собирательных каналах находится по 21-23 гранулы. Хвост более чем в два раза длиннее тела.

Адолескария (по 10 экз.) (Табл. 13; Рис. 17). Циста имеет форму шара с поверхностью, вдавленной с одной стороны. Размеры тела и органов, а также морфология адолескарии соответствуют таковым у церкарии.

Половозрелый червь (10 экз.) (Табл. 14; Рис. 17). Тело трематод, конической или трапециевидной формы, с узким передним и широким задним концами. Шипы на теле отсутствуют. Фаринкс терминальный, с двумя придатками. У особей из головастиков по обе стороны от придатков имеются диффузные пигментные пятна. Пищевод короткий. Пищеводный бульбус имеется. Бифуркация кишечника на уровне границы передней и средней трети тела. Ветви кишечника достигают переднего края брюшной присоски. Брюшная присоска расположена на заднем конце тела терминально и может частично прикрывать яичник. Дополнительная присоска расположена в полости брюшной присоски. Семенник один, сферический с ровными или слаболопастными краями, лежит на медианной линии тела перед брюшной присоской. Сумка цирруса расположена в зоне бифуркации кишечника, содержит небольшой семенной пузырек. Имеется наружный семенной пузырек, размер которого зависит от наполненности половыми продуктами. Половое отверстие на уровне пищевода бульбуса. Яичник находится между брюшной присоской и семенником, на медианной линии. Между яичником и семенником имеется промежуток. Слева от яичника располагается тельце Мелиса размером 0.110 x 0.120 и семяприемник. Матка находится в зоне между ветвями кишечника, половым отверстием и яичником. Желточники состоят из 17-21 фолликул. Каждое из двух желточных полей состоит из двух групп фолликул. Одна размещается от уровня середины пищевода до середины семенника, другая – от заднего края семенника до уровня передней трети брюшной присоски. Часть фолликул второй группы левого и правого желточных полей расположена поперек тела. Эти фолликулы достигают медианной линии тела. Экскреторный пузырь Т-образный. Яйца немногочисленные с крышечкой.

Молекулярные данные. Для получения молекулярных данных были использованы четыре половозрелые мариты *Diplodiscus japonicus* от естественно инфицированной *Rana dybowskii*. Длина нуклеотидной последовательности гена 18S рРНК составила 1991 п.н., частичной нуклеотидной последовательности гена 28S рРНК – 1391 п.н. Полученные для каждого маркера нуклеотидные последовательности идентичны.

Жизненные циклы *Diplodiscus mehrai* и *D. japonicus*. Для обоих обнаруженных видов рода *Diplodiscus* Diesing, 1836, как и для других его представителей, характерен двуххозяинный жизненный цикл. Выход церкарий из моллюсков происходит в светлое

время суток в период с 11 до 14 часов. При этом количество выделяющихся церкарий невелико и колеблется в пределах от 1 до 50 особей. Хорошо выражена сезонность в эмиссии церкарий. Наиболее интенсивная продукция церкарий наблюдается в весенний период, когда из моллюсков выделяется до 50 церкарий в сутки. К августу-сентябрю эмиссия снижается до 1-10 церкарий в сутки. Церкарии активно плавают в толще воды и обладают выраженным положительным фототаксисом. Такое приспособление в поведении церкарий обеспечивает им возможность концентрации в наиболее освещенных участках водоема, где скапливается большое количество головастиков. Сочетание этих факторов увеличивает вероятность проникновения диплодискусов в окончательного хозяина. Продолжительность свободной жизни церкарий при температуре 18-22°C составляет 8-12 часов. В конце этого времени часть церкарий инцистируется. Другие церкарии, до 80% от вышедших из моллюска, не инцистируются и погибают. Образовавшиеся адолескарии не прикрепляются ни ко дну сосуда, ни к субстрату (растительность, песок и т.д.), находящемуся в сосуде. Продолжительность жизни адолескарий в лабораторных условиях не превышает 4 суток. Часто адолескарии заглатываются моллюсками, при этом адолескарии не перевариваются и остаются жизнеспособными. Такие адолескарии обнаруживались внутри фекалий моллюсков. Как показали наблюдения, заражение лягушек на стадии головастика происходит преимущественно при заглатывании ими церкарий. В эксперименте было установлено, что головастики после того, как их подсаживали в чашки с церкариям, в течение 20-30 минут экспозиции съедали всех церкарий (к этому моменту церкарии еще не инцистировались, адолескарии в чашках отсутствовали). В этих головастиках на 1-3 сутки после начала эксперимента в кишечнике были обнаружены молодые черви в количестве от 7 до 20 особей. В других опытах, у головастиков в пищеводе обнаруживались как церкарии, так и адолескарии. Таким образом, эксперименты показали, что заражение головастиков может происходить как при заглатывании ими церкарий, так и адолескарий. Однако, учитывая, что инцистируется только часть церкарий, покинувших первого промежуточного хозяина и продолжительность жизни адолескарий мала (4 суток), основной путь заражения головастиков – через заглатывание церкарий. Образование адолескарий – это приспособление, пролонгирующее, на небольшой промежуток времени – возможность проникновения паразита в хозяина. Первые половозрелые трематоды *D. mehrai* и *D. japonicus* были обнаружены у подопытных головастиков на 30 сутки с момента постановки эксперимента. В случае с *D. mehrai* заразилось 6 головастиков с интенсивностью 1-7 червей, и *D. japonicus* – соответственно, 13 и 1-95 червей.

Учитывая особенности биологии лягушек рода *Rana* Linnaeus, 1758 и трематод рода *Diplodiscus* в условиях Приморского края: головастики многочисленны в водоеме в период май-июль, когда происходит – период активной эмиссии церкарий, и практически исчезают в августе-сентябре, когда эмиссия церкарий снижается до минимума – можно предположить, что заражение лягушек происходит на стадии головастика. Все взрослые *Rana dybowskii* (10 экз.), обследованные на наличие трематод рода *Diplodiscus*, в сентябре содержали в кишечнике только половозрелых особей *D. mehrai* и *D. japonicus*.

4.8.3. Обсуждение трематод *Diplodiscus mehrai* и *D. japonicus*

В результате ревизии амфистом О. Сэй (Sey, 1991) включил в род *Diplodiscus* 11 видов: многие виды или подвиды рода *Diplodiscus*, описанные до 1991 года, были сведены в синонимы какого-либо из этих 11 видов. При этом особи, принадлежащие одному виду, по мнению авторов, их обнаруживших, были сведены в синонимы разных видов. Это относится и к *Diplodiscus mehrai*, описанному Ямагути (Yamaguti, 1936), и подвиду *Diplodiscus amphichrus japonicus*. Из этих двух трематод в состав 11 видов включены только *D. mehrai*, описанные Пандэ (Pande) в 1937 году (Скрябин, 1949). Особи из более поздних находок, обозначенные как *D. mehrai*, были отнесены в синонимы *Diplodiscus magnus* Srivastava, 1934 (Sey, 1991). В 1937 г. Ли (Li) возвел подвид *D. amphichrus japonicus* в ранг вида *D. japonicus* (Скрябин, 1949). Позднее особи, обозначенные как *D. amphichrus japonicus* и *Diplodiscus japonicus*, были сведены в синонимы: одни к виду *Diplodiscus amphichrus* Tubanguí, 1933, другие к – *D. mehrai* (Sey, 1991). Все черви из перечисленных выше были обнаружены в восточноазиатском регионе и Индии. Кроме того, *D. mehrai* был зарегистрирован в Грузии (Петриашвили, 1964).

Проведенные нами исследования позволили установить, что на территории Приморского края России циркулирует два вида из рода *Diplodiscus* (Besprozvannykh et al., 2018). Половозрелые черви одного из них по морфометрическим показателям идентичны виду *D. mehrai*, описанному Пандэ (Pande) (Табл. 14) (Скрябин, 1949). На основании чего эта трематода отнесена нами к виду *D. mehrai*.

Вторая из обнаруженных в Приморье трематод рода *Diplodiscus* на стадиях половозрелого червя и церкарии имеет наибольшее сходство по морфологии и метрическим показателям с *D. japonicas*, представленных в публикациях Ямагути (Yamaguti, 1936, 1941) в 1936 и 1941 гг. (Табл. 14). Единственное значительное различие имеется в максимальных размерах тела у церкарий в нашем материале и в публикации Ямагути (Yamaguti, 1941) (Табл. 13). По данным Ямагути, максимальные показатели размера тела церкарий превышают минимальные в 2 раза. Такие различия в размерах церкарий не характерны для трематод, имеющих единую видовую принадлежность. Без

учета данного показателя по остальным параметрам (морфометрия стадий развития, участие в циркуляции первых промежуточных хозяев – моллюсков рода *Anisus*) вторая из обнаруженных в Приморье трематод рода *Diplodiscus*, по нашему мнению, соответствует виду *D. japonicus*.

Трематода *D. japonicus* по морфометрическим показателям, как на стадии мариты, так и церкарии отличается от особей *D. mehrai* и *D. amphichrus*. В сравнении с маритами *D. mehrai* они имеют меньшие максимальные размеры тела, длины пищевода, размеры брюшной присоски и сумки цирруса и максимальные показатели длины яиц. От особей *D. amphichrus* они отличаются меньшими максимальными размерами тела и брюшной присоски, большими размерами семенника, а также длиной придатков фаринкса и расположением полового отверстия (Табл. 14). Церкарии *D. japonicus* также имеют значительные метрические различия с церкариями как *D. mehrai*, так и *D. amphichrus* (Табл. 13).

Таким образом, *D. japonicus* по большинству морфометрических показателей отдельных стадий развития отличается как от *D. amphichrus*, так и *D. mehrai*, что позволяет рассматривать *D. japonicus* как самостоятельный вид в составе рода *Diplodiscus*. Валидность этого вида также подтверждается результатами анализа генетических дистанций. Генетическая дивергенция между *D. mehrai* и *D. japonicus* на основе комбинированных последовательностей генов 18S и 28S рРНК составила 0.35%, что соответствует дистанции между *Fischoederius cobboldi* Poirier, 1883 и *Fischoederius elongatus* (Poirier, 1883) Stiles, Goldberger, 1910. Различия с другим представителем рода *Diplodiscus* (*Diplodiscus subclavatus* Pallas, 1760) составляли 0.87% и 0.8% для *D. mehrai* и *D. japonicus* соответственно (Рис. 18).

Наряду с полученными результатами исследований, необходимо добавить, что для окончательного решения вопроса о принадлежности двух дальневосточных трематод из рода *Diplodiscus* видам *D. mehrai* и *D. japonicus* необходимы генетические данные для особей из типовых мест их обнаружения Индии и Японии соответственно. Это объясняется тем, что популяции земноводных Дальнего Востока России, Японии и Индии изолированы в силу особенностей образа жизни животных, что могло привести к видовой дивергенции на молекулярном уровне морфологически сходных червей этих территорий.

4.8.4. *Diplodiscus* sp.

Первый промежуточный хозяин: *Helicorbis suffunensis*.

Место обнаружения: оз. Солдатское (г. Уссурийск), бассейн р. Анюй.

Партенита (по 10 экз.). Редии имеют тело мешковидной формы. Кишечник короткий. Тело заполнено зародышевыми шарами и церкариями на различных стадиях развития.

Церкария (по 15 экз.) (Табл. 13; Рис. 19). Тело листовидное, голубовато-зеленоватого цвета. По обе стороны тела на уровне пищевода расположены пигментные глазки. Чувствительных волосков на переднем конце тела нет. Цистогенные железы простираются от заднего конца тела до придатков фаринкса. Фаринкс терминальный с двумя придатками. Пищевод короткий, с бульбусом. Бифуркация кишечника на уровне границы передней и средней трети тела. Ветви кишечника доходят до уровня середины брюшной присоски. Брюшная присоска находится на заднем конце тела и расположена терминально. В полости брюшной присоски находится дополнительная присоска. Зачаток семенника поперечно-овальный, находится сразу перед брюшной присоской. Зачаток яичника расположен справа от медианной линии тела на уровне семенника. Экскреторный пузырь Т-образный. Два главных собирательных канала экскреторной системы располагаются слева и справа от медианной линии тела и достигают пигментных пятен, где поворачивают и тянутся в направлении заднего конца тела. На середине тела каждый из них разделяется на 2 канала второго порядка. Один из этих каналов достигает фаринкса, а второй брюшной присоски. В районе брюшной присоски канал разделяется на три ветви, каждая из которых, в свою очередь, включает три канальца, заканчивающихся небольшими расширениями. Хвост в два раза длиннее тела.

Биология церкарий. Выход церкарий из моллюсков происходит в светлое время суток, в период с 11 до 14 часов. При этом количество выделяющихся церкарий невелико и колеблется в пределах от 1 до 50 особей. Церкарии активно плавают в толще воды и обладают выраженным положительным фототаксисом.

Обсуждение. Черви рода *Diplodiscus* в своем большинстве обнаружены в Восточной и Юго-Восточной Азии, Индии и Африке. В Европе, в том числе и на территории России, зарегистрирован единственный вид *Diplodiscus subclavatus*, который также был найден в Африке (Тунис) и Китае. Имеются сведения об обнаружении на территории Приморского края (России) трематоды *Diplodiscus sphincterostoma* Belouss, 1952, но отсутствует описание этого сосальщика, в связи с чем вид относится к числу видов *nomen nudum*.

В результате наших исследований было установлено, что на территории юга ДВ циркулирует 2 вида *Diplodiscus*: *Diplodiscus mehrai* и *Diplodiscus japonicus* (Besprozvannykh et al., 2018). Наряду с ними были обнаружены церкарии этого рода, имеющие морфометрические различия с видами, указанными выше. Церкарии *Diplodiscus*

sp. отличаются от церкарий *D. mehrai* размерами тела, фаринкса, зачатка семенника и хвоста, а от церкарий *D. japonicus* – размерами тела, брюшной присоски и хвоста (Табл. 13). Церкарии найденной трематоды голубовато-зеленоватого цвета, в отличие от серых, слабо прозрачных церкарий *D. mehrai* и прозрачных, не тонированных церкарий *D. japonicus*. Кроме того, развитие *Diplodiscus* sp. происходит с участием первых промежуточных хозяев – моллюсков *Helicorbis sujfunensis*, в отличие от видов *D. mehrai* и *D. japonicus*, у которых роль промежуточных хозяев исполняют моллюски вида *Anisus centrifugops*. Имеются метрические отличия *Diplodiscus* sp. и от церкарий *D. subclavatus* и *D. amphichrus* (Sey, 1991) (Табл. 13).

Таким образом, есть основания считать, что обнаруженные нами церкарии не принадлежат какому-либо из упомянутых выше видов трематод *Diplodiscus* из упомянутых выше и для установления видовой принадлежности необходимо получение половозрелых форм и молекулярных данных.

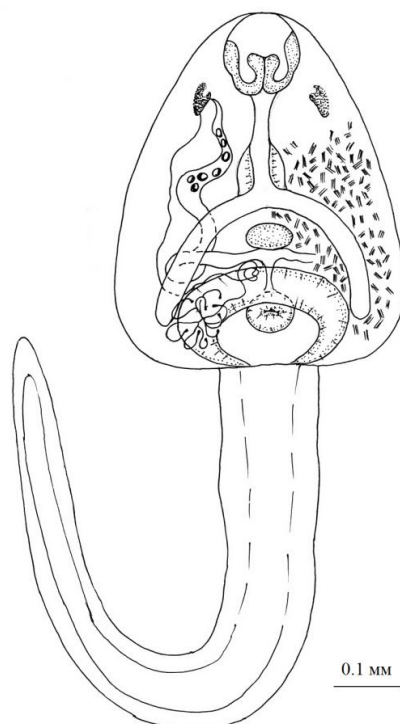


Рисунок 19 – Церкария *Diplodiscus* sp.

4.9. Семейство Notocotylidae Luhe, 1909

4.9.1. *Pseudocatropis dvoryadkini* Izrailskaia et al., 2019

Синоним: *Catropis joyexi* Dvorjadkin, 1989 (Дворядкин, 1989).

Промежуточный хозяин: *Helicorbis sujfunensis*.

Место обнаружения: оз. Солдатское (г. Уссурийск), о. Русский (г. Владивосток).

Окончательный хозяин: *Anas platyrhynchos* dom. (экспериментально).

Локализация: Слепые отростки кишечника.

Партенита (по 5 экз.) (Табл. 16). Тело редии мешковидное, без локомоторных выростов. Кишечник длинный, заканчивается, не доходя до заднего конца тела.

Церкария (по 10 экз.) (Табл. 16; Рис. 21). Церкария входит в группу «Imbricata». Тело удлинено-овальное, прозрачное, без пигментных гранул, заполнено многочисленными цистогенными железами. Пигментные глазки отсутствуют. Ротовая присоска субтерминальная. Фаринкс отсутствует, пищевод хорошо развит. Ветви кишечника заканчиваются, слегка не доходя до начала экскреторного пузыря. Экскреторный пузырь мешковидный. Основные выводные протоки экскреторной системы слабо заполнены гранулами и сливаются на уровне пищевода. Хвост короткий, прозрачный.

Метацеркария (по 5 экз.) (Табл. 16; Рис. 21). Циста округлая. Толщина стенки цисты 0.008-0.019. Протоки экскреторной системы заполнены многочисленными гранулами.

Половозрелый червь (5 экз.) (Табл. 15; Рис. 21). Форма тела удлиненная, с округлым более широким задним и более узким передним концами. Брюшная поверхность передней половины тела покрыта шипами. На брюшной стороне тела расположены два латеральных продольных ряда из отдельных железистых образований и медианный гребень с железами. Латеральные ряды желез расположены на участке от заднего края сумки цирруса до середины семенников. Медианный гребень начинается на уровне середины сумки цирруса и заканчивается на уровне заднего края яичника. Первая пара латеральных папилл расположена позади передней границы медианного гребня. Последняя пара латеральных папилл находится на уровне передней или задней половины семенников. Ротовая присоска субтерминальная, фаринкса нет. Пищевод короткий, бифуркация кишечника перед половым отверстием. Ветви кишечника простираются по бокам от матки и слепо заканчиваются на уровне заднего края семенников. В области передних краев семенников они образуют изгиб к середине тела и проходят между яичником и семенниками. Брюшная присоска отсутствует. В задней части тела, латерально от кишечных ветвей расположены два вытянутых семенника с лопастными краями. От семенников отходят семяпроводы, которые сливаются в один проток сразу перед сумкой цирруса. Сумка цирруса хорошо развита, расположена в передней половине тела. Внутренний семенной пузырек имеет вид вытянутой капли. Циррус вооружен. Наружный семенной пузырек извитой. Половое отверстие расположено позади бифуркации кишечника или на ее уровне. Яичник лопастной, находится в задней части тела, между семенниками, отделен от них кишечными стволами. Матка образует

поперечные петли от яичника до сумки цирруса и снабжена метратермом. Метратерм равен половине длины сумки цирруса. Желточные поля, состоящие из мелких фолликулов, располагаются латерально от кишечных стволов, начинаются от уровня передней половины семенников и заканчиваются на середине тела. Экскреторный пузырь Y-образный. Яйца светлые с крышечкой. От яйца отходят два длинных филамента.

Молекулярные данные. Для получения молекулярных данных использованы три экспериментально выращенные в одном *Anas platyrhynchos* dom. половозрелые особи *Pseudocatatropis dvoryadkini*. Длина частичных нуклеотидных последовательностей гена 28S рРНК – 1277 п.н., участка ITS2 рДНК – 282 п.н. Полученные для каждого маркера нуклеотидные последовательности идентичны.

Жизненный цикл. Роль промежуточных хозяев для *P. dvoryadkini* выполняют моллюски вида *Helicorbis suifunensis*. Церкарии этой трематоды после выхода из редии не покидают моллюска, а образуют метацеркарии внутри него. Количество метацеркарий в одном моллюске может достигать пятисот особей (обнаружено нами у инфицированного моллюска). Для заражения окончательный хозяин должен проглотить моллюска с инцистированными внутри него церкариями *P. dvoryadkini*. Нами в эксперименте в качестве окончательных хозяев были использованы утята. В слепых отростках кишечника утят на 16 день после постановки эксперимента обнаружено 68 половозрелых трематод.

Обсуждение. Трематоды из сем. Notocotylidae, обнаруженные нами на территории юга Дальнего Востока России и обозначенные как *Pseudocatatropis dvoryadkini*, по особенностям жизненного цикла схожи с *Pseudocatatropis joyeuxi* Kanev, Vassilev, 1986. Последние были найдены на территории Европы, где их жизненный цикл осуществляется с участием промежуточных хозяев, моллюсков *Anisus leucostomus* Millet, 1813, *Segmentina nitida* Muller, 1774 и *Gyraulus albus* Muller, 1774 (Planorbidae) (Филимонова, 1985). В жизненном цикле оба вида трематод имеют короткохвостых, без глаз, не пигментированных церкарий, которые не покидают промежуточного хозяина и в нем инцистируются. На юге Дальнего Востока России нотокотилиды с таким типом развития впервые были зарегистрированы В.А. Дворяркиным (1989) и названы *Catatropis joyeuxi*. Однако описание стадий развития, в том числе и половозрелой, автором не приведено, указывается только на наличие у половозрелых особей от 6 до 9 папилл в каждом из латеральных рядов. Обнаруженные нами трематоды, также как и найденные Дворяркиным (1989), циркулируют с участием моллюсков *H. suifunensis*. Исходя из единого места обнаружения, идентичности жизненного цикла и единого промежуточного хозяина трематод считаем, что черви в нашем материале и в материале Дворяркина принадлежат

одному виду. Наряду со сходством жизненных циклов, *P. dvoryadkini* и *P. joyeuxi* имеют сходные морфометрические показатели церкарий и половозрелых особей. В то же время имеются незначительные различия в количестве латеральных папилл у половозрелых червей: 6-9 (Дворядкин, 1989) и 6-7 (наши данные) в каждом ряду *P. dvoryadkini* и 7-10 – *P. joyeuxi* (Kanev, 1994). Кроме того, по метрическим показателям церкарии и цисты метацеркарий *P. joyeuxi* по данным Жоекса (Жоуеих цит. по Скрыбин, 1953) равны, а по Оденинг (Odening цит. по Филимонова, 1985) – больше, чем таковые *P. dvoryadkini*.

При наличии морфологического сходства червей на разных стадиях развития, между европейской и азиатской популяциями этих трематод существует пространственная изоляция, которая обусловлена отсутствием взаимосвязей между животными этих территорий, участвующими в жизненных циклах трематод. Изолированность моллюсков не вызывает сомнений, а утиные (окончательные хозяева червей) этих территорий не имеют общих мест гнездования и зимовок. Исходя из этого, возможны два варианта таксономического статуса рассматриваемых трематод из Европейской и Восточноазиатской популяций: они могут быть или представителями одного, или разных видов. Решение этого вопроса будет оставаться открытым до получения молекулярных данных для *P. joyeuxi*.

В настоящем, учитывая вышесказанное, а также принадлежность промежуточных хозяев европейской и азиатской популяций червей разным родам *Anisus*, *Segmentina* Fleming, 1818, *Gyraululus* Charpentier, 1837 для *P. joyeuxi* и *Helicorbis* для *P. dvoryadkini*, мы считаем целесообразным рассматривать трематоду, обнаруженную на юге Дальнего Востока России, как новый вид *Pseudocatatropis* Kanev, Vassilev, 1986, что было отражено в публикации Израильской с соавторами (Izrailiskaia et al., 2019).

В 2005 г. Бартон и Блэйр (Barton, Blair, 2005) посчитали, что данных по морфологии стадий развития и жизненному циклу *P. joyeuxi* недостаточно для выделения нового рода и свели *Pseudocatatropis* в синонимы *Catatropis*. Однако на филогенетической реконструкции, построенной нами с использованием фрагмента гена 28S рРНК, заметна устойчивая тенденция в разделении видов рода *Catatropis* и *P. dvoryadkini* в разные группы (Рис. 20). Группа 1 на этом дереве объединяет *Notocotylus malhamensis* Boyce et al., 2012, *P. dvoryadkini*, *Quinqueserialis quinqueserialis* Barker, Laughlin, 1911, *Pseudocatatropis multipapillus* n. sp., *Hippocrepiis hippocrepiis* Diesing, 1850, *Paramonostomum anatis* Garkawi, 1965, *Ogmogaster antarctica* Johnston, 1931 и *Notocotylus fosteri* Kinsella, Tkach, 2005 (Рис. 21). Группа 2 состоит из представителей рода *Catatropis* и всех остальных *Notocotylus* (Рис. 20). Генетические дистанции между *Paramonostomum anatis* и *Ogmogaster antarctica* – 2.5%, между представителями рода *Catatropis* и образцами *Notocotylus* из Группы 2 –

2.7%, в то время как генетические дистанции между родами *Catatropis* и *Pseudocatatropis* – 2.9%, что превышает дистанции между перечисленными родами, валидность которых не вызывает сомнений. Таким образом, полученные нами результаты генетических исследований свидетельствуют о правильности выделения указанных червей из рода *Catatropis* в новый род *Pseudocatatropis*.

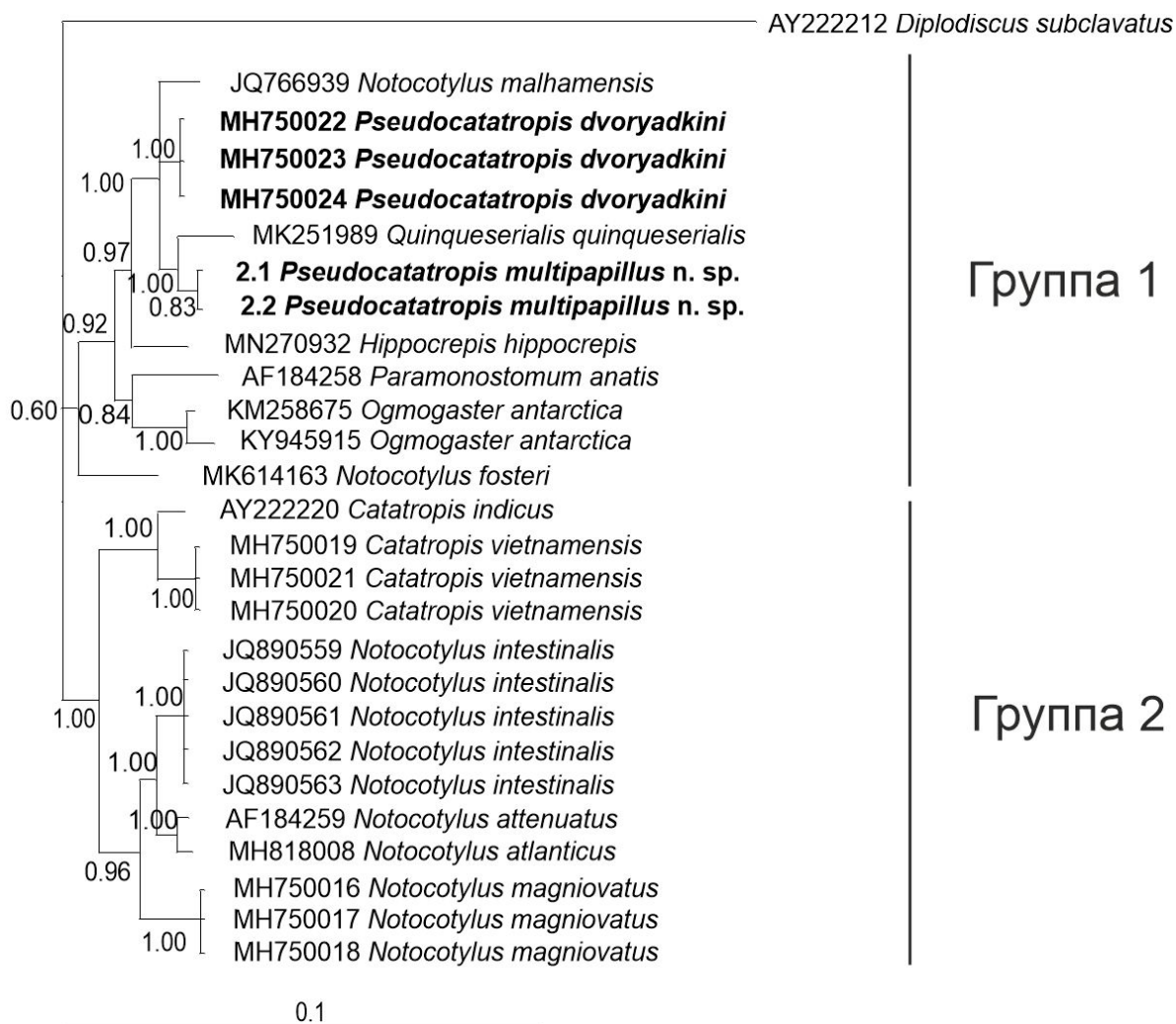


Рисунок 20 – Филогенетические отношения Notocotyliidae. Реконструкция выполнена с использованием частичных нуклеотидных последовательностей гена 28S рРНК (1277 п.н.) (метод Байеса). Полученные в данном исследовании нуклеотидные последовательности отмечены жирным шрифтом.

4.9.2. *Pseudocatatropis multipapillus n. sp.*

Первый промежуточный хозяин: *Helicorbis suffunensis*.

Место обнаружения: о. Русский (г. Владивосток).

Окончательный хозяин: *Anas platyrhynchos* dom. (экспериментально).

Локализация: Слепые отростки кишечника.

Партенита (по 5 экз.) (Табл. 16). Тело редии мешковидное, без локомоторных выростов. Кишечник длинный, заканчивается, не доходя до заднего конца тела.

Церкария (по 10 экз.) (Табл. 16; Рис. 21). Церкария входит в группу «Yenchingensis». Тело овальное, сильно пигментировано. Цвет пигмента – коричнево-черный. В передней части расположены три пигментных глазка. Медианный пигментный глазок менее развит, чем латеральные. На заднем конце тела расположены две постеролатеральные железы. Тело заполнено многочисленными цистогенными железами. Ротовая присоска округлая, имеется хорошо развитый пищевод. Бифуркация кишечника немного ниже срединного пигментного глазка. Кишечные ветви достигают уровня переднего края экскреторного пузыря. Брюшная присоска отсутствует. Экскреторный пузырь округлый, от него отходят два собирательных экскреторных канала, заполненных гранулами. Экскреторные каналы сливаются на уровне бифуркации кишечника. Хвост прозрачный, длиннее или равен длине тела.

Адолескария (по 5 экз.) (Табл. 16; Рис. 21). Форма куполообразная с расположенной в центре овальной цистой с адолескарией, которая обрамлена «юбкой». С помощью последней адолескария крепится к субстрату.

Половозрелый червь (по 4 экз.) (Табл. 15; Рис. 21). Тело плоское, удлиненное, вентрально вогнутое, с коническим передним и закругленными задним концами, покрыто шипами. На брюшной стороне тела расположены три продольных ряда из отдельных железистых образований. Медианный ряд состоит из 23 папилл, латеральные – из 25 папилл каждый. Латеральные ряды папилл расположены на участке от середины сумки цирруса до середины семенников. Медианный ряд начинается немного позади полового отверстия и заканчивается сразу перед яичником. Ротовая присоска субтерминальная, фаринкса нет. Пищевод короткий, бифуркация кишечника перед половым отверстием. Ветви кишечника простираются латерально от матки и слепо заканчиваются на уровне заднего края семенников. В области передних краев семенников они образуют изгиб к середине тела и проходят между яичником и семенниками. Брюшная присоска отсутствует. В задней части тела, латерально от кишечных ветвей, расположены два продольно вытянутых семенника с лопастными краями. От семенников отходят семяпроводы, которые сливаются в один проток сразу перед сумкой цирруса. Сумка цирруса хорошо развита, расположена в передней половине тела. Внутренний семенной пузырек имеет вид вытянутой капли. Циррус не вооружен. Наружный семенной пузырек извитой. Половое отверстие расположено сзади бифуркации кишечника. Яичник лопастной, находится в задней части тела, между семенниками, отделен от них кишечными стволами. Матка образует поперечные петли (26-27 петель), простирается от

яичника до сумки цирруса и снабжена метратермом. Метратерм равен одной трети длины сумки цирруса. Желточные поля, состоящие из мелких фолликулов, располагаются латерально от кишечных стволов, простираются от уровня переднего края семенников до середины тела. Экскреторный пузырь Y-образный. Яйца светлые с крышечкой и с двумя длинными филаментами на полюсах.

Молекулярные данные. Для получения молекулярных данных использованы две половозрелые особи *Pseudocatropis multipapillus* n. sp., экспериментально выращенные в одном *Anas platyrhynchos* dom. Длина частичной нуклеотидной последовательностей гена 28S рРНК – 1277 п.н., участка ITS2 рДНК – 282 п.н. Полученные для каждого маркера нуклеотидные последовательности идентичны.

Жизненный цикл. Роль первых промежуточных хозяев трематоды выполняют легочный моллюск *Helicorbis suffunensis*. Церкарии выделяются из моллюска в небольшом количестве в светлое время суток. Наибольшая интенсивность выделения церкарий наблюдается в период с 11 до 14 часов. После 30-60 минут активного плавания, у личинок начинает чередоваться активное плавание с редкими кратковременными моментами перемещения по субстрату, во время которого они образуют цисты на поверхности моллюска и на хорошо освещенных участках субстрата. Полученные адолескарии по 25 экз. были скормлены трем утятам. На 16 сутки с момента инфицирования утят в слепых отростках их кишечника были обнаружены 43 половозрелые особи.

Таблица 15

Размеры половозрелых червей семейства Notocotylidae (мм)

Показатели	<i>P. dvoryadkini</i>	<i>Pseudocatropis multipapillus</i> n. sp.	<i>Notocotylus parviovatus</i> (Yamaguti, 1934; из Скрябин, 1953)	<i>Notocotylus ralli</i> (Baylis, 1936; из Скрябин, 1953)
Тело	1.525-1.728 x 0.446-0.539	2.825-3.625 x 0.375-0.550	5.170 x 1.190	3.000-6.500 x 0.800-1.200
Ротовая присоска	0.077-0.081 x 0.081-0.092	0.175 x 0.175	0.150 x 0.180	0.200-0.300 (диаметр)
Сумка цирруса	0.492-0.616 x 0.069-0.084	0.940-1.150 x 0.050-0.100	1.625 x 0.210	1.350-1.860 x 0.100-0.150
Метратерм (длина)	0.265-0.327	0.320-0.650	-	-
Циррус	0.073-0.135 x 0.019-0.031	0.155-0.200 x 0.040-0.100	-	-
Число папилл	6-7	23-25	21-25	23-28
Семенники	0.200-0.250 x 0.116-0.162	0.300-0.800 x 0.175-0.350	0.750-0.780 x 0.270-0.280	-
Яичник	0.116-0.169 x 0.108-0.119	0.175-0.575 x 0.225-0.375	0.370 x 0.310	-
Матка	15-17 петель	26-27 петель	17-26 петель	27-34 петель

Размеры редий, церкарий и метацеркарий/адолескарий семейства Notocotylidae (мм)

Показатели	<i>P. dvoryadkini</i>	<i>Pseudocatatropis joyexi</i> (Joyeux, 1922; из Скрябин, 1953)	<i>P. joyexi</i> (Odening, 1966)	<i>P. multipapillus</i> n. sp.	<i>N. parviovatus</i> (Горшков, 1937; из Скрябин, 1953)	<i>N. ralli</i> (Odening, 1966; из Филимонова, 1985)
	Редия				Редия	
Тело	1.232-1.309 x 0.200-0.308	0.100 (длина)	0.771-1.798 x 0.264-0.367	-	0.450-1,450 x 0.185-0.315	1.505-3.340 x 0.264-0.514
Фаринкс	0.062-0.073 x 0.058	-	0.041-0.069 x 0.052-0.072	-	0.060-0.070 x 0.105-0.090	0.062-0.090 x 0.069-0.076
	Церкария				Церкария	
Тело	0.231-0.258 x 0.104-0.116	0.200-0.350 x 0.100-0.130	0.311-0.499 x 0.162-0.250	0.450-0.730 x 0.300-0.390	0.255-0.345 x 0.120-0.240	0.590-0.600 x 0.310-0.330
Ротовая присоска	0.035-0.042 x 0.039-0.046	-	0.037-0.051 x 0.046-0.053	0.060 x 0.060	0.033-0.040 (диаметр)	0.060-0.070 (диаметр)
Хвост	0.045-0.062 (длина)	0.050-0.060 (длина)	0.045-0.072 x 0.031-0.041	0.690-0.810 x 0.040-0.060	0.180-0.450 x 0.045-0.075	0.530-0.550 (длина)
	Метацеркария				Адолескария	
Циста	0.119-0.135 (диаметр)	0.110-0.120 (диаметр)	0.138-0.139 x 0.147	0.200-0.205 x 0.200-0.210	-	0.220-0.260 (диаметр)

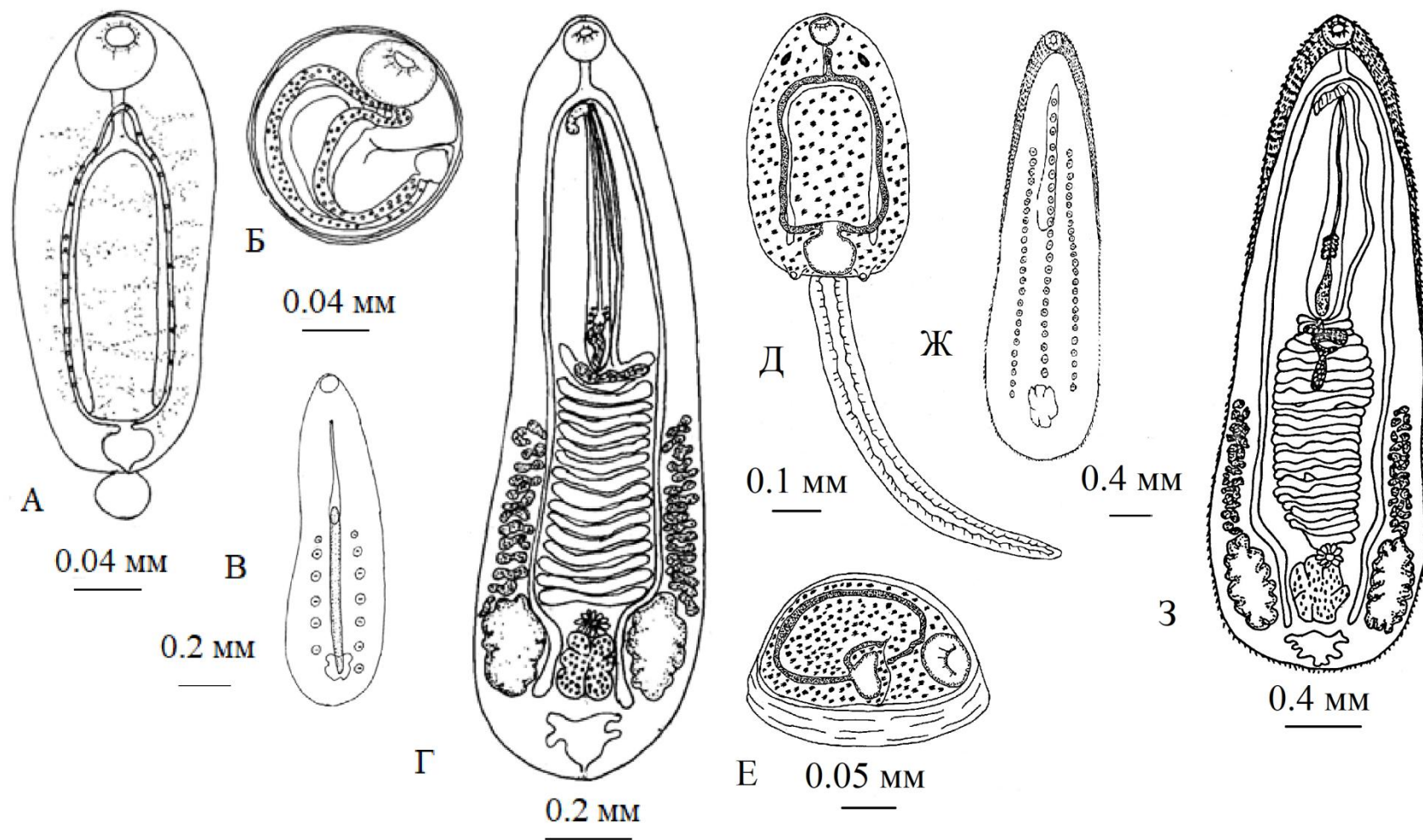


Рисунок 21 – Трематоды рода *Pseudocatantropis*. *P. dvoryadkini*: А – церкария; Б – метацеркария; В – марита (вентральные органы); Г – марита (внутреннее строение). *P. multiparillus* n. sp.: Д – церкария; Е – адолескария; Ж – марита (вентральные органы); З – марита (внутреннее строение).

Обсуждение. На вентральной стороне у экспериментально полученных половозрелых червей было выявлено три ряда папилл, что, если основываться только на морфологических показателях, соответствует диагностическому признаку, характерному для большинства представителей рода *Notocotylus*. По количеству папилл в латеральных и медианном рядах, червь соответствует двум видам из этого рода: *Notocotylus parviovatus* Yamaguti, 1934 и *Notocotylus ralli* Baylis, 1936 (Табл. 15). *Notocotylus parviovatus* – специфический паразит гусей и лебедей, развивающийся через переднежаберных моллюсков из рода *Bithynia* Leach, 1818, впервые описан на территории Японии, позднее его регистрировали в Монголии, КНР, Индии, на Дальнем Востоке и в европейской части Евразии (Скрябин, 1953; Филимонова, 1985). *Notocotylus ralli* – паразит пастушковых птиц, циркулирующий с участием легочных моллюсков семейств Lymnaeidae и Planorbidae, описан на территории Англии, в дальнейшем его находили в Центральной Азии и европейской части Евразии (Скрябин, 1953; Филимонова, 1985).

Участие в жизненном цикле *N. parviovatus* в качестве первого промежуточного хозяина переднежаберного моллюска указывает на то, что трематода в нашем материале не принадлежит этому виду нотокотилид. Что касается другого вида, то в цикле развития обнаруженная нами трематода имеет церкарии относящиеся к группе «Yenchingensis», в то время как у *N. ralli* – к группе «Monostomi».

На филогенетической реконструкции, построенной с использованием фрагмента гена 28S рРНК, представители Notocotylidae разделяются на две группы (Рис. 20). Типовой вид рода *Notocotylus* – *N. attenuatus* (Rudolphi, 1809) Kossack, 1911) кластеризуется с тремя другими видами рода (*Notocotylus intestinalis* Tubanguí, 1932, *N. atlanticus* Stunkard 1966 и *N. magniovatus* Yamaguti, 1934) внутри Группы 2. В составе этой же группы объединяются в отдельный кластер виды рода *Catatropis*, которые разделяются с видами *Notocotylus* на межродовом уровне (диапазону межродовых дистанций 1.7-4.0% внутри семейства). В тоже время обнаруженный нами червь, а также трематоды *Notocotylus fosteri*, *N. malhamensis*, *Pseudocatatropis dvoryadkini*, *Quinqueserialis quinqueserialis*, *Hippocrepis hippocrepis*, *Paramonostomum anatis* и *Ogmogaster antarctica* вошли в состав Группы 1. Что касается *N. fosteri* и *N. malhamensis* то эти виды, исходя из реконструкции, не принадлежат роду *Notocotylus* в связи с тем, что они не кластеризовались с типовым видом рода. Родовая валидность подтверждается для *Hippocrepis*, *Paramonostomum* и *Ogmogaster*.

Исходя из генетических дистанций, изучаемый нами вид наиболее близок к трематодам *N. malhamensis*, *P. dvoryadkini* и *Q. quinqueserialis*. На реконструкции перечисленные черви формируют отдельную кладу (Рис. 20). Генетические дистанции

между этой кладой и другими родами из Группы 1 варьируют от 1.7 до 3.5%, что соответствует диапазону межродовых дистанций 1.7-4.0% внутри семейства. В свою очередь, дистанции между трематодами *N. malhamensis*, *P. dvoryadkini*, *Q. quinqueserialis* и изучаемым видом варьирует от 0.8 до 1.2%, что соответствует дистанциям между видами внутри родов *Notocotylus* (0.3-1.3%) и *Catatropis* (1.0%) из Группы 2 (Рис. 20). Основываясь на имеющихся данных, считаем, что *N. malhamensis*, *P. dvoryadkini*, *Q. quinqueserialis* и изучаемый нами червь, принадлежать одному роду. Что касается образца МК251989, обозначенного как *Q. quinqueserialis*, то молекулярные данные для трематоды были получены на стадии адолескарии. В этом случае видовая диагностика может быть некорректной, в связи с тем, что близкородственные трематоды на стадии адолескарии практически неразличимы. В тоже время, если данные для образца МК251989 действительно принадлежат *Q. quinqueserialis*, то все объединяющиеся с ним черви родов *Pseudocatatropis* и *Notocotylus* по праву приоритета должны быть включены в состав рода *Quinqueserialis* (Skvorzov, 1934). Для решения этого вопроса необходимы дополнительные исследования морфологии и молекулярных характеристик половозрелых червей, числящихся в составе *Quinqueserialis*. До получения таких данных образец МК251989 *Q. quinqueserialis*, должен быть отнесен к роду *Pseudocatatropis*, который в настоящий момент включает *P. dvoryadkini* и *P. joyeuxi*. Также к этому роду на основании молекулярных данных должна быть отнесена обнаруженная нами трематода. По морфологическим и молекулярным критериям обнаруженная на юге ДВ трематода отличается от всех известных видов Notocotylidae, на основании чего считаем, что она представитель нового вида, которому мы присвоили название *Pseudocatatropis multipapillus* n. sp.

Заключение по исследованию Notocotylidae. Результаты комплексного подхода в исследовании Notocotylidae показали, что основные морфологические критерии для разделения родов нотокотилид – структура железистых образований на вентральной поверхности половозрелых червей, не может быть основополагающим показателем при дифференциации родов этого семейства. Исходя из построенной нами филогенетической реконструкции (Izrailskaja et al., 2019) (Рис. 20), основанной на имеющихся данных для Notocotylidae, использование вышеупомянутого признака для дифференциации родов семейства, во всяком случае, родов *Notocotylus* и *Catatropis*, не обосновано. Наряду с червями, объединяющимися по наличию на вентральной поверхности тела трех рядов папилл в род *Notocotylus* и два ряда папилл и гребень в род *Catatropis*, имеется группа червей с межвидовым уровнем молекулярных различий и обоими вариантами структуры

этих образований (*Notocotylus malhamensis*, *P. dvoryadkini* и *P. multipapillus* n. sp.). Полученные нами данные свидетельствуют, что для решения вопросов систематики и филогении семейства необходим большой объем сведений, объединяющих морфологию стадий развития и молекулярные данные многочисленных представителей Notocotylidae.

4.10. Семейство Echinostomatidae Looss, 1899

4.10.1. *Echinostoma miyagawai* Ishii, 1932

Первый промежуточный хозяин: *Anisus centrifugops*.

Вторые промежуточные хозяева: головастики *Rana dybowskii*, моллюски *Lymnaea ussuriensis* и *Anisus centrifugops* (экспериментально).

Локализация: ткани органов.

Место обнаружения: бассейн р. Большая Уссурка.

Окончательный хозяин: *Anas platyrhynchos* dom. (экспериментально).

Локализация: тонкий кишечник.

Партенита (по 5 экз.). Тело редии удлинненное, мешкообразное, имеется заметный воротник. В задней части тела расположены два хорошо выраженных локомоторных придатка. Имеется мускулистый фаринкс. Кишечные ветви длинные, заканчиваются на уровне локомоторных придатков. Родильная пора сразу сзади воротника.

Церкария (по 10 экз.) (Табл. 17; Рис. 22). Тело удлинненное, покрыто мелкими шипами, от фаринкса до заднего конца заполнено цистогенными клетками. Ротовая присоска субтерминальная, округлая или удлинненно-овальная. Имеется короткий префаринкс, который переходит в удлинненно-овальный фаринкс. Пищевод длинный. Бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Ветви кишечника доходят до уровня переднего края экскреторного пузыря. Пищевод и кишечник не имеют внутреннего пространства, состоят из плотно прилегающих друг к другу клеток. Брюшная присоска больше ротовой, округлая или поперечно-овальная. Зачаток половой системы состоит из двух частей, находящихся на уровне переднего и заднего края брюшной присоски. На уровне пищевода расположено 12 железистых клеток, протоки которых открываются на переднем конце тела. Экскреторный пузырь мешковидный, от него отходит два экскреторных канала, заполненных гранулами. Каудальный экскреторный канал разветвляется и открывается двумя порами в передней трети хвоста. Экскреторная формула $2[(3+3+3)+(3 \times 3+3+3)]=48$. Хвост длиннее тела, не имеет плавательной мембраны.

Метацеркария (по 5 экз.) (Табл. 17; Рис. 22). Циста 0.131-0.135 в диаметре. Тело покрыто мелкими шипами. Различим головной воротник с шипами. Ротовая присоска округлая 0.030-0.038 x 0.038-0.042, фаринкс овальный, 0.022-0.025 x 0.0140-0.017.

Брюшная присоска 0.039-0.042 x 0.042-0.054. Экскреторный пузырь V-образный. Каналы экскреторной системы заполнены гранулами.

Половозрелый червь (по 8 экз.) (Табл. 18; Рис. 22). Тело удлиненное, с коротким передним концом, максимальная ширина тела на уровне брюшной присоски. Tegument покрыт шипами от переднего конца тела до уровня заднего семенника. Головной воротник маленький, почковидный, вооружен 37 шипами. На угловых лопастях располагается по пять шипов, остальные 27 шипов находятся по краю воротника, боковые шипы размещаются в один ряд, задние – в два. Ротовая присоска округлая. Имеется короткий префаринкс, переходящий в удлиненно-овальный фаринкс, равный по размеру ротовой присоске. Пищевод длинный. Бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Брюшная присоска лежит в начале второй четверти тела. Семенники овальные, расположены медианно, тандемно, в последней трети тела, на небольшом расстоянии друг от друга. Поверхность семенников неровная, со слабо выраженными долями. Сумка цирруса удлинно-овальная, начинается между бифуркацией кишечника и заканчивается на уровне середины брюшной присоски. Внутренний семенной пузырек удлиненный, мешковидный. Половое отверстие находится на середине расстояния между бифуркацией кишечника и брюшной присоской. Яичник овальный, лежит впереди семенников, на небольшом расстоянии от них. Тельце Мелиса расположено субмедианно рядом с передним семенником. Матка недоразвита, внутри нее отсутствуют яйца. Желточные поля начинаются на небольшом расстоянии позади брюшной присоски и простираются до заднего конца тела, перекрывая кишечник. Экскреторный пузырь Y-образный.

Молекулярные данные. Для получения молекулярных данных использованы две экспериментально выращенные в одном *Anas platyrhynchos* неполовозрелые особи *Echinostoma miyagawai*. Длина частичных нуклеотидных последовательностей гена 28S рРНК – 1231 п.н. (ядерная ДНК), гена *cox1* – 432 п.н. и гена *nad1* – 495 п.н. (митохондриальная ДНК). Полученные для каждого маркера нуклеотидные последовательности идентичны.

Жизненный цикл. Первым промежуточным хозяином трематоды является легочный моллюск *Anisus centrifugops*. Церкарии покидают моллюсков в светлое время суток, без выраженного пика эмиссии. Таксисы не выражены. Для выявления круга вторых промежуточных хозяев к естественно инфицированным моллюскам были посажены головастики, личинки стрекоз, моллюски *Anisus centrifugops* и *Lymnaea ussuriensis*. Последующие вскрытия подопытных животных показали, что роль вторых промежуточных хозяев этого вида трематод исполняют головастики *Rana dybowskii* и моллюски родов *Lymnaea* и *Anisus*. Головастики заражаются церкариям двумя способами:

в процессе дыхания или проглатывая церкарий во время питания. Метацеркарии у зараженных животных локализуются в мышцах тела. В моллюсков церкарии проникают активно через поверхность мантии и локализуются в тканях органов. В эксперименте интенсивность инвазии животных составляла 1-4 метацеркарии. В качестве окончательного хозяина нами были использованы утята. Инфицированные метацеркариями головастики были скормлены 2 утятам. Через 16 суток в кишечниках утят обнаружено 11 неполовозрелых марит.

Обсуждение. Половозрелые черви *Echinostoma miyagawai* впервые были обнаружены на территории Японии (Ishii, 1932, цит. по Скрябин, 1947). Впоследствии трематоды этого вида были обнаружены у птиц на территории Европы (Башкирова, 1941), а в 1953 Невоструева (1953) получила половозрелых червей, обозначенных как *E. miyagawai* при скармливании цыплятам моллюсков *Lymnaea*, естественно инфицированных эхиностоматидными метацеркариями с 37 шипами. Кроме того, в водоеме, из которого были изъяты моллюски, зараженные метацеркариями, были обнаружены *Lymnaea*, выделяющие церкарий эхиностом. На этом основании априорно было высказано мнение, что обнаруженные церкарии принадлежат *E. miyagawai*. Однако Невоструева не приводит ни описание, ни рисунки обнаруженных ею метацеркарий, церкарий и половозрелых червей. В 1971 г. Косупко (1971) провела экспериментальную работу с целью подтверждения валидности европейских *E. miyagawai*. Первичным источником получения половозрелых червей были естественно инвазированные метацеркариями эхиностом моллюски, таксономический статус которых не указывался. Метацеркарии были скормлены различным животным: птицам и млекопитающим. В результате были получены половозрелые черви с 37 шипами на воротнике, часть из которых была определена как *E. revolutum* (Froelich, 1802) Looss, 1899, а другие как *E. miyagawai*. От этих червей отдельно были получены яйца и проведен эксперимент по заражению моллюсков – возможных первых промежуточных хозяев. В первом случае инфицированными оказались моллюски сем. *Lymnaeidae*, во втором – *Lymnaeidae* и *Planorbidae*. Церкариями от этих моллюсков заразили вторых промежуточных хозяев – моллюсков и земноводных, а затем метацеркарии из них скормили цыплятам. Цыплятам скармливали 1, 3, 10 суточных метацеркарий, а также личинки старшего возраста, и во всех случаях были получены половозрелые черви. При этом Косупко (1969) при определении принадлежности трематод *E. miyagawai* ссылается на Невоструеву (1953), которая в своей публикации не приводит описание ни церкарий, ни метацеркарий, ни половозрелых червей. Анализ результатов исследований Невоструевой (1953) и Косупко (1969) показал, что методология проведения эксперимента была некорректной начиная с

его первого этапа – использования метацеркарий от естественно зараженных вторых промежуточных хозяев. Такие моллюски могут быть инфицированы метацеркариями, принадлежащими разным видам эхиностом. Большая вероятность наличия смешанной инвазии метацеркариями близкородственных видов практически нивелирует ценность последующих исследований, полученных Невоструевой (1953), так и Косупко (1969). Как следствие, для *E. miyagawai* указываются первые промежуточные хозяева из разных семейств моллюсков, что маловероятно, учитывая многочисленные данные об узкой специфичности трематод к первому промежуточному хозяину. Также маловероятно получение половозрелых червей от 1 и 3 суточных метацеркарий (Косупко, 1969). Последнее свидетельствует о том, что в эксперименте по выявлению вторых промежуточных хозяев использовались не стерильные, а естественно инфицированные метацеркариями эхиностом животные.

Костадинова с соавторами (Kostadinova et al., 2000 а, б) также провели экспериментальное изучение жизненного цикла европейских червей *E. miyagawai*. Костадинова Авторы изначально обозначили церкарий эхиностом из естественно инфицированных моллюсков *Planorbis* и *Anisus* как *E. miyagawai* (Kostadinova et al., 2000 а, б). Это было сделано на основании того, что обнаруженные церкарии по наличию мембраны на хвосте и количеству цистогенных желез сходны с церкариями в публикации Косупко (1969), где данные о морфологии церкарий этим ограничиваются. В эксперименте церкариями, выделяющимися из *Planorbis* и *Anisus*, были инфицированы моллюски *Lymnaea*, и получены метацеркарии. По данным Костадиновой с соавторами (Kostadinova et al., 2000 а, б) метацеркарии *E. miyagawai* достигали инвазионной способности на 8 сутки. При инфицировании цыплят и голубей этими и более и старшего возраста метацеркариями у голубей были обнаружены ювенильные и половозрелые черви. Половой зрелости черви достигали на 10 день с момента инфицирования птиц.

Проведенные нами эксперименты по изучению жизненного цикла эхиностомы, церкарии которой продуцировал моллюск *Anisus centrifugops*, привели к получению червей 16 суточного возраста, сходных по количеству шипов на воротнике, а также структуре тела и органов и метрическим показателям с 8 суточными червями из эксперимента Костадиновой с соавторами (Kostadinova, 2000 а) (Табл. 18). При этом по данным Костадиновой с соавторами (Kostadinova, 2000 а) половой зрелости черви достигают на 10 сутки, в то время как черви в нашем эксперименте не достигали такой стадии и на 16 сутки. Кроме того, трематоды, обнаруженные нами и выявленные в Европе на стадии церкарии, различаются размерами тела и органов (Табл. 17), а также отсутствием и наличием мембраны на хвосте соответственно.

На филогенетических реконструкциях, выполненных с использованием последовательностей гена 28S рРНК (Рис. 23) и гена *nad1* мтДНК (Рис. 24), *E. miyagawai* кластеризуется с представителями этого же вида, полученными другими авторами для европейских и азиатских стран. Однако молекулярные данные для образца из типового места обнаружения (Япония) в базе данных NCBI (GenBank) на настоящий момент не представлены (Рис. 23). Нуклеотидные последовательности гена 28S рРНК для образцов *E. miyagawai* (KP065593, KT956916 и MH748722), обнаруженных на территории Чехии, Украины, Китая и Новой Зеландии и нами на юге Дальнего Востока России, идентичны и образуют отдельную ветвь на дереве с высокой поддержкой внутри кластера.

По более изменчивому митохондриальному маркеру *nad1*, так же как и по данным консервативного гена 28S рРНК, не выявлено различий между *E. miyagawai* в нашем материале и европейскими *E. miyagawai* (Рис. 24). Однако необходимо учитывать, что нуклеотидные последовательности этого гена имеют разную скорость накопления мутаций между близкими видами трематод, что показано при анализе разных митохондриальных маркеров для другого семейства трематод Opisthorchiidae (Sitko et al., 2016; Besprozvannykh et al., 2019). Из-за неоднородной скорости накопления нуклеотидных замен в маркере *nad1* существует вероятность, что между некоторыми близкими видами может быть как высокое значение генетических дистанций, так и отсутствие каких-либо различий, либо эти различия будут минимальными. В отличие от *nad1*, *cox1* имеет более эволюционирует с более равномерной скоростью (Vilas et al., 2005), поэтому мы предполагаем, что, этот маркер способен показать отличия между популяциями червей из Европы и Восточной Азии, которые должны были возникнуть в результате их географической изоляции. На реконструкции, построенной по данным секвенирования частичных последовательностей гена *cox1* мтДНК, полученные нами образцы кластеризуются с *E. miyagawai* из Китая, с которыми не имеют молекулярных отличий (Рис. 25). К сожалению, в базе данных NCBI (GenBank) отсутствуют данные по *cox1* для образцов *E. miyagawai* из Европы, что не позволяет подтвердить или опровергнуть наше предположение о молекулярных отличиях европейской и азиатской популяций по этому маркеру.

Аналогичные результаты были получены для некоторых представителей Echinochasmidae (*Echinochasmus suifunensis* Besprozvannykh, 1991 и *E. milvi* Yamaguti, 1939). Указанные виды, даже в отсутствие географической изоляции и несмотря на схожесть мариит, имеют различия в морфологии и биологии церкарий. При этом, на молекулярном уровне валидность видов *E. suifunensis* и *E. milvi* была подтверждена только

последовательностями митохондриального гена *cox1*. Нуклеотидные последовательности гена 28S у этих видов – идентичны (Tatonova et al., 2020).

Таким образом, несмотря на то, что маркеры 28S и *nad1* не разделяют азиатские и европейские популяции *E. miyagawai*, учитывая наличие морфологических различий на стадии церкарии, разные сроки достижения червями половой зрелости и их географическое положение, которое приводит к изоляции ареалов этих трематод в результате ограничений миграционных путей птиц (Winker et al., 2007), мы предполагаем, что черви из Европы и Восточной Азии – это разные виды.

Поскольку типовое место нахождения *E. miyagawai* – Восточная Азия, мы читаем, что паразиты, обнаруженные нами, принадлежат виду *E. miyagawai*, а европейские черви, обозначенные как *E. miyagawai*, принадлежат к другому виду из рода *Echinostoma*, что было отражено в публикации Израильской с соавторами (Izrailskaia et al., 2021).

4.10.2. *Echinostoma cinetorchis* Ando et Ozaki, 1923

Первые промежуточные хозяева: *Helicorbis suffunensis*, *Polypylis semiglobosa*.

Место обнаружения: р. Комиссаровка.

Второй промежуточный хозяин: головастики *Rana dybowskii*, углозубы *Salamandrella*, моллюски *Boreoelona ussuriensis* (экспериментально).

Локализация: ткани органов.

Окончательный хозяин: *Gallus gallus dom.* (экспериментально).

Локализация: тонкий кишечник.

Партенита (по 5 экз.). Тело редии удлинненное, мешкообразное, имеется заметный воротник. В задней части тела расположены два хорошо выраженных локомоторных придатка. Имеется мускулистый фаринкс. Кишечные ветви длинные, заканчиваются на уровне локомоторных придатков. Родильная пора расположена после воротника.

Церкария (по 10 экз.) (Табл. 17; Рис. 22). Тело листовидное, покрыто мелкими шипами, от заднего конца до фаринкса заполнено цистогенными клетками. На переднем конце тела находится головной воротник со слабовыраженными шипами. Ротовая присоска субтерминальная, округлая или удлинненно-овальная. Имеется короткий префаринкс, который переходит в удлинненно-овальный фаринкс. Пищевод длинный. Бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Кишечные ветви заканчиваются на уровне середины брюшной присоски. Пищевод и кишечник не имеют внутреннего пространства, состоят из плотно прилегающих друг к другу клеток. Брюшная присоска больше ротовой, округлая или поперечно-овальная. Зачаток половой системы лежит дорсально к брюшной присоске. На уровне пищевода расположено 12 железистых клеток, протоки которых открываются на переднем конце тела. Экскреторный пузырь

мешкообразный, от него отходят два заполненных мелкими гранулами экскреторных канала. Каудальный экскреторный канал разветвляется и открывается двумя порами в передней трети хвоста. Экскреторная формула $2[(3+3+3)+(3+3+3+3)]=48$. Хвост длиннее тела, не имеет плавательной мембраны.

Метацеркария (по 5 экз.) (Табл. 17; Рис. 22). Циста 0.120-0.160 в диаметре. Оболочка цисты многослойная, толщиной 0.0012-0.0015. Тело покрыто мелкими шипами. Различим головной воротник с шипами. Ротовая присоска 0.039-0.042 x 0.042-0.056, имеется округлый фаринкс 0.022-0.039 x 0.017-0.025. Брюшная присоска 0.050-0.057 x 0.065-0.075. Экскреторный пузырь V-образный, от него отходят заполненные гранулами каналы.

Половозрелый червь (по 1 экз.) (Табл. 18; Рис. 22). Тело удлинненное, с коротким передним концом. Максимальная ширина тела на уровне яичника. Тегумент от переднего конца тела до уровня заднего семенника вооружен шипами. Головной воротник маленький, почковидный, вооружен 37 шипами. На угловых лопастях располагается по пять шипов, остальные 27 шипов находятся по краю воротника, боковые шипы размещаются в один ряд, задние – в два. Ротовая присоска круглая или удлинненно-овальная. Имеется короткий префаринкс, переходящий в удлинненно-овальный фаринкс, равный по размеру ротовой присоске. Пищевод длинный. Бифуркация кишечника перед брюшной присоской. Ветви кишечника слепо заканчиваются, немного не доходя до заднего конца тела. Брюшная присоска округлая, мускулистая с глубокой полостью. Имеются два отдельных, tandemно расположенных в третьей четверти тела семенника. Форма семенников удлинненная, с поперечной перетяжкой в средней части. Сумка цирруса удлинненно-овальная, начинается между бифуркацией кишечника и заканчивается на уровне середины брюшной присоски. Внутренний семенной пузырек удлинненный, мешкообразный. Циррус вооружен мелкими шипами. Половое отверстие находится на середине расстояния между бифуркацией кишечника и брюшной присоской. Яичник овальный, лежит впереди семенников, на небольшом расстоянии от них. Тельце Мелиса расположено субмедианно рядом с передним семенником. Матка простирается от яичника до брюшной присоски. Желточные поля расположены латерально, начинаются на небольшом расстоянии позади брюшной присоски и продолжают до заднего конца тела, перекрывая кишечник, в промежутке от заднего края заднего семенника до заднего конца тела желточные поля не соединяются. Экскреторный пузырь Y-образный.

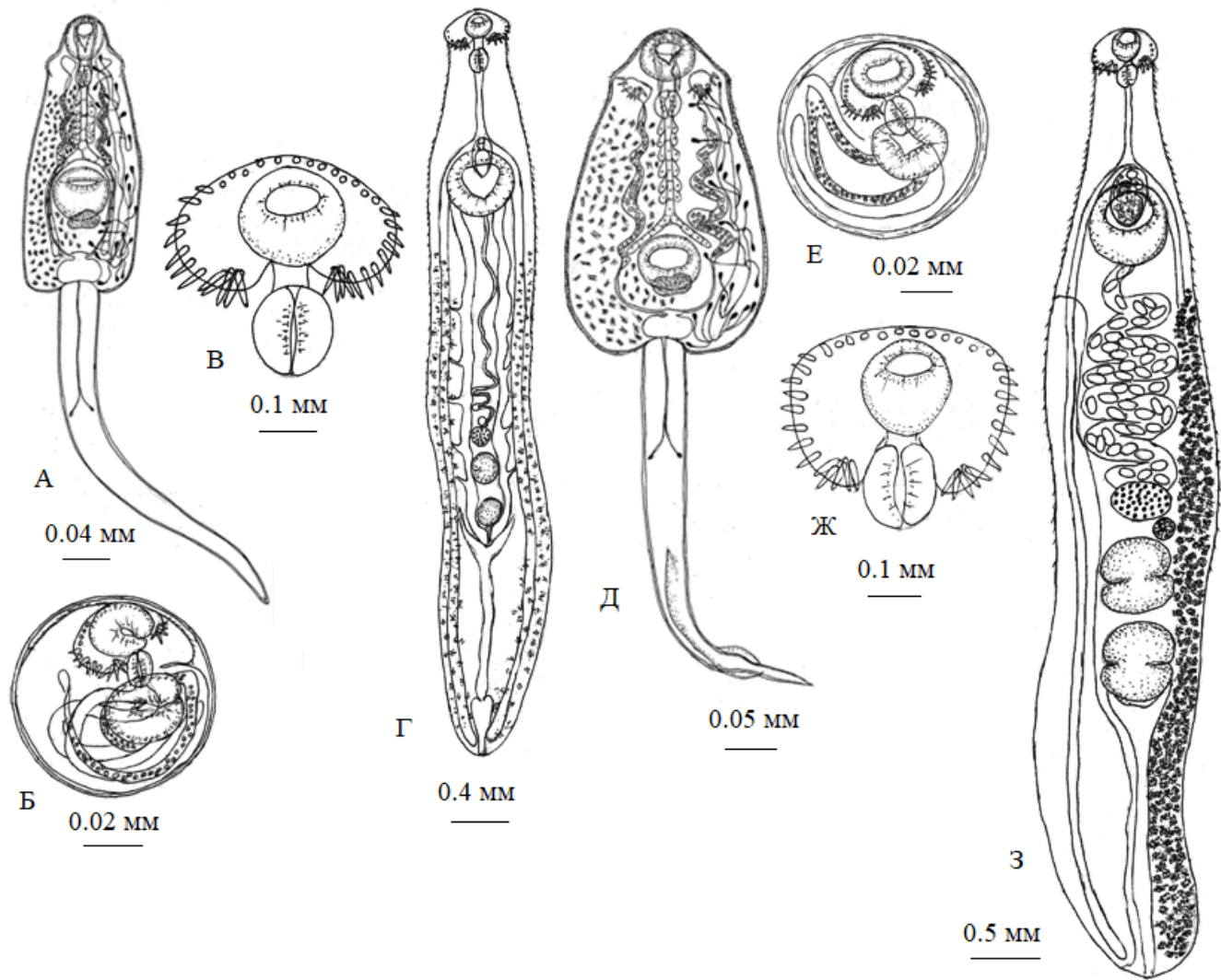


Рисунок 22 – Трематоды рода *Echinostoma*. *E. miyagawai*: А – церкария; Б – метациркария; В – головной воротник мариты; Г – марита. *E. cinetorchis*: Д – церкария; Е – метациркария; Ж – головной воротник мариты; З – марита.

Размеры церкарий рода *Echinostoma* Rudolphi, 1809 (мм)

Показатели	<i>E. miyagovai</i> (наши данные)	<i>E. miyagovai</i> (Kostadinova et al., 2000 а, б)	<i>Echinostoma cinetorchis</i> (наши данные)	<i>E. cinetorchis</i> (Takahashi, 1927 цит. по Ito, 1964)	<i>E. cinetorchis</i> (Lee et al., 1990)	<i>Echinostoma paraulum</i> (Faltynkova et al., 2015)
Тело	0.250-0.267 x 0.107-0.112	0.312-0.340 x 0.146-0.203	0.300-0.347 x 0.170- 0.205	0.300 x 0.120	1.503-1.744 x 1.200- 1.207	0.346-0.395 x 0.128- 0.171
Ротовая присоска	0.039-0.042 x 0.037-0.042	0.051-0.062 x 0.047-0.074	0.040-0.050 x 0.045- 0.056	0.035 x 0.035	0.035-0.042 x 0.029- 0.032	0.040-0.053 x 0.042- 0.053
Брюшная присоска	0.042-0.053 x 0.042-0.053	0.057-0.071 x 0.063-0.078	0.053-0.061 x 0.056- 0.064	0.050 x 0.050	0.027-0.038 x 0.035- 0.048	0.050-0.065 x 0.052- 0.065
Префаринкс длина	0.003-0.004	0.009-0.019	0.003-0.004	0.008	-	-
Фаринкс	0.015-0.020 x 0.011-0.015	0.022-0.030 x 0.015-0.027	0.027-0.030 x 0.022- 0.025	0.015 x 0.015	0.019-0.022 x 0.011- 0.016	0.024-0.034 x 0.018- 0.032
Пищевод длина	0.045-0.60	0.073-0.087	0.012-0.013	0.012	-	-
Гранулы	76-100	-	53-56	60	-	24-94
Хвост	0.400-0.410 x 0.042-0.045	0.318-0.351 x 0.031-0.038	0.475-0.530 x 0.045- 0.057	0.550 x 0.045	0.225-0.255 x 0.035- 0.046	0.542-0.639 x 0.042- 0.057
Плавательная мембрана	-	+	+	?	-	+
Хозяин	<i>A. centrifugops</i>	<i>P. planorbis</i> , <i>Anisus vortex</i> Linnaeus, 1758	<i>H. sujfunensis</i>	<i>S. nitidella</i>	<i>Hippeutis cantori</i>	<i>L. stagnalis</i>

Таблица 18

Размеры половозрелых червей рода *Echinostoma* (мм)

Показатели	<i>E. miyagovai</i> (наши данные) на 16 день развития	<i>E. miyagovai</i> (Kostadinova et al., 2000 а) на 8 день развития	<i>E. cinetorchis</i> (наши данные) на 16 день развития	<i>E. cinetorchis</i> (наши данные) ювенильная на 12 день развития	<i>E. cinetorchis</i> (Yamaguti, 1939)	<i>E. paraulum</i> (Faltynkova et al., 2015) на 18-19 день развития
Тело	3.758-5.344 x 0.585- 0.800	2.431-4.507 x 0.411- 0.617	7.315 x 1.324	2.464-3.419 x 0.631- 0.770	11.200-16.000 x 2.200- 3.000	5.600-6.862 x 1.138- 1.446
Передний конец	0.924-1.186	0.524-0.916	1.155	0.308-0.447	-	0.985-1.600
Ширина головного воротника	0.366-0.458	0.187-0.393	0.467	0.308-0.447	0.650-0.820	0.644-0.781
Длина шипов головного воротника	0.065-0.073	0.033-0.050	0.069-0.077	0.050-0.069	0.054-0.090	0.073-0.124
Ротовая присоска	0.162-0.196 x 0.169- 0.212	0.112-0.206 x 0.094- 0.150	0.212 x 0.200	0.131-0.162 x 0.156- 0.200	0.300-0.400 x 0.300- 0.400	0.265-0.318 x 0.280- 0.371
Брюшная присоска	0.385-0.462 x 0.385- 0.477	0.262-0.374 x 0.243- 0.374	0.662 x 0.616	0.447-0.539 x 0.416- 0.493	0.800-1.020 x 0.800- 1.020	0.569-0.766 x 0.705- 0.766
Длина префаринка	0.069-0.089	-	0.019	0-0.027	-	0.015-0.068
Фаринк	0.146-0.177 x 0.142- 0.154	0.112-0.168 x 0.065 x 0.112	0.200	0.162-0.200 x 0.135- 0.156	0.260-0.320 x 0.230- 0.370	0.237-0.379 x 0.212- 0.280
Длина пищевода	0.431-0.524	0.234-0.468	0.539	0.293-0.396	0.650-1.000	0.265-0.546
Сумка цирруса	0.181-0.262 x 0.104- 0.154	0.112-0.224 x 0.056- 0.224	0.462 x 0.277	0.154-0.246 x 0.154- 0.193	0.800 x 0.400	0.318-0.531 x 0.205- 0.326
Передний семенник	0.142-0.126 x 0.150- 0.219	0.094-0.262 x 0.122- 0.224	0.570 x 0.524	0.139-0.212 x 0.193- 0.327	0.250-0.850 x 0.180- 0.800	0.341-0.455 x 0.326- 0.447
Задний семенник	0.162-0.277 x 0.139- 0.212	0.112-0.281 x 0.112- 0.224	0.616 x 0.539	0.169-0.204 x 0.189- 0.281	-	0.296-0.515 x 0.288- 0.531
Яичник	0.077-0.131 x 0.096- 0.139	0.028-0.094 x 0.028- 0.131	0.293 x 0.462	0.053-0.077 x 0.100- 0.169	0.320-0.500 x 0.560- 0.930	0.114-0.182 x 0.212- 0.288
Расстояние от переднего конца до семенника	2.156-3.188	-	3.927	1.555-1.725	-	-
Яйцо	-	-	0.100-0.108 x 0.058- 0.065	-	0.102-0.117 x 0.063- 0.072	0.104-0.122 x 0.053- 0.070

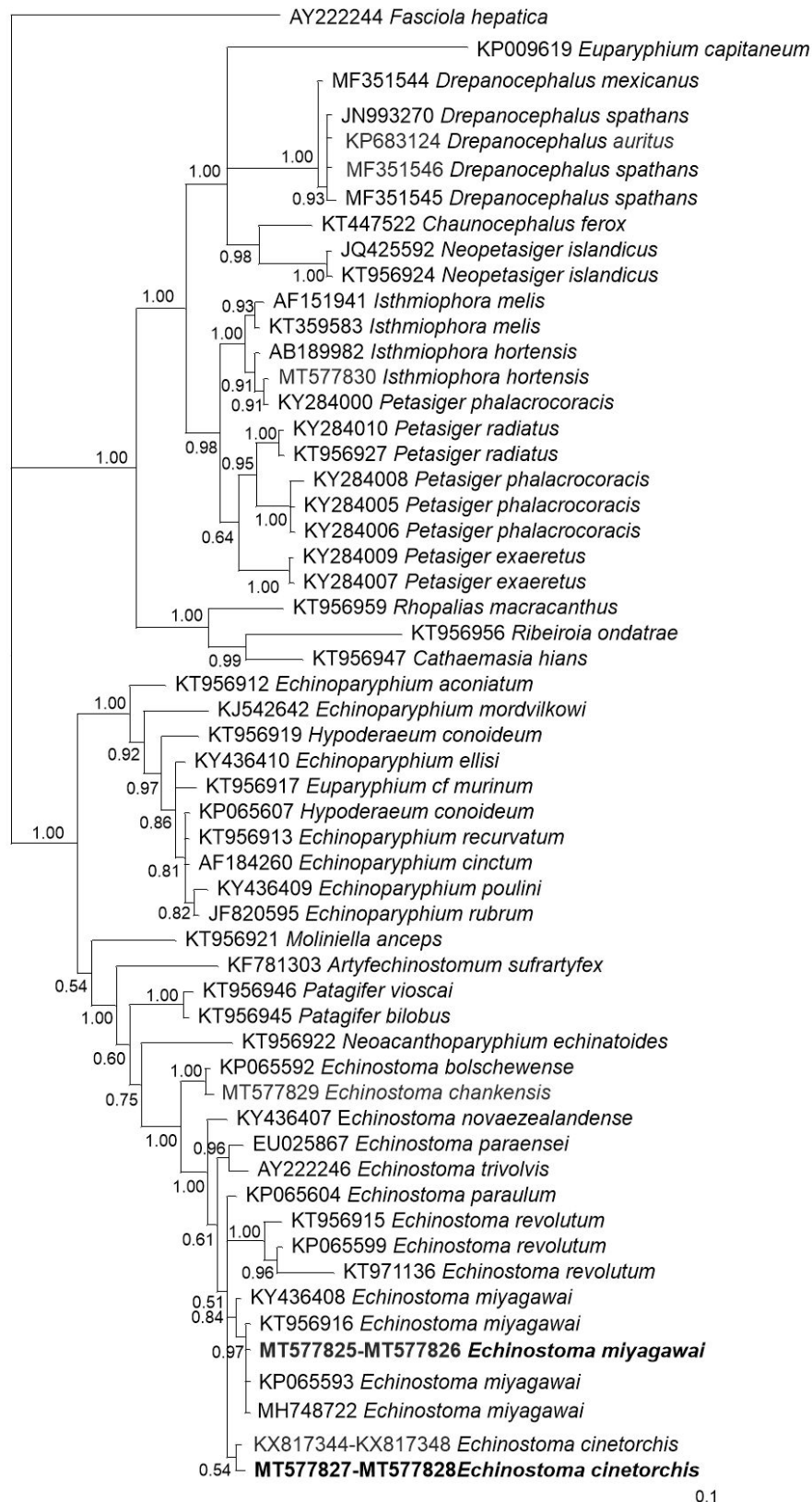


Рисунок 23 – Филогенетические отношения Echinostomatidae. Реконструкция выполнена с использованием частичных нуклеотидных последовательностей гена 28S рРНК (1121 п.н.) (метод Байеса). Полученные в данном исследовании нуклеотидные последовательности отмечены жирным шрифтом.



0.1

Рисунок 24 – Филогенетические отношения Echinostomatidae. Реконструкция выполнена с использованием частичных последовательностей гена *nad1* митохондриальной ДНК (459 п.н.) (метод Байеса). Полученные в данном исследовании нуклеотидные последовательности отмечены жирным шрифтом.

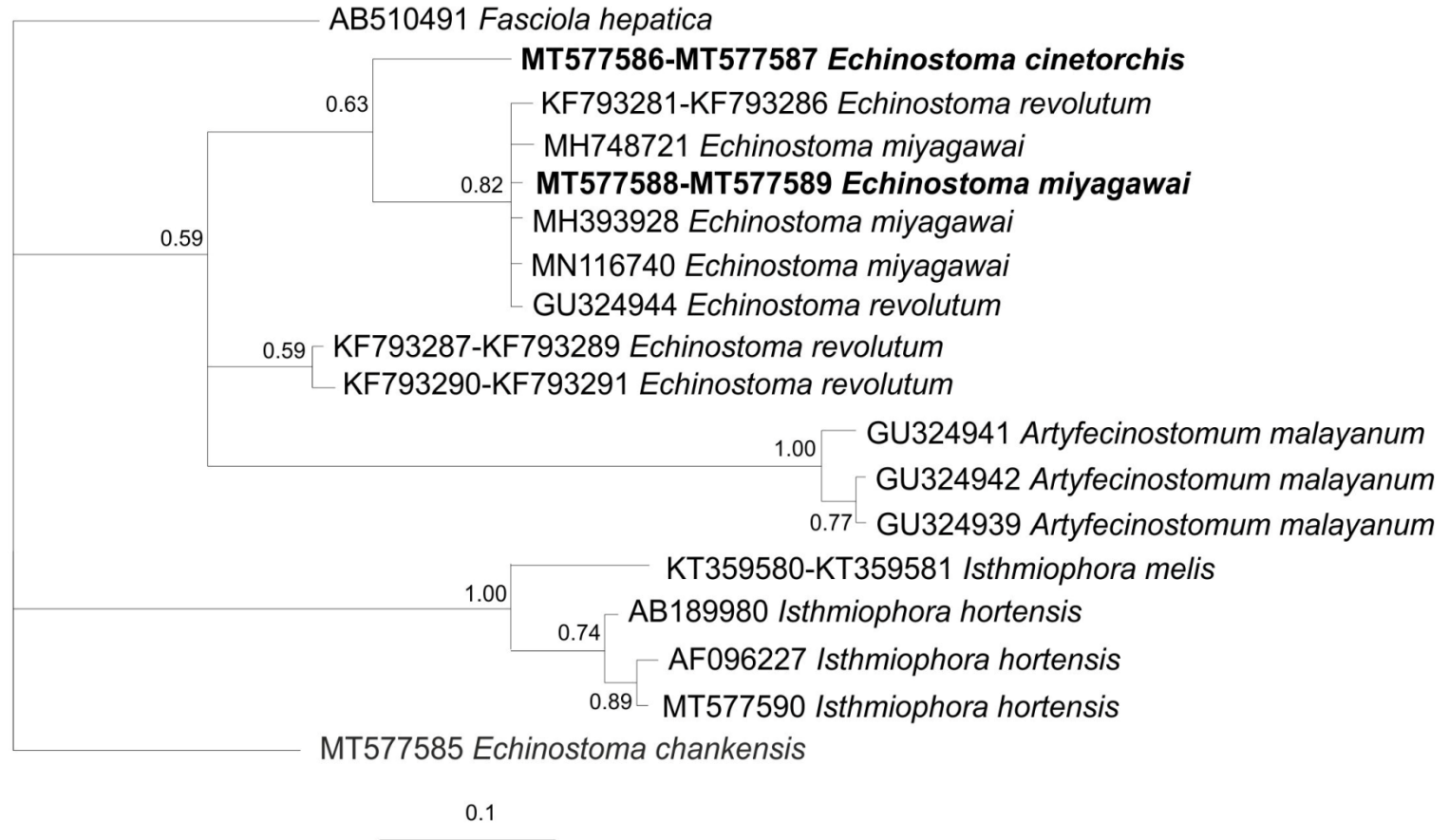


Рисунок 25 – Филогенетические отношения Echinostomatidae. Реконструкция выполнена с использованием частичных последовательностей гена *cox1* митохондриальной ДНК (432 п.н.) (метод Байеса). Полученные в данном исследовании нуклеотидные последовательности отмечены жирным шрифтом.

Молекулярные данные. Для получения молекулярных данных использованы две экспериментально выращенные в одном *Gallus gallus* половозрелые особи *Echinostoma cinetorchis*. Длина частичных нуклеотидных последовательностей гена 28S рРНК – 1231 п.н. (ядерная ДНК), гена *cox1* – 432 п.н. и гена *nad1* – 495 п.н. (митохондриальная ДНК). Полученные для каждого маркера нуклеотидные последовательности идентичны.

Жизненный цикл. Роль первых промежуточных хозяев трематод *E. cinetorchis* выполняют моллюски *Helicorbis suffunensis*. Церкарии покидают моллюсков в светлое время суток, без выраженного пика эмиссии. Продолжительность жизни церкарий составляет 12-18 часов. Таксисы не выражены.

Для установления круга вторых промежуточных хозяев трематоды, к моллюску *H. suffunensis*, выделяющему эхиностоматидных церкарий, были подсажены по 10 особей головастиков *Rana dybowskii*, углозубов *Salamandrella*, молоди ротана *Perccottus glenii* и моллюсков рода *Boreoelona*. Так как церкарий выделялось не более 2-10 особей в сутки, то подопытных животных содержали с зараженным моллюском в одном сосуде в течение недели. После этого подопытных животных поместили в отдельные аквариумы. В дальнейшем при их вскрытии метацеркарии были обнаружены у головастиков, углозубов и моллюсков. Интенсивность инвазии составляла 1-10 метацеркарии, причем заразилось только половина из использованных в опыте земноводных и моллюсков. Рыбы не заразились. К моменту предполагаемого достижения метацеркариями инвазионной стадии все головастики и углозубы погибли. На 30 сутки с момента постановки эксперимента метацеркарии, найденные в моллюсках, были скормлены 3 цыплятам. На 7 сутки с момента заражения в тонком кишечнике одного из цыплят обнаружены незрелые мариты. У второго цыпленка на 13 сутки с момента заражения было найдено около 60 марит, имеющих сформированную половую систему, но без яиц в матке. У третьего цыпленка обнаружено 2 половозрелых червя.

Обсуждение. Типовое место обнаружения *Echinostoma cinetorchis* – Япония, где половозрелые черви этого вида были обнаружены у *Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769 (Ando, Ozaki, 1923). Впоследствии черви этого вида неоднократно регистрировались в восточноазиатском регионе (Ahn et al., 1989, Lee et al., 1990, Chung et al., 2001 а, б). Для этой трематоды в 1927 Такахашии (Takahashi, 1927, цит. по Ito, 1964) установил, что роль первых промежуточных хозяев исполняют пресноводные моллюски *Segmentina nitidella* (Müller, 1774) (Planorbidae), а вторых – земноводные, моллюски и рыбы. Позже Аши с соавторами (Ahn et al., 1989) и Ли с соавторами (Lee et al., 1990) в экспериментальных условиях воспроизвели жизненный цикл трематоды, обозначенной ими как *E. cinetorchis*. Отправной точкой в их эксперименте были эхиностоматидные метацеркарии из

естественно инвазированных моллюсков. Этими метацеркариями инфицировали окончательных хозяев и получили половозрелых червей. После этого от червей были получены яйца, и их использовали для инфицирования моллюсков разных видов с целью определения первых промежуточных хозяев. Однако при такой методологии экспериментального изучения жизненного цикла трематод существует большая вероятность наличия смешанной инвазии метацеркариями у естественно инфицированных вторых промежуточных хозяев, поскольку определение видовой принадлежности близкородственных трематод на стадии метацеркарии практически невозможно только на основе их морфологии. Представители рода *Echinostoma* – не исключение: известен ряд видов рода, имеющих 37 шипов на воротнике, и у них достаточно широкий круг вторых промежуточных хозяев. О том, что в результате методологической ошибки, Ли с соавторами (Lee et al., 1990) получили некорректные данные, свидетельствует и размеры церкарий в их материале, которые в два раза меньше чем церкарии *E. cinetorchis* по Такахашии (Takahashi, 1927, цит. по Ito, 1964) (Табл. 19). Обозначенное выше относится и к данным, полученным Чангом с соавторами (Chung et al., 2001 а, б), которые указывают, что представители Lymnaeidae являются первыми промежуточными хозяевами *E. cinetorchis* в Корее. Как уже упоминалось выше, маловероятно чтобы трематоды одного и того же вида использовали в качестве первого промежуточного хозяина моллюсков из разных семейств (Planorbidae и Lymnaeidae). Кроме того, по данным Чанга с соавторами (Chung et al., 2001 а, б), после инфицирования моллюсков мирацидиями эхиностом первые церкарии стали выходить из моллюсков на 21 сутки после постановки эксперимента, что также маловероятно, поскольку до созревания церкарий требуется более продолжительный срок. Таким образом, кроме данных о составе хозяев и стадиях развития восточноазиатской трематоды *E. cinetorchis*, полученных Андо и Озаки (Ando, Ozaki, 1923) и Такахашии (Takahashi, 1927, цит. по Ito, 1964), остальная информация по этому виду недостаточно корректна для использования при видовой идентификации.

По своим морфологическим характеристикам черви, обозначенные нами как *E. cinetorchis*, на половозрелой стадии наиболее сходны с европейским видом *Echinostoma paraulum* Dietz, 1909. Характерной особенностью этих видов сочетание таких признаков, как наличие семенников с срединной перетяжкой и поперечно-овального яичника (Dietz, 1910, цит. по Скрябин, Башкирова, 1956). В нашем материале все особи имели форму семенников и яичника, соответствующую этим характеристикам. Сходную морфометрию имеют и церкарии этих трематод, в том числе, те и другие имеют плавательную мембрану на хвосте. Однако, в отличие от *E. paraulum*, у которого первый промежуточный хозяин относится к сем. Lymnaeidae, у *E. cinetorchis* таковыми являются моллюски из сем.

Planorbidae. Это значимое различие, которое свидетельствует о принадлежности этих трематод к разным видам.

На филогенетической реконструкции, выполненной на основании данных секвенирования частичных последовательностей гена 28S рРНК, обнаруженная нами трематода кластеризуется с другими видами *Echinostoma*: *E. revolutum*, *E. miyagaway*, *E. paraulum*, *E. cinetorchis*, *E. trivolis*, *E. paraensei* и *E. novazealandense* (Рис. 23). Первые четыре вида образуют общую плохо поддерживаемую ветвь, что, возможно, отражает политомию этой группы. *Echinostoma cinetorchis* (KX817344-KX817348) наиболее близка к *E. cinetorchis* из этого исследования, основываясь на генетических дистанциях между ними (0.1%). Дистанции между *E. cinetorchis* и *E. paraulum* составляют 0.9%, а другие виды в упомянутом выше кластере отличаются от трематод в этом исследовании на 0.2-0.16%. Таким образом, на основании анализа ядерного маркера невозможно однозначно установить видовой статус изучаемых червей, поскольку, с одной стороны, между ними и *E. cinetorchis* из базы данных NCBI есть дистанции, а, с другой, – эти дистанции имеют низкие значения.

На дереве, построенном с использованием частичных нуклеотидных последовательностей гена *nad1* мтДНК, исследуемая трематода также образовала общий кластер с *E. cinetorchis* (KU519288-KU519292) и *E. paraulum* (KP065677-KP065679, KP065681) (Рис. 24). Последовательности, полученные в этом исследовании, отличаются от *E. cinetorchis* из GenBank (KU519288-KU519292) и *E. paraulum* на 9.6 и 10.2% соответственно; кроме того, в обоих случаях имеется 7 несинонимичных замен. При этом расстояние между образцами *E. cinetorchis* и *E. paraulum* из GenBank – 11.0% при наличии 4 несинонимичных замен. Полученные значения соответствуют уровню межвидовых различий. К сожалению, нуклеотидные последовательности *E. cinetorchis* в GenBank не имеют подтверждающей публикации с описанием морфологии, биологии и филогенетических отношений для этой трематоды. Такая ситуация создает трудности в определении видowego статуса червей, а также его филогенетических отношений с видами из общего кластера. Тем не менее, на основании морфологии, путей циркуляции, описанных в работе Такахаши (Takahashi, 1927, цит. по Ito, 1964), и молекулярных данных мы относим трематоду, полученную на юге Дальнего Востока России, к виду *E. cinetorchis*, поскольку нуклеотидные последовательности митохондриальной ДНК, обозначенные в GenBank как *E. cinetorchis* и не имеющие данных о морфологии и биологии, могут принадлежать другому виду, близкому к *E. cinetorchis* и *E. paraulum*, а данные по ядерному маркеру невозможно интерпретировать однозначно. Таким образом, для установления видовой принадлежности европейских образцов, ранее обозначенных

как *E. cinetorchis* необходимо получения дополнительных данных о морфологии, биологии и молекулярных признаках этих червей. Выше описанные данные также были отражены в публикации Израильской с соавторами (Izrailskaia et al., 2021).

4.11. Семейство Schistosomatidae Stiles, Hassall, 1898

4.11.1. *Trichobilharzia* sp. 1

Первый промежуточный хозяин: *Anisus centrifugops*.

Место обнаружения: р. Комиссаровка, проток р. Нежинка.

Партенита. Нитевидная спороциста с терминально расположенной родильной порой.

Церкария (по 10 экз.) (Табл. 19; Рис. 26). Тело покрыто мелкими шипами, которыми наиболее густо усажен его передний конец. На переднем конце тела имеются 5-7 крупных папилл. На уровне бифуркации кишечника имеются два хорошо различимых пигментных глазка. Ротовой орган крупный, овальный. Префаринкс отсутствует, фаринкс хорошо различим, пищевод имеется. Бифуркация кишечника находится на середине промежутка между ротовым органом и брюшной присоской, кишечные ветви короткие. Брюшная присоска округлая. Расстояние от переднего конца тела до брюшной присоски 0.140-0.180. Сразу за брюшной присоской находятся зачатки половой системы. Железы проникновения состоят из 10 клеток, по пять с каждой стороны тела на участке от уровня брюшной присоски до экскреторного пузыря. Протоки желез открываются на переднем конце тела. Поверхность хвостового ствола и фурок покрыта шипами. Экскреторная система включает экскреторный пузырь и ряд каналов: каудальный и 2 латеральных собирательных, соединенных поперечной комиссурой на уровне передней границы брюшной присоски. Каудальный канал пронизывает хвостовой ствол и доходит до середины фурки, где заканчивается порами. Экскреторная формула $2[(3)+(3+[1])]=14$.

Биология церкарий. Эмиссия церкарий происходит в светлое время суток, без выраженного пика эмиссии. Количество выделяемых церкарий в сутки колеблется от единиц до 4 тысяч. Большую часть свободной жизни церкарии активно перемещаются в толще воды. В конце жизни спускаются на субстрат и перемещаются по нему при помощи брюшной присоски. Церкарии обладают положительными фото- и реотаксисами. Геотаксис не выражен.

4.11.2. *Trichobilharzia* sp. 2

Первый промежуточный хозяин: *Polypylis semiglobosa*.

Место обнаружения: р. Комиссаровка.

Партенита. Нитевидная спороциста с терминально расположенной родильной порой.

Церкария (по 10 экз.) (Табл. 19; Рис. 26). Тело покрыто мелкими шипами, которыми наиболее густо усажен его передний конец. На переднем конце тела имеются 5-7 крупных папилл. На уровне бифуркации кишечника имеются два хорошо различимых пигментных глазка. Ротовой орган крупный, овальный. Префаринкс отсутствует, фаринкс хорошо различим, пищевод имеется. Бифуркация кишечника находится на середине промежутка между ротовым органом и брюшной присоской, кишечные ветви короткие. Брюшная присоска округлая. Сразу за брюшной присоской находятся зачатки половой системы. Железы проникновения состоят из 12 клеток, по 6 с каждой стороны тела на участке от уровня брюшной присоски до экскреторного пузыря. Протоки желез открываются на переднем конце тела. Поверхность хвостового ствола покрыта шипами. По краям фурок имеется плавательная мембрана. Экскреторная система включает экскреторный пузырь и ряд каналов: каудальный и 2 латеральных собирательных, соединенных поперечной комиссурой на уровне передней границы брюшной присоски. Каудальный канал пронизывает хвостовой ствол и доходит до середины фурки, где заканчивается порами. Экскреторная формула $2[(3)+(3+[1])]=14$.

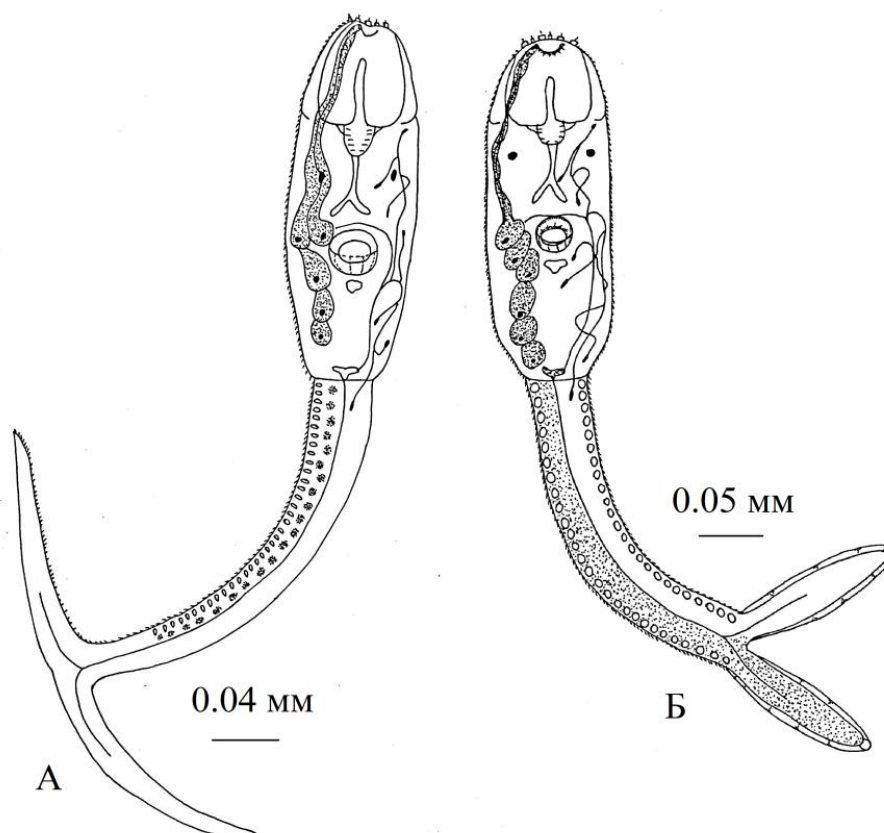


Рисунок 26 – Церкарии рода *Trichobilharzia*. А – *Trichobilharzia* sp. 1; В – *Trichobilharzia* sp. 2.

Размеры церкарий рода *Trichobilharzia* Skrjabin, Zakharow, 1920 (мм)

Показатели	<i>Trichobilharzia</i> sp. 1	<i>Trichobilharzia</i> sp. 2
Тело	0.240-0.290 x 0.090-0.100	0.275-0.300 x 0.080-0.100
Ротовой орган	0.070-0.700 x 0.060-0.070	0.050-0.075 x 0.063-0.068
Фаринкс	0.020 x 0.020	0.015-0.023 x 0.013-0.025
Брюшная присоска	0.030 x 0.030	0.023-0.030 x 0.025-0.028
Хвостовой ствол	0.290-0.320 x 0.040-0.060	0.105-0.350 x 0.028-0.043
Фурки	0.130-0.140 x 0.020-0.030	0.131-0.150 x 0.023-0.138

Биология церкарий. Эмиссия церкарий происходит в светлое время суток, без выраженного пика эмиссии. Количество выделяемых церкарий в сутки колеблется от единиц до 4 тысяч. Большую часть свободной жизни церкарии активно перемещаются в толще воды. В конце жизни спускаются на субстрат и перемещаются по нему при помощи брюшной присоски. Церкарии обладают положительными фото- и реотаксисами. Геотаксис не выражен.

4.12. Семейство Aporocotylidae Odhner, 1912

4.12.1. *Sanguinicola* sp. 1

Первый промежуточный хозяин: *Helicorbis sujfunensis*.

Место обнаружения: бассейн р. Анюй, протока р. Нежинка.

Партенита. Нитевидная спороциста с терминально расположенной родильной порой.

Церкария (по 10 экз.) (Табл. 20; Рис. 27). Тело цилиндрическое, с заостренным передним концом, с дорзальной стороны снабжено плавательной мембраной. На переднем конце имеются 5 опоясывающих рядов мелких шипов. Префаринкс отсутствует, фаринкс имеется. Узкий длинный пищевод переходит в слабо развитый короткий кишечник. Бифуркация кишечника находится на середине тела. Железы проникновения состоят из 10 клеток, первая пара расположена позади пятого ряда опоясывающих передний конец шипов, остальные железы проникновения лежат во второй половине тела церкарии. Протоки желез открываются на переднем конце тела. Экскреторный пузырь V-образный. Поверхность хвостового ствола и фурок покрыта шипами. Экскреторная формула не установлена.

Биология церкарий. Эмиссия церкарий происходит в светлое время суток, пик эмиссии приходится на период с 10 до 14 часов. Большую часть свободной жизни церкарии проводят в толще воды, где они зависают в вертикальном положении с поднятым в сторону поверхности хвостом, при возникновении колебаний воды церкарии

начинают активно перемещаться по направлению к раздражителю. Кроме того, церкарии *Sanguinicola* sp. 1 обладают положительным фототаксисом. Геотаксис не выражен.

4.12.2. *Sanguinicola* sp. 2

Первый промежуточный хозяин: *Anisus centrifugops*.

Место обнаружения: р. Комиссаровка.

Партенита. Нитевидная спороциста с терминально расположенной родильной порой.

Церкария (по 10 экз.) (Табл. 20; Рис. 27). Тело цилиндрическое, с заостренным передним концом, с дорзальной стороны снабжено плавательной мембраной. На переднем конце имеются четыре опоясывающих рядов мелких шипов. Префаринкс отсутствует, фаринкс имеется. Узкий короткий пищевод переходит в слаборазвитый короткий кишечник. Бифуркация кишечника в первой трети тела. Железы проникновения состоят из 6 клеток, первая пара расположена позади окончания кишечника. Протоки желез открываются на переднем конце тела. Экскреторный пузырь V-образный. Поверхность хвостового ствола покрыта шипами. По краям фурок имеется плавательная мембрана. Экскреторная формула не установлена.

Биология церкарий. Эмиссия церкарий происходит в светлое время суток, пик эмиссии приходится на период с 10 до 14 часов. Большую часть свободной жизни церкарии проводят в толще воды, где они зависают в вертикальном положении с поднятым в сторону поверхности хвостом, при возникновении колебаний воды церкарии начинают активно перемещаться по направлению к раздражителю. Кроме того, церкарии *Sanguinicola* sp. 2 обладают положительным фототаксисом. Геотаксис не выражен.

4.12.3. Обсуждение трематод *Sanguinicola* sp. 1 и *Sanguinicola* sp. 2

По морфологическим характеристикам церкарии соответствуют личинкам описанным Эриксоном и Валасом (Erickson, Wallace, 1959), Кирком и Левисом (Kirk, Lewis, 1992, 1993) и Булардом (Bullard, 2009) для трематод из рода *Sanguinicola* Plehn, 1905. Обнаруженные нами трематоды отличаются друг от друга по морфологическим признакам: количество желез проникновения у *Sanguinicola* sp. 1 – 10 клеток vs. *Sanguinicola* sp. 2 – 6 клеток, наличие vs. отсутствие плавательной мембраны на фурках. Кроме того, *Sanguinicola* sp. 1 и *Sanguinicola* sp. 2 используют в циркуляции разные виды моллюсков: *Helicorbis suifunensis* и *Anisus centrifugops* соответственно. Однако видовая идентификация обнаруженных трематод будет возможна только при наличии половозрелых червей, полученных от этих церкарий, и установлении характерных для них молекулярных признаков.

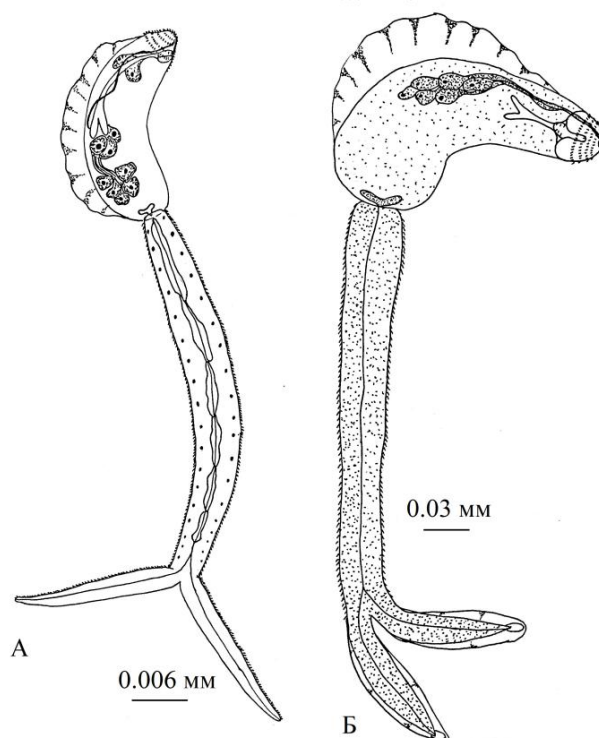


Рисунок 27 – Церкарии рода *Sanguinicola*. А – *Sanguinicola* sp. 1; Б – *Sanguinicola* sp. 2.

Таблица 20

Размеры церкарий рода *Sanguinicola* Plehn, 1905 (мм)

Показатели	<i>Sanguinicola</i> sp. 1	<i>Sanguinicola</i> sp. 2
Тело	0.105-127 x 0.125-0.055	0.125-0.158 x 0.023-0.038
Ротовой орган	-	0.015-0.023 x 0.015-0.023
Хвостовой ствол	0.255-0.285 x 0.023-0.037	0.238-0.378 x 0.0223-0.025
Фурки	0.057-0.09 x 0.01-0.015	0.075-0.090 x 0.010-0.015
Плавательная мембрана на спине	0.015-0.027 (ширина)	0.13-0.015 (ширина)

4.13. Семейство Halipegidae Poche, 1925

4.13.1. *Halipegus japonicus* Yamaguti, 1939

Первые промежуточные хозяева: *Helicorbis suffunensis*, *Polypylis semiglobosa*.

Место обнаружения: водоем в черте г. Владивосток, бассейны оз. Ханка и р. Раздольная.

Партенита. Мешковидная редия с коротким кишечником.

Церкария (по 10 экз.) (Табл. 21; Рис. 28). Тело без шипов, заключено в хвостовую капсулу. Капсула снабжена рукояткой и выводной трубкой. У основания выводной трубки находится слизистая пробка, закрывающая отверстие трубки. Ротовая присоска расположена субтерминально. Имеются фаринкс и пищевод, кишечные ветви отсутствуют. Брюшная присоска расположена в средней части тела. Экскреторный пузырь I-образный.

Биология церкарий. Церкарии покидают моллюска по мере созревания, в любое время суток. Вышедшие церкарии оседают на субстрат, они неподвижны, обладают положительным геотаксисом. Продолжительность жизни – до 15 суток.

Обсуждение. Ранее трематоды *Halipegus japonicus* были обнаружены на территории Приморского края В.В. Беспрозванных, который представил подробное описание жизненного цикла и пути циркуляции этой трематоды в своей работе 2007 года (Беспрозванных, 2007). В данной работе также упоминается о нахождении *H. japonicus* у рыб, где они могут существовать 5-6 месяцев без достижения половой зрелости. Нами у моллюсков *Helicorbis suffunensis* и *Polypylis semiglobosa* обнаружены церкарии, морфологически идентичные таковым, представленным в работе Беспрозванных (2007) (Табл. 21). Кроме того, в том же водоеме, где у *Perccottus glehni* были обнаружены юные черви *H. japonicus* (Беспрозванных, 2007), у рыб указанного вида были найдены половозрелые черви этого вида трематод.

Таблица 21

Размеры церкарий *Halipegus japonicus* (мм)

Признаки	<i>H. japonicus</i> (наши данные)	<i>H. japonicus</i> (Беспрозванных, 2007)
Тело	0.133-0.160 x 0.050-0.056	0.130-0.160 x 0.050-0.056
Ротовая присоска	0.018-0.036 x 0.019-0.030	0.020-0.039 x 0.020-0.031
Фаринкс	0.011-0.016	0.011 x 0.016
Брюшная присоска	0.013 x 0.019	0.012 x 0.017
Размер капсулы	0.076-0.089 x 0.078-0.094	0.078-0.089 x 0.078-0.096
Размер рукоятки капсулы	0.054-0.065 x 0.021-0.043	0.056-0.067 x 0.022-0.045

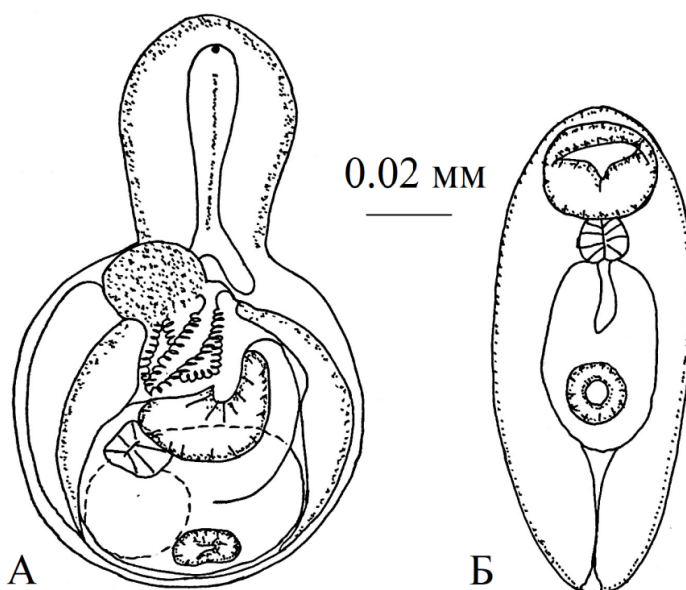


Рисунок 28 – Церкария *Halipegus japonicus* (по Беспрозванных, 2007). А – церкария, заключенная в хвостовую капсулу; Б – церкария, выделенная из хвостовой капсулы.

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

С 1963 года на юге ДВ России стали активно проводиться исследования паразитофауны различных животных, в том числе и трематод циркулирующих с участием первых промежуточных пресноводных жаберных и легочных моллюсков. Результаты этих исследований представлены в ряде работ (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). В них содержится информация, как о трематодах, видовой статус которых определен на основании данных о их жизненном цикле и морфологии стадий развития, так и о церкариях с неустановленным систематическим положением, и о трематодах, видовой статус которых определен на основании только морфологии церкарий. В последнем случае видовая принадлежность обнаруженных червей не подтверждена данными о жизненном цикле червей и морфологии половозрелых особей.

В связи с тем, что система и таксономия моллюсков (как и многих других групп беспозвоночных и позвоночных) постоянно меняется: описываются новые виды или объединяются старые, изменяются родовые названия и т.п., мы приводим написание моллюсков в тех транскрипциях, которые были прописаны в работах авторов, проводивших паразитологические исследования на территории юга ДВ России. На основе имеющихся данных определить точное видовое название отдельных видов промежуточных хозяев на сегодня не представляется возможным.

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

5.1.1. Семейство Paramphistomidae Fiscoeder, 1901

Paramphistomum ichikawai

Первые промежуточные хозяева: *Helicorbis sujfunensis*, *Polypylis semiglobosa*, *Anisus centrifugus*, *A. subfiliaris*, *A. minusculus*.

Место обнаружения: Амурская область, Приморский край, Хабаровский край (Ошмарин, 1963; Опарин, 1963; Каденации, 1963; Киселев, 1968; Дворядкин, Беспрозванных, 1981; Дворядкин, 1993).

Paramphistomum petrowi

Первый промежуточный хозяин: *Anisus minusculus*.

Места обнаружения: Приморский край (Ошмарин, 1963; Опарин, 1963; Каденации, 1963; Киселев, 1968; Дворядкин и др., 1983; Дворядкин, 1993).

Calicophoron ijimai

Первый промежуточный хозяин: *Helicorbis suifunensis*.

Места обнаружения: Приморский край, Приамурье (бассейн среднего Амура) (Ошмарин, 1963; Опарин, 1963; Каденации, 1963; Киселев, 1968; Дворядкин, Беспрозванных, 1981; Дворядкин, 1993).

5.1.2. Семейство Notocotylidae*Tetraserialis tscherbakovi*

Первый промежуточный хозяин: *Anisus minusculus*.

Места обнаружения: Приморский край, Приамурье (Дворядкин, 1989).

5.1.3. Семейство Azygiidae Lühe, 1909*Azygia robusta*

Первый промежуточный хозяин: *Anisus centrifugops*.

Места обнаружения: старица р. Амур, р. Комиссаровка (Беспрозванных, 2005).

5.1.4. Семейство Halipegidae*Halipegus japonicus*

Первые промежуточные хозяева: *Helicorbis suifunensis*, *Polypylis semiglobosa*.

Место обнаружения: водоем в черте г. Владивосток, бассейны оз. Ханка и р. Раздольной (Беспрозванных, 2007).

5.1.5. Семейство Diplostomidae*Neodiplostomum oriolinum*

Первый промежуточный хозяин: *Helicorbis suifunensis*.

Место обнаружения: оз. Солдатское (г. Уссурийск) (Ошмарин, 1963; Беспрозванных, 2009).

5.1.6. Семейство Haematoloechidae*Haematoloechus nanchangensis*

Первый промежуточный хозяин: *Polypylis semiglobosa*.

Место обнаружения: г. Владивосток, водоем в р-не Академгородка (Беспрозванных, 2000 б).

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

5.2.1. Семейство Strigeidae

Strigea strigis Schrank, 1788

Первые промежуточные хозяева: *Anisus centrifugus*, *A. subfiliaris*, *A. minusculus*.

Место обнаружения: пойма рек Илистая, Арсеньевка (Дворядкин, 1977).

Strigea falconis Szidat, 1928

Первые промежуточные хозяева: *Anisus centrifugus*, *A. subfiliaris*, *Helicorbis sujfunensis*.

Места обнаружения: пойма рек Илистая, Тунгуска (Дворядкин, 1977).

Apharyngostrigea cornu (Zeder, 1890)

Первые промежуточные хозяева: *Anisus centrifugus*, *A. subfiliaris*, *A. minusculus*, *Kolhymorbis angarensis* Dybowski, Grochmalicki, 1925.

Места обнаружения: пойма рек Амур, Мельгуновка (Дворядкин, 1977).

Apharyngostrigea intermedia (Tubanguí, 1932)

Первые промежуточные хозяева: *Anisus centrifugus*, *Kolhymorbis angarensis*.

Места обнаружения: пойма р. Раздольная (Дворядкин, 1977).

Cotylurus cornutus (Rudolphi, 1808) Szidat, 1928

Первые промежуточные хозяева: *Lymnaea auricularia*, *L. peregra* Müller, 1774, *L. liogyra* Westerlund, 1897, *Anisus centrifugus*, *A. subfiliaris*, *Helicorbis sujfunensis*, *Polypylis largillierti* Dunker, 1867.

Места обнаружения: юг Дальнего Востока (Мамаев, Ошмарин, 1971; Дворядкин, 1977).

5.2.2. Семейство Notocotylidae

Catatropis verrucosa (Frlich, 1789) Odhner, 1905

Первые промежуточные хозяева: *Bithynia contortrix* Lindholm 1909, *Anisus centrifugus*.

Места обнаружения: Амурская область, Хабаровский край, Приморский край (оз. Ханка) (Дворядкин, 1977; Дворядкин, 1989).

5.2.3. Семейство Echinostomatidae

Echinostoma revolutum (Frohlich, 1802)

Первые промежуточные хозяева: *Anisus centrifugus*, *A. subfiliaris*, *Lymnaea auricularia*, *L. peregra*, *Juga sp.*, *Planorbis sp.*, *Radix lagotis*, *Semisulcopira cancellata*.

Места обнаружения: пойменные водоемы рек Амур, Зея, Уссури, Раздольная, озера Дарицени, Ханка (Дворядкин, 1977).

Hypoderaeum conoideum (Block, 1872) Diez, 1909

Первые промежуточные хозяева: *Lymnaea auricularia*, *L. peregra*, *Anisus centrifuges*.

Места обнаружения: юг Дальнего Востока (Мамаев, Ошмарин, 1971; Дворядкин, 1977).

Echinoparyphium recurvatum (Linstow, 1873)

Первые промежуточные хозяева: *Anisus centrifugus*, *A. subfiliaris*, *Kolhymorbis angarensis*, *L. auricularia*, *L. peregra*, *L. ovata* Draparnaud, 1805, *L. liogyra*, *Helicorbis sujfunensis*, *Bithinia contortrix*, *B. ussuriensis*, *Valvata sibirica* Middendorff, 1851, *V. amurensis* Moskvicheva, 1985, *Amuropaludina chloantha* Bourguignat, 1860, *A. praerosa* Gersfeldt, 1859, *Planorbis largillierti* Dunker, 1867, *Radix lagotis*, *Viviparus praerosus* Gerstfeldt, 1859.

Места обнаружения: пойменные водоемы рек Амур, Зея, Уссури, Раздольная, озера Дарицени, Ханка (Мамаев, Ошмарин, 1971; Дворядкин, 1977).

5.2.4. Семейство Cyclocoelidae Stossich, 1902*Cyclocoelium microstomum* (Cerplin, 1820)

Первые промежуточные хозяева: *Lymnaea auricularia*, *Anisus centrifuges*.

Места обнаружения: пойменные водоемы рек Илистая, Мельгуновка (Дворядкин, 1977).

Cyclocoelium mutabile (Zeder, 1800) Stossich, 1902

Первые промежуточные хозяева: *Lymnaea peregra*, *Anisus centrifuges*.

Места обнаружения: оз. Ханка (Дворядкин, 1977).

Tracheophilus sisowi (Skrjabin, 1913)

Первые промежуточные хозяева: *Lymnaea auricularia*, *L. peregra*, *Anisus centrifuges*.

Места обнаружения: пойма р. Мельгуновка (Дворядкин, 1977).

5.2.5. Семейство Diplostomidae*Alaria alata* (Goeze, 1792)

Первые промежуточные хозяева: *Anisus centrifugus*, *A. subfiliaris*, *A. minusculus*.

Места обнаружения: юг Дальнего Востока (Дворядкин, 1977).

Neodiplostomum spathula (Creplin, 1829) La Rue, 1926

Первые промежуточные хозяева: *Anisus centrifugus*, *A. subfiliaris*, *Kolhymorbis angarensis*.

Места обнаружения: пойма р. Илистая (Дворядкин, 1977).

Neodiplostomum cochleare (Krause, 1914) La Rue, 1926

Первые промежуточные хозяева: *Anisus centrifugus*, *A. subfiliaris*, *Kolhymorbis angarensis*, *Helicorbis sujfunensis*.

Места обнаружения: юг Дальнего Востока (Дворядкин, 1977).

5.2.6. Семейство *Prosthogonimidae* Lühe, 1909

Prosthogonimus ovatus Rudolphi, 1803

Первые промежуточные хозяева: *Anisus centrifugus*, *A. subfiliaris*.

Места обнаружения: Приморский край, Приамурье (Дворядкин, 1980).

5.2.7. Семейство *Diplodiscidae*

Diplodiscus sphincteristoma Belouss, 1952 nomen nudum

Первые промежуточные хозяева: *Anisus centrifugus*, *A. subfiliaris*, *Helicorbis sujfunensis*, *Polypylis semiglobosa*, *Segmentina nitida* Muller, 1774.

Места обнаружения: пойменные водоемы рек Илистая, Мельгуновка (Мамаев и др., 1971; Дворядкин, 1977).

5.3. Обсуждение

Всего авторами работ, посвященных фауне трематод, развивающихся с участием первых промежуточных хозяев – легочных моллюсков из семейства *Planorbidae*, выявлено 25 видов сосальщиков из 11 семейств (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). В этих работах для 8 видов трематод видовая принадлежность установлена с использованием экспериментально полученных данных о жизненных циклах. Идентификация остальных 17 видов трематод осуществлена на основании морфологии церкарий. Каких-либо иных сведений, подтверждающих принадлежность червей к тому или иному виду, не получено. Многочисленные данные по изучению жизненных циклов трематод, полученные в конце прошлого и начале настоящего столетия, свидетельствуют о том, что церкарии одного семейства, принадлежащие не только разным видам, но и родам, могут не иметь морфологических различий, позволяющих осуществлять достоверную видовую диагностику трематод. При этом для большинства особей из выявленных трематод указывается достаточно обширный круг первых промежуточных хозяев, принадлежащих не только разным видам, но и родам, семействам и даже подклассам. Однако известно, что для трематод характерны узкоспецифичные отношения с первым промежуточным хозяином, т.е. черви одного вида связаны в своем развитии с определенным видом или близкородственными видами

моллюсков (Гинецинская, 1968). Исходя из этого, наличие широкого спектра первых промежуточных хозяев для вида трематоды также указывает на возможную некорректность в установлении видовой принадлежности обнаруженных паразитов.

Таким образом, считаем, что для подтверждения видового статуса 17 трематод, представленных в подразделе 5.2., и соответственно факта их циркуляции на территории юга Дальнего Востока России требуются дополнительные исследования, включающие получение сведений о жизненном цикле червей, морфометрии 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 из семейств Plagiorchiidae, 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, для установления их таксономического статуса внутри семейств и подтверждения валидности необходимы дополнительные исследования морфологии стадий их развития, особенностей биологии и молекулярных признаков.

Помимо выше изложенного, использование интегративного подхода в исследовании фауны трематод позволило установить, что решение вопросов таксономии и систематики сосальщиков в подавляющем большинстве случаев возможно только при условии использования совокупности данных, включающих сведения по морфологии, биологии и молекулярно-генетическим характеристикам червей. Так, например, дифференциация двух видов рода *Diplodiscus* имеющих сходную морфологию стадий развития и циркулирующих с участием одного и того же вида первого промежуточного хозяина, была основана на молекулярных различиях. Помимо этого, молекулярные данные, полученные для видов семейства Notocotylidae, выявили непригодность основного диагностического показателя – структуры поверхностных желез половозрелых червей для родовой дифференциации червей. Однако не во всех случаях молекулярно-генетические характеристики однозначно решают вопросы таксономии трематод. Морфологически сходные восточноазиатские и европейские половозрелые черви

Echinostoma miyagawai по ядерному маркеру (28S) и одному из митохондриальных маркеров (*nad1*) не имеют различий. При этом они различаются по морфологии церкарий и сроком достижения половой зрелости при инфицировании окончательного хозяина, что указывает на принадлежность этих червей разным видам. Сходные результаты получены нами и для двух других представителей надсемейства Echinostomatoidea (*Echinochasmus milvi* и *E. suifunensis*). Эти черви не имеют различий по ядерному маркеру (28S), при этом валидность видов подтверждается на уровне морфологии и поведения церкарий, а также с привлечением данных по митохондриальному маркеру (ген *cox1*), который имеет более равномерную скорость накопления мутаций, чем *nad1* (Tatonova et al., 2020).

Имеются многочисленные данные о противоречиях в таксономии и систематике трематод, основанных, с одной стороны, только на морфологии изучаемых объектов, с другой, – с использованием только молекулярных данных. В последнем случае для некоторых трематод межвидовые дистанции могут быть настолько малы, что это затрудняет возможность объективной оценки значимости этих показателей для видовой дифференциации, а в случае отсутствия достоверных морфологических различий решение вопроса таксономии возможно, исходя из особенностей биологии близкородственных червей (Shumenko et al., 2017; Voronova et al., 2017; Tatonova et al., 2018; Besprozvannykh et al., 2019, Atopkin et al., 2020; Corner et al., 2020).

Таким образом, для объективной оценки таксономического статуса и систематического положения трематод необходим комплекс данных, включающий одновременное получение сведений по морфологии, биологии и генетики исследуемого объекта.

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

Одна из первых работ, посвященных приспособлению церкарий к заражению второго хозяина, была выполнена Т.А. Гинецинской (Гинецинская, 1968). В последующие годы взаимосвязь поведения церкарий и образа жизни вторых хозяев трематод многократно исследовалась (Гинецинская, 1983; Прокофьев, 1994, 1997; Беспрозванных, 2000 а; Галактионов, Добровольский, 1998; Prevot, 1973; Combes et al., 1981, 1994; Naas, 1994 и др.). Результаты этих исследований показали, что все особенности поведения церкарий обусловлены необходимостью проникновения во второго промежуточного или окончательного хозяина и сопряжены с особенностями жизнедеятельности последних. Это проявляется в том, что церкарии покидают первого промежуточного хозяина в наиболее благоприятное время для попадания паразита в пространственно-временную зону наибольшей численности второго хозяина или наибольшей доступности паразита для хозяина. Проявление данных адаптаций в циркуляции трематод закономерно и обусловлено историческим развитием взаимоотношений между трематодами и вторым хозяином.

В настоящей главе мы рассматриваем 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 их перераспределению в пространстве. Причина: невозможность оценки влияния этих факторов на распределение церкарий в пространстве.

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 трематод, у одних из которых пик эмиссии церкарий выражен, а у других таковой отсутствует (Рис. 29). В ряде случаев в состав, как первых, так и вторых входят представители разных семейств трематод с различной реализацией жизненного цикла.

В состав группы с выраженным пиком эмиссии, который приходится на период времени с 10 до 15 часов, входят черви *Haematoloechus nanchangensis* (Plagiorchiidae), *Neodiplostomum* spp., *Tylodelphys* sp. (Diplostomidae), *Sanguinicola* (Aporocotylidae), *Diplodiscus* (Diplodiscidae) и *Pseudocatatropis multipapillus* n. sp. (Notocotylidae), в группу с

невыраженным пиком эмиссии – *Astiotrema odhneri*, *Cephalogonimus japonicus*, *Cotylurus hebraicus* (Stregeidae), *Echinostoma miyagawai*, *Echinostoma cinetorchis* (Echinostomidae) и Plagiorchiidae gen. sp. 4. Среди трематод первой группы имеются виды, как обладающие положительным фототаксисом, так и не имеющие такового. С большой долей вероятности сочетание у церкарий определенных приспособлений обусловлено особенностями жизнедеятельности вторых хозяев трематод. 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 (Табл. 22). Особенность поведения головастиков состоит в том, что они в дневное время суток, находясь в зоне расположения моллюсков, первых промежуточных хозяев трематод, 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, концентрируется в прибрежных водах.

Сходные с предыдущими трематодами приспособления имеют и церкарии *P. multipapillus* n. sp. и *Trichobilharzia* spp. Однако, в отличие от первых, виды *P. multipapillus* n. sp. и *Trichobilharzia* циркулируют с участием птиц, жизнедеятельность которых связана с водной средой. Жизненный цикл *P. multipapillus* n. sp. реализуется через увеличение доступности адолескарий, формирующихся на водной растительности или раковинах моллюсков, для вторых (окончательных) хозяев – уток. В этом случае с наибольшей вероятностью будут съедены адолескарии, находящиеся на объектах, расположенных на небольшой глубине от поверхности водоема. Для церкарий *Trichobilharzia*, активно инфицирующих вторых хозяев, положительная реакция на свет обеспечивает им концентрацию в поверхностных слоях воды, что увеличивает вероятность их контакта с водоплавающими птицами, исполняющими роль окончательных хозяев. В отличие от рассмотренных трематод, у *Haematoloechus* Looss, 1899 при наличии пика эмиссии у церкарий, нами не выявлена положительная фотореакция. Возможно, такая адаптация им и не нужна, так как церкарии, покинув моллюска, сразу оказываются в пространственно-временной зоне хозяина – личинок стрекоз. Личинки стрекоз в дневное время малоактивны и располагаются среди прибрежной водной растительности, то есть там же, где и моллюски. Таким образом, у церкарий отсутствует необходимость в дополнительных приспособлениях для поиска второго хозяина.

В состав другой группы также входят трематоды, личинки которых покидают первого промежуточного хозяина в светлое время суток, однако у них не выявлен период максимальной эмиссии. Одни из них, *Plagiorchiidae* gen. sp. 4, обладают положительным фототаксисом, другие – *Astiotrema*, *Cephalogonimus* Poirier, Odening, 1968, *Cotylurus* Szidat, 1928 и представители семейства *Echinostomidae*, таковым не обладают. Наличие положительной реакции на свет у *Plagiorchiidae* gen. sp. 4, как описано выше, обусловлено участием в их циркуляции головастиков в качестве вторых хозяев. В отличие от выше указанных червей, 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 только один вид *Halipegus japonicus* не обладает какой-либо периодичностью эмиссии церкарий. Эмиссия осуществляется по мере созревания личинок. Церкарии *H. japonicus* в силу своей морфологической адаптации к заражению второго хозяина, а именно – нахождению церкарии в хвостовой камере, способны сохранять инвазионность в течение 15 суток, в отличие от большинства других трематод (Беспрозванных, 2007). Такая продолжительность жизни исключает необходимость периодизма в эмиссии церкарий.

Церкарии трематоды *Pseudocatantropis dvoryadkini* не относятся ни к одной из выше перечисленных групп в связи с тем, что не покидают моллюска, а инцистируются внутри него.

6.2. Поиск и проникновение церкарий во второго хозяина

Среди обнаруженных нами трематод большинство циркулирует с участием вторых промежуточных хозяев, роль которых исполняют земноводные, стрекозы, а также легочные и жаберные моллюски и реже рыбы. У других червей в нашем исследовании цикл осуществляется без участия вторых промежуточных хозяев, и в циркуляции задействованы только первый промежуточный и окончательный хозяева, последний из которых, так или иначе, связан с водной средой. Моллюски сем. *Planorbidae*, исполняющие роль первых промежуточных хозяев трематод, как и перечисленные животные, осуществляют свою жизнедеятельность преимущественно в прибрежье водоемах на хорошо прогреваемом, с плотной водной растительностью мелководье. Таким образом, после эмиссии церкарии оказываются непосредственно в зоне

жизнедеятельности следующего хозяина, где происходит рассеивание личинок или их концентрация на участке водоема с наибольшей численностью второго хозяина. При этом как среди одних, так и других присутствуют виды, церкарии которых обладают активным и пассивным способом инфицирования следующих в цикле хозяев. За исключением двух видов, *Pseudocatatropis dvoryadkini* и *Halipegus japonicus*, обнаруженные трематоды имеют церкарий с локомоционными способностями, которые обладают активным или пассивным способом проникновения во второго хозяина (Рис. 29).

6.2.1. Церкарии с локомоционными способностями и активным проникновением в хозяина

Подавляющее число обнаруженных трематод имеют церкарий обладающих способностью к перемещению в толще воды и активному проникновению во второго хозяина (Табл. 22). При этом церкарии трематод, принадлежащие разным таксономическим группам, но инфицирующие одних и тех же животных, обладают сходными приспособлениями для осуществления контакта между паразитом и хозяином. Так, *Astiotrema*, *Cephalogonimus*, *Haematoloechus*, Plagiorchiidae gen. sp. 4 имеют стилетных церкарий. Представители первых двух родов инфицируют моллюсков, головастиков и рыб, Plagiorchiidae gen. sp. 4 – головастиков, *Haematoloechus* – личинок стрекоз. Для этих трематод характерно сходное поведение церкарий после их эмиссии.

В свободной жизни церкарий выделяют 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, в качестве которого может быть живая или отмершая водная растительность. 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. В первом случае это головастики и рыбы в зоне дисперсии церкарий, во втором – различные моллюски, находящиеся на субстрате. После столкновения с хозяином церкарии прикрепляются к его телу с помощью присосок и проникают внутрь него. В случае с головастиками это происходит в местах прикрепления к телу хозяина, а в случае с моллюсками, рыбами и личинками стрекоз церкарии могут перемещаться по телу хозяина с помощью присосок в поисках наиболее уязвимого места для проникновения. Что касается *Haematoloechus* и Plagiorchiidae gen. sp. 4, то, в отличие

от *Astiotrema* и *Cephalogonimus*, у *Haematoloechus* выражен пик эмиссии церкарий 12-15 час, а церкарии *Plagiorchiidae* gen. sp. 4 обладают положительным фототаксисом. Те и другие имеют ограниченный перечень вторых хозяев, в роли которых выступают соответственно личинки стрекоз рода *Lestes* и головастики. В первом случае церкарии покидают моллюска в период суток с наименьшей активностью личинок стрекоз прибывающих в зоне первого промежуточного хозяина, а во втором случае положительный фототаксис обеспечивает церкариям достижения мест скопления головастиков. Таким образом, наличие дополнительных приспособлений у этих червей увеличивает вероятность нахождения второго хозяина (см. раздел 6.1). Сходное с предыдущими церкариями поведение демонстрируют и церкарии сем. *Echinostomatidae*. Идентичность поведения личинок принадлежащих трематодам систематически далеких групп семейств *Plagiorchiidae*, *Cephalogonimidae* и *Echinostomatidae* объясняется участием в их жизненных циклах одних и тех же вторых хозяев (Табл. 22).

Своеобразным поведением в составе этой группы трематод выделяются представители родов *Neodiplostomum*, *Tylodelphys*, *Cotylurus*, *Trichobilharzia* и *Sanguinicola*. Этим 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 (Табл. 22; Рис. 29). У *Neodiplostomum* это головастики, а у *Sanguinicola* и *Tylodelphys* – рыбы, которые в светлое время суток многочисленны на мелководье, то есть в наиболее освещенных и прогреваемых участках водоема. У *Trichobilharzia* хозяевами являются птицы, жизнедеятельность которых неразрывно связана с водоемами (водоплавающие птицы, проводящие часть своей жизни на поверхности водоема или стоящие на мелководье). Церкарии этих червей держатся в толще воды и обладают дискретной локомоцией, что с одной стороны, обеспечивает их пребывание в зоне наибольшей вероятности контакта со вторым хозяином, с другой – снижает энергетические затраты и, естественно, пролонгирует жизнь паразита. После выхода из моллюска происходит перемещение церкарий в зону пребывания хозяина. В этот период (1-2 часа) у церкарий наблюдается постоянное направленное движение. Оказавшись в зоне пребывания хозяина, церкарий чередуют активное движение с пассивным флотированием. После флотирования и опускания на дно под действием силы тяжести следует их активизация и перемещение в вертикальном направлении в верхние слои воды. Для церкарий этой группы характерно наличие положительного реотаксиса – внеочередной активизации при возникновении

турбулентных токов, вызванных как потенциальным хозяином, так и другими объектами. В этот момент движение церкарий происходит в горизонтальном направлении, в направлении объекта создавшего колебание воды. Данное приспособление повышает вероятность контакта паразита с хозяином. Именно в момент движения церкарии наталкиваются на объект, и если это хозяин паразита, то прикрепляются к телу животного и проникают в него с помощью ротового органа и желез проникновения. Виды рода *Neodiplostomum* проникают в местах прикрепления церкарий к телу головастиков, а *Tylodelphys* sp. способны перемещаться по телу рыб в направлении ее глаз куда и проникают.

Все вышесказанное также характерно и для *Cotylurus hebraicus*, но в связи с использованием моллюсков в качестве вторых хозяев у них отсутствует положительная реакция на освещенность.

6.2.2. Церкарии с локомоторными способностями и пассивным проникновением в хозяина

К этой группе относятся церкарии видов *Pseudocatantropis multipapillus* n. sp., *Tetraserialis tscherbakovi*, 3 вида из семейства Paramphistomidae, *Diplodiscus mehrai* и *D. japonicus*, а также *Azygia robusta* (Дворядкин, Беспрозванных 1981; Дворядкин и др., 1983; Дворядкин, 1989; Беспрозванных, 2005). За исключением *Azygia* для остальных червей характерна способность образовывать адолескарии во внешней среде, при заглатывании которых и происходит инфицирование второго (окончательного) хозяина. Для указанных нотокотилид и парамфистом это единственный путь инфицирования второго хозяина. У церкарий этих трематод, как и у церкарий предыдущей группы червей, проявляется дискретность в свободной жизни. После 30-60 минут активного плавания у личинок начинает чередоваться активное плавание с редкими кратковременными моментами перемещения по субстрату. В этот период церкарии инцистируются на водной растительности или раковинах моллюсков, находящихся в наиболее освещенных участках водоема. Окончательный хозяин проглатывает адолескарии нотокотилид при питании моллюсками или водной растительностью (утиные, грызуны) или парамфистом на водопое (крупный скот). Основное значение в выборе места для образования адолескарий у рассматриваемых трематод определяет степень освещенности субстрата. В естественных условиях в период пика эмиссии церкарий хорошо освещена большая часть поверхности водоема, что, в свою очередь, способствует быстрому достижению большинства церкарий предпочитаемого места инцистирования. Данная адаптация трематод предопределена особенностями образа жизни хозяев, в том числе и особенностями питания. Предпочитаемые объекты питания утиных и грызунов – растительность и

беспозвоночные, которых они добывают из приповерхностных слоев воды во время нахождения на водоеме, а копытные в процессе водопоя поглощают воду и вместе с ней различные водные объекты с адолескариями парамфистом.

Что касается видов рода *Diplodiscus*, то у них инфицирование второго хозяина через образование адолескарий вторично. Основным способом инфицирования земноводных – при заглатывании ими церкарий червей этого рода. Церкарии *Diplodiscus*, также как и в вышеописанном случае, обладают локомоцией, при этом очень активной. Однако в поведении личинок отсутствует дискретность. На протяжении всего свободного времени жизни (Табл. 22) церкарии, переместившись в направлении наиболее освещенного участка, активно двигаясь в толще воды. В естественном водоеме – это прибрежные воды, где церкарии легко становятся добычей многочисленных головастиков. Не съеденные церкарии инцистируются в зоне наибольшей концентрации головастиков и в таком виде сохраняют инвазионность в течение 3-4 суток.

У еще одного представителя из этой группы – *Azygia robusta* сформировалось совершенно отличное от предыдущих церкарий приспособление к инфицированию второго хозяина – рыб. Поведение церкарий этого вида напоминает поведение личинок комаров, служащих кормом для молоди рыб, 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 *Pseudocatatropis dvoryadkini*, как и для европейского вида *Pseudocatatropis joyeuxi*, свойственен уникальный для семейства Notocotylidae жизненный цикл. Церкарии этих червей не покидают моллюска после выхода из редий, а образуют метацеркарии внутри первого промежуточного хозяина. При этом происходит инцистирование недоразвитых церкарий, у которых, в отличие от других представителей

Notocotylidae, не пигментированное тело и короткий, недоразвитый хвост. Наличие зачатка хвоста у церкарий свидетельствует о том, что для паразита орган, некогда функционально важный в реализации жизненного цикла, перестал быть необходимым. Формирование такого жизненного цикла могло произойти в результате сочетания различных внешних и внутренних процессов. Процесс перехода от одного варианта жизненной стратегии к другой отмечается у ряда видов трематод, например, у *Mosesia okabei* Koga, 1954, инвазионные стилетные церкарии которой инцистируются в спороцистах при наступлении низких температур, а при положительных температурах среды церкарии покидают первого промежуточного хозяина (Беспрозванных, 2000 а). Появление способности к инцистированию внутри первого промежуточного хозяина у *P. dvoryadkini* с большой долей вероятности – результат молекулярных трансформаций. Такие изменения могли привести к разделению церкарий на группы особей, одни из которых покидают моллюска, а другие инцистируются внутри хозяина. По всей видимости, способность инцистирования внутри первого промежуточного хозяина обеспечила *P. dvoryadkini* наиболее благоприятные условия для реализации жизненного цикла. Преимущества такого варианта состоят в том, что при эмиссии церкарий и их инцистировании во внешней среде большая часть адолескарий не попадает в окончательного хозяина, и все адолескарии могут погибнуть при понижении температуры среды до минусовых значений. В тоже время инцистирование церкарий внутри хозяина возможно и при низких плюсовых температурах, а метацеркарии остаются инвазионными в течение жизни моллюска – 2-3 года. В инфицированных моллюсках накапливается до нескольких тысяч метацеркарий. Окончательные хозяева этой трематоды – утиные, для которых моллюски представляют один из основных объектов питания. Вероятно, сочетание вышеобозначенных факторов обеспечило лучшие возможности для реализации жизненного цикла особей, которые приобрели способность инцистирования внутри первого промежуточного хозяина.

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 а).

Некоторые особенности биологии, обнаруженных нами, трематод и их взаимоотношений со вторым хозяином

Трематоды	Период эмиссии/пик эмиссии церкарий (час)	Продолжительность жизни (час)	Таксисы			Способ проникновения во второго хозяина	Второй хозяин	Локализация
			фото-	гео-	рео-			
<i>A. odhneri</i>	Светлое время суток /без пика эмиссии	Не установлена	-	-	-	Активный	Моллюски <i>H. suffunensis</i> , <i>A. centrifugops</i> , головастики <i>R. dybowskii</i> , пресноводные рыбы <i>P. glenii</i>	Мышцы
<i>C. japonicus</i>	Светлое время суток /без пика эмиссии	Не установлена	-	-	-	Активный	Моллюски <i>H. suffunensis</i> , <i>A. centrifugops</i> , головастики <i>R. dybowskii</i> , пресноводные рыбы <i>P. glenii</i>	Мышцы
<i>H.nanchangensis</i>	Светлое время суток / 12-15	8-9	-	-	-	Активный	Личинки стрекоз из рода <i>Lestes</i>	Ткани тела
Plagiorchiidae gen. sp. 4	Светлое время суток / без пика эмиссии	24	+	-	-	Активный	головастики <i>R. dybowskii</i>	Мышцы
<i>C. hebraicus</i>	Светлое время суток /без пика эмиссии	Не установлена	-	-	+	Активный	<i>H. suffunensis</i> , <i>P. semiglobosa</i> , <i>A. centrifugops</i> , <i>L. ussuriensis</i>	Внутренностный мешок
<i>N. oriolinum</i>	Светлое время суток / 12-15	Не установлена	+	-	+	Активный	головастики <i>R. dybowskii</i>	Мышцы
<i>N. seoulense</i>	Светлое время суток / 12-15	24	+	-	+	Активный	головастики <i>R. dybowskii</i>	Мышцы
<i>Neodiplostomum</i> sp. 1	Светлое время суток / 12-15	8-16	+	-	+	Активный	головастики <i>R. dybowskii</i>	Мышцы
<i>Tylodelphys</i> sp.	Светлое время суток / 12-15	24	+	-	+	Активный	<i>P. glenii</i>	Глаза и ткани вокруг глаз
<i>Trichobilharzia</i> sp. 1	Светлое время суток / без пика эмиссии	Не установлена	+	-	+	Активный	Водоплавающие птицы (Скрябин, 1951)	Кровеносная система (Скрябин, 1951)
<i>Trichobilharzia</i> sp. 2	Светлое время суток / без пика эмиссии	Не установлена	+	-	+	Активный	Водоплавающие птицы (Скрябин, 1951)	Кровеносная система (Скрябин, 1951)

Окончание таблицы 22

Трематоды	Период эмиссии/пик эмиссии церкарий (час)	Продолжительность жизни (час)	Таксисы			Способ проникновения во второго хозяина	Второй хозяин	Локализация
			фото-	гео-	рео-			
<i>Sanguinicola</i> sp. 1	Светлое время суток/10-14	Не установлена	+	-	+	Активный	Рыбы (Скрябин, 1951)	Кровеносная система (Kirk, Lewis 1993)
<i>Sanguinicola</i> sp. 2	Светлое время суток/10-14	Не установлена	+	-	+	Активный	Рыбы (Скрябин, 1951)	Кровеносная система (Kirk, Lewis 1993)
<i>E. miyagawai</i>	Светлое время суток/без пика эмиссии	Не установлена	-	-	-	Активный	Моллюски, головастики <i>R. dybowskii</i>	Мышцы, внутренностный мешок
<i>E. cinetorchis</i>	Светлое время суток/без пика эмиссии	12-18	-	-	-	Активный	Моллюски (Chai, 2019), головастики <i>R. dybowskii</i>	Мышцы, внутренностный мешок
<i>D. mehrai</i>	Светлое время суток/11-14	8-12	+	-	-	Пассивный	головастики <i>R. dybowskii</i>	Мышцы
<i>D. japonicus</i>	Светлое время суток/11-14	8-12	+	-	-	Пассивный	головастики <i>R. dybowskii</i> ,	Мышцы
<i>P. multipapillus</i> n. sp.	Светлое время суток/11-14	Инцистируются после 30-60 минут активного плавания	+	-	-	Пассивный	<i>A. platyrhynchos</i> dom.	Слепые отростки кишечника
<i>P. dvoryadkini</i>	Не покидают моллюска	-	-	-	-	Пассивный	<i>A. platyrhynchos</i> dom.	Слепые отростки кишечника
<i>H. japonicus</i>	По мере созревания, вне зависимости от времени суток	36	-	+	-	Пассивный	Ostracoda gen. sp., Cyclopidae gen. sp. и <i>Daphnia</i> sp. (Беспрозрачных, 2007)	Ткани тела

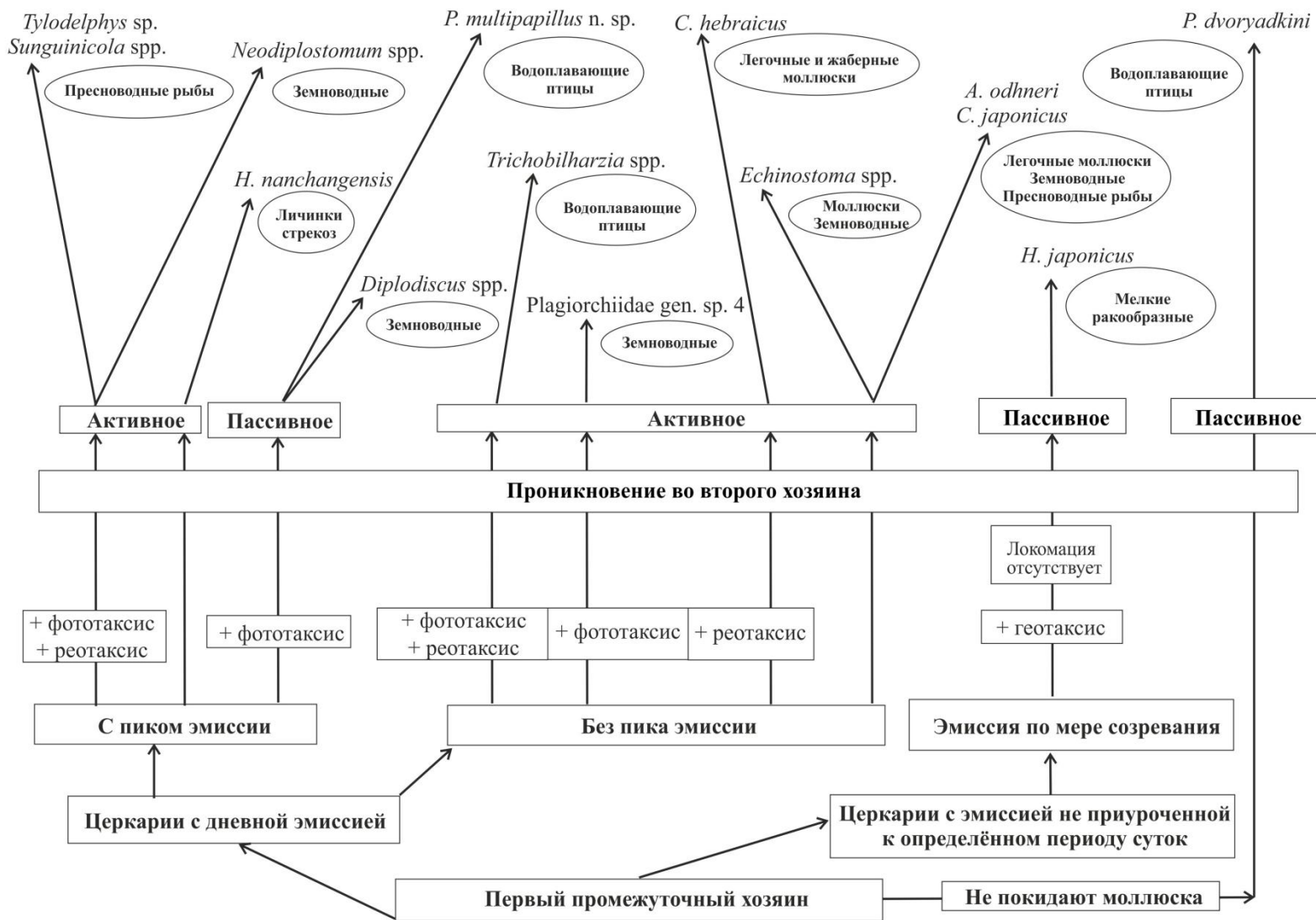


Рисунок 29 – Адаптации церкарий к заражению вторых хозяев.

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

Изучение путей циркуляции трематод имеет большое значение при выявлении сходства и различий в процессах развития, закономерностях онтогенеза паразита и становления взаимоотношений в системе паразит-хозяин. Кроме того, такие данные дают возможность предопределить состав хозяев при изучении жизненных циклов близкородственных видов паразитов, а также установить источник заражения эпизотологически и эпидемиологически значимыми возбудителями паразитарных заболеваний. Анализ путей циркуляции трематод проводился неоднократно и затрагивал трематод, осуществляющих жизненные циклы как с участием легочных, так и жаберных брюхоногих моллюсков в качестве первых промежуточных хозяев сосальщиков (Wisniewski, 1958; Алексеев, 1967; Карманова, 1975; Мехралиев, 1993; Беспрозванных, 2000 а; Чихляев и др., 2012 и др.). Однако в большинстве опубликованных работ рассматривались пути циркуляции трематод или связанные с первыми промежуточными хозяевами – жаберными моллюсками или такие данные были получены для трематод вне зависимости от таксономической принадлежности первого промежуточного хозяина. Нами данные о путях циркуляции получены для трематод, в жизненном цикле которых роль первого промежуточного хозяина исполняют представители сем. Planorbidae.

По результатам проведенных исследований выделено 14 путей циркуляции трематод, осуществляющих свой жизненный цикл с участием моллюсков сем. Planorbidae юга ДВ России.

1. Моллюск → птица. Такой путь циркуляции встречается у трематоды *Pseudocatropis dvoryadkini*. Черви *P. dvoryadkini*, несмотря на принадлежность семейству Notocotylidae, церкарии подавляющего большинства видов которого покидают моллюска и инцистируются во внешней среде, имеют усеченный жизненный цикл. Церкарии *P. dvoryadkini* не покидают моллюсков, а образуют метацеркарии внутри них. Заражение окончательного хозяина происходит при проглатывании моллюска. По результатам исследований, в одном моллюске может находиться до 500 метацеркарий. Промежуточный хозяин *P. dvoryadkini* моллюск *Helicorbis suffunensis*, а окончательный хозяин, в эксперименте – утка. В естественной среде в качестве окончательных хозяев могут выступать водоплавающие птицы, с большой долей вероятности утиные, в спектр питания которых входят моллюски.

2. Моллюск → церкария → рыба. По такому пути, согласно литературным данным, развиваются представители семейства Apogocotylidae (Erickson, Wallace, 1959; Kirk, Lewis, 1992, 1993). Нами обнаружены две разновидности церкарий, входящих в это семейство – *Sanguinicola* sp. 1 и *Sanguinicola* sp. 2. Первым промежуточным хозяином *Sanguinicola* sp. 1 служат моллюски *Helicorbis suffunensis*, а *Sanguinicola* sp. 2 – *Anisus centrifugops*. К сожалению, экспериментально не установлен окончательный хозяин этих трематод, но мы считаем, что пути циркуляции *Sanguinicola* sp. 1 и *Sanguinicola* sp. 2 не отличается от описанных в литературе путей циркуляции представителей семейства Apogocotylidae.

3. Моллюск → церкария → птица. По литературным данным такой путь циркуляции свойственен представителям рода *Trichobilharzia* (Скрябин, 1951). В нашем материале это *Trichobilharzia* sp. 1 и *Trichobilharzia* sp. 2. Представители этого рода – паразиты кровеносной системы птиц, инфицирование которых происходит непосредственно церкариями, проникающими через наружные покровы окончательного хозяина.

4. Моллюск → церкария или адолескария → земноводное. Такой путь циркуляции свойственен для трематод из рода *Diplodiscus*. У видов этого рода двукратный жизненный цикл. Промежуточный хозяин трематод *D. mehrai* и *D. japonicus* – моллюск *Anisus centrifugops*, а окончательный хозяин – *Rana dybowskii*. Для *Diplodiscus* sp. роль промежуточного хозяина исполняет моллюск *Helicorbis suffunensis*. Нами установлено, что заражение земноводных может происходить при заглатывании ими как церкарий, так и адолескарий (Besprozvannykh et al., 2018).

5. Моллюск → адолескария → птица. Жизненный цикл с образованием адолескарий во внешней среде характерен для подавляющего большинства представителей семейства Notocotylidae, в том числе, и для *Pseudocatantropis multipapillus* n. sp., у которых церкарии инцистируются на различных объектах водоема. При этом, например, у церкарий *P. multipapillus* n. sp. явно выражена приспособленность инцистирования на раковинах моллюсков. В эксперименте более 70% церкарий, покинувших первого промежуточного хозяина, инцистировалось на раковинах моллюсков, остальные 30% – на водной растительности. Промежуточный хозяин этого червя – моллюск *Helicorbis suffunensis*. В дальнейшем окончательные хозяева проглатывают адолескарии вместе с моллюсками или водной растительностью. В эксперименте в качестве окончательных хозяев нами были использованы утята. В естественных условиях, вероятно, роль окончательных хозяев выполняют утиные.

6. Моллюск → адолескария → млекопитающее. Такой путь циркуляции присущ трематодам *Paramphistomum ichikawai*, *Paramphistomum petrowi*, *Calicophoron ijimai* и

Tetraserialis tscherbakovi (Дворядкин и др., 1981 а; Дворядкин и др., 1981 б; Дворядкин, 1989). Согласно литературным данным, роль первых промежуточных хозяев трематоды *P. ichikawai* исполняют пять видов моллюсков: *Helicorbis suffunensis*, *Polypylis semiglobosa*, *Anisus centrifugops*, *A. subfiliaris* и *A. minusculus*, а трематоды *P. petrowi* и *C. ijimai* развиваются с участием *A. minusculus* и *H. suffunensis* соответственно. После выхода из моллюска церкарии этих трематод образуют адолескарии на различном субстрате в прибрежной зоне водоема. Инфицирование трематодами окончательных хозяев – жвачных животных происходит на водопое, когда вместе с водой из водоема в пищеварительный тракт хозяина попадает субстрат с адолескариями парамфистом. Что касается трематоды *T. tscherbakovi*, то В.А. Дворядкин (1989) установил, что в естественных условиях первый промежуточный хозяин этого червя – моллюск *A. minusculus*. После выхода из моллюска церкарии, так же как и у парамфистом, инцистируются во внешней среде и становятся источником инфицирования мышевидных грызунов (Дворядкин, 1989).

7. Моллюск → рыба → рыба. Цикл развития характерен для представителя рода *Azygia* (*A. robusta*). По данным, полученным В.В. Беспрозванных (2005), первым промежуточным хозяином этого червя являются моллюск *Anisus centrifugops*, а окончательными – разные виды хищных рыб (таймень, ленки, хариус и щука). Цикл паразита полностью не изучен, однако по аналогии с другим представителем этого рода, *A. hwangtsiytii* Tsin, 1933, роль второго промежуточного хозяина могут исполнять – мелкие рыбы объекты питания хищных рыб (Беспрозванных, 2005).

8. Моллюск → моллюск → птица. По такому пути циркулирует трематода *Cotylurus hebraicus*. Первый промежуточные хозяева этого червя – моллюски *Polypylis semiglobosa*, роль вторых хозяев также выполняют моллюски видов *Helicorbis suffunensis*, *P. semiglobosa*, *Anisus centrifugops* и *Lymnaea ussuriensis*. Следует отметить, что для *C. hebraicus*, как и для других представителей рода *Cotylurus* Szidat, 1928, характерно явление гиперпаразитизма. Церкарии проникают не только в тело моллюсков, но и в находящиеся в них партенит другого вида, где достигают инвазионной стадии. В проведенном эксперименте до 30% метацеркарий от обнаруженных в одном моллюске находились в материнских спороцистах и редиях трематоды *Halipegus japonicus*. Окончательным хозяином *C. hebraicus* в нашем эксперименте, стал цыпленок *Gallus gallus* dom. В естественных условиях роль окончательных хозяев этой трематоды выполняют пастушковые и утиные птицы (Судариков, 1984).

9. Моллюск → личинка стрекозы → земноводное. Циркуляция характерна для *Haematoloechus nanchangensis*. Первыми промежуточными хозяевами *H. nanchangensis* служат моллюски *Polypylis semiglobosa*. В роли вторых промежуточных хозяев выступают

личинки стрекоз рода *Lestes*. Нами в эксперименте окончательный хозяин не установлен. Основываясь на данных В.В. Беспрозванных, окончательными хозяевами этой трематоды служат лягушки (Беспрозванных, 2000 б).

10. Моллюск → земноводное, рептилия → млекопитающее. Этот путь циркуляции встречается у трематод *Neodiplostomum seoulensis*. Первыми промежуточными хозяевами для этого червя служат моллюски *Helicorbis suifunensis*, а вторыми – головастики *Rana dybowskii*. В роли окончательного хозяина для этого червя в эксперименте нами были использованы цыплята *Gallus gallus dom.* По литературным данным вторыми промежуточными хозяевами этой трематоды могут также являться головастики и лягушки *Rana nigromaculata* Hallowell, 1861, змеи *Rhabdophis tigrina* (Boie, 1826), а окончательными хозяевами в естественных условиях крысы – *Rattus norvegicus*, мыши *Apodemus agrarius* и человек (Chai, 2019).

11. Моллюск → земноводное → птица, млекопитающее. По такому пути осуществляется циркуляция трематоды *Neodiplostomum oriolinum*. Первый промежуточный хозяин для этого червя – моллюск *Helicorbis suifunensis*, второй – головастики *Rana dybowskii*, а окончательный хозяин в естественных условиях – иволга черноголовая *Oriolus chinensis* Linnaeus, 1766 (Ошмарин, 1963), а в проведенном нами эксперименте – цыпленок *Gallus gallus dom.* Кроме того, ранее экспериментально было установлено, что роль окончательного хозяина трематоды могут исполнять крысы *Rattus norvegicus* (Беспрозванных, 2009).

12. Моллюск → моллюск, земноводное → птица. Циркуляция свойственна трематодам *Echinostoma miyagawai* и *E. cinetorchis*. Первый промежуточный хозяин *E. miyagawai* – моллюск *Anisus centrifugops*, второй – моллюски *Lymnaea auricularia* и *Anisus centrifugops* и головастики *Rana dybowskii*. В качестве окончательного хозяина в эксперименте нами были использованы утки *Anas platyrhynchos dom.* В естественных условиях в роли окончательного хозяина этой трематоды выступают водоплавающие птицы. Что касается трематоды *E. cinetorchis*, то ее жизненный цикл в целом идентичен таковому у *E. miyagawai*. Единственное отличие: в качестве вторых промежуточных хозяев, помимо головастиков, были инфицированы углозубы и моллюски рода *Boreoelona*. В естественных условиях окончательными хозяевами *E. cinetorchis* числятся курицы, утки, крысы, мыши, собаки и человек (Chai, 2019).

13. Моллюск → моллюск, рыба, земноводное → рептилия. Этот путь циркуляции встречается у двух из изученных видов трематод: *Astiotrema odhneri* и *Cephalogonimus japonicus*. Жизненный цикл этих червей во многом схож. Первым промежуточным хозяином трематод является моллюск *Anisus centrifugops*, вторыми промежуточными

хозяевами могут быть моллюски *Helicorbis suifunensis* и *A. centrifugops*, головастики *Rana dybowskii* и рыбы *Perccottus glenii*, а роль окончательного хозяина выполняет черепаха *Pelodiscus sinensis*. Широкий спектр вторых промежуточных хозяев в циркуляции *A. odhneri* и *C. japonicus*, вероятнее всего, обусловлен исторически сложившимися взаимосвязями в системе трематод *A. odhneri* и *C. japonicus* – хозяин *P. sinensis*. В основе становления этой системы лежат пищевые связи *P. sinensis*.

14. Моллюск → ракообразное → личинка стрекозы → земноводное или рыба. Такой жизненный цикл встречается у трематоды *Halipegus japonicus*. Первыми промежуточными хозяевами этого паразита являются моллюски *Polypylis semiglobosa* и *Helicorbis suifunensis*, по литературным данным вторыми хозяевами становятся членистоногие *Ostracoda*, Cyclopidae и *Daphnia*, а третьими – личинки стрекоз из родов *Cordulia* и *Aeschna* Fabricius, 1775. Облигатные окончательные хозяева – лягушки *Rana dybowskii*, у которых черви локализуются под языком. При этом в эксперименте было установлено, что черви *H. japonicus* из личинок стрекоз могут инфицировать рыб *Perccottus glenii* и *Tachysurus fulvidraco* (Richardson, 1846) (Беспрозванных, 2007). У рыб ювенильные черви локализуются на границе ротовой полости и желудка. Проведенное нами обследование *Perccottus glenii* из водоема, с которым было связано исследование *H. japonicus* (Беспрозванных, 2007), позволило обнаружить в рыбах половозрелых червей этого вида. Не исключено, что в данном случае реализовались некогда имевшиеся возможности паразита к инфицированию рыб.

В результате проведенных исследований установлено, что в подавляющем большинстве случаев циркуляция осуществляется по диксенному (12 видов) и триксенному типам (9 видов). В одном случае (*Halipegus 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 *Pseudocatatropis* 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) (Табл. 23). Кроме того, в 7 случаях инфицирование окончательного хозяина происходит через инцистирование церкарий во внешней среде, и в 27 случаях церкарии инфицируют непосредственно второго промежуточного хозяина, при проглатывании которого происходит заражения окончательного хозяина (Табл. 23). Два представителя

рода *Diplodiscus* обладают обоими способами инфицирования окончательного хозяина: как непосредственно церкариями, так и через образование адолескарий.

Сравнительный анализ полученных нами данных и данных по составу вторых промежуточных и окончательных хозяев трематод из переднежаберных пресноводных моллюсков выявил ряд различий в значимости отдельных групп животных для циркуляции трематод. Для сравнения были использованы данные, подтвержденные экспериментальными исследованиями, полученные нами и другими авторами о путях циркуляции среди 37 известных видов трематод из Planorbidae, 28 из Bithyniidae (*Boreoelona* и *Parafossarulus* Annandale, 1924) и 28 из Semisulcospiridae Morrison, 1952 (*Parajuga* Prozorova, Starobogatov, 2003) юга ДВ России (Дворядкин, 1977, 1980; Беспрозванных, 2000 а и др.). Результаты анализа показали значительное различие в количестве случаев участия пойкилотермных животных в циркуляции трематод из первых промежуточных хозяев легочных и жаберных моллюсков. Среди холоднокровных позвоночных в циркуляции трематод из легочных моллюсков в большинстве случаев роль хозяев исполняют земноводные (10 случаев)+рептилии (3). Рыбы зафиксированы как хозяева только в 6 случаях (Рис. 30). В тоже время, у жаберных моллюсков земноводные в 4 случаях участвуют в циркуляции трематод. Эти случаи связаны с трематодами из моллюсков сем. Bithyniidae. При этом циркуляция 15 видов трематод из битиниид осуществляется с участием рыб (Рис. 30). 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. 30).

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 формирование фауны трематод этих групп гастропод. Можно с определенной долей уверенности говорить, что на каком-то из этапов становления жизненных циклов и формирования фауны трематод из легочных моллюсков, последние 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 возможных причин различий не представляется возможным, так как отсутствует значительный блок

информации о жизненных циклах представителей сем. Plagiorchiidae, у которых в циркуляции могут участвовать членистоногие.

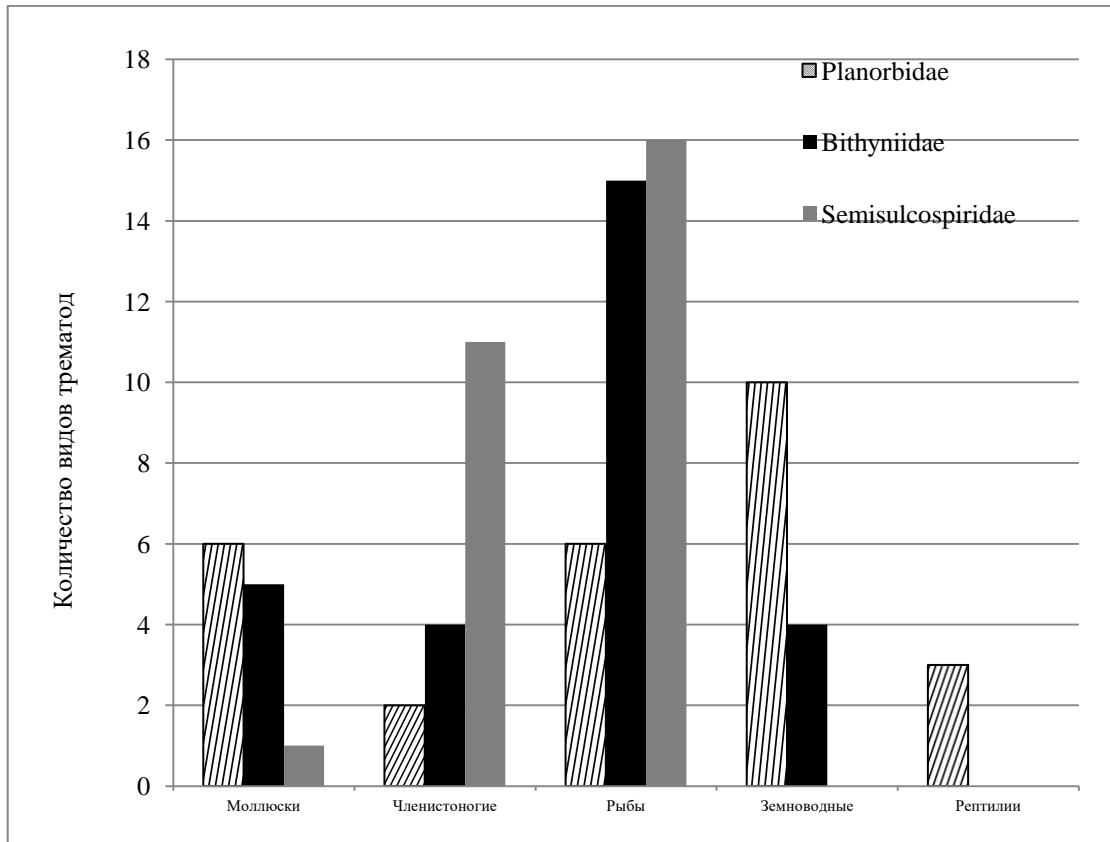


Рисунок 30 – Случаи использования различных пойкилотермных животных в циркуляции трематод.

Пути циркуляции некоторых трематод, использующих в качестве первых промежуточных хозяев пресноводных легочных моллюсков из семейства Planorbidae

	Трематода	Второй промежуточный хозяин					Окончательный хозяин				
		моллюск	членистоногое	рыба	земноводное	рептилия	рыба	земноводное	рептилия	птица	млекопитающее
1	<i>A. odhneri</i>	+	-	+	+	-	-	-	+	-	-
2	<i>C. japonicus</i>	+	-	+	+	-	-	-	+	-	-
3	<i>H. nanchangensis</i>	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-
4	<i>C. hebraicus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-
5	<i>N. oriolinum</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+
6	<i>N. seoulensis</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+
7	<i>E. miyagawai</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	+	-
8	<i>E. cinetorchis</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	+	+
9	<i>D. mehrai</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
10	<i>D. japonicus</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
11	<i>P. dvoryadkini</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
12	<i>P. multipapillus</i> n. sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
13	<i>H. japonicus</i>	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-
14	Plagiorchiidae gen. sp. 4	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
15	<i>Trichobilharzia</i> sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
16	<i>Trichobilharzia</i> sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
17	<i>Sanguinicola</i> sp. 1	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
18	<i>Sanguinicola</i> sp. 2	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
19	<i>P. ichikawai</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
20	<i>P. petrowi</i> ,	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
21	<i>C. ijimai</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
22	<i>T. tscherbakovi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
23	<i>A. robusta</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-

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

Сбор моллюсков сем. Planorbidae осуществлялся на территории от южных до северных районов Приморского края и в пойменном стоячем водоеме бассейна р. Анюй на территории Хабаровского края. На наличие партенит и церкарий исследована 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. 1, 24).

В целом результаты обследования моллюсков показали наибольшую инфицированность у *Anisus centrifugops* (9.2%) и *Polypylis semiglobosa* (8.5%), а наименьшую у *Helicorbis sujfunensis* (5.9%), однако для каждого отдельного локалитета, это соотношение не одинаково. В черте города Владивостока и в бассейне реки Уссури наиболее инфицированными оказались *P. semiglobosa* (11.6% и 7.7% соответственно), а наименее – *H. sujfunensis* (1.3% и 1.6% соответственно). Для *A. centrifugops* эти показатели 8.9% и 2.1% соответственно. В тоже время в бассейнах рек Анюй, Раздольная и озера Ханка, наибольшая инфицированность была отмечена у *H. sujfunensis* (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*, 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 как у рода *Boreoelona* и у планорбид – не более 2-4 лет. Короткий срок жизни последних ограничивает возможность накопления инфицированных особей в популяции моллюсков. В течение короткого времени на смену старого поколения гастропод, среди которого есть инфицированные особи, приходит новое поколение –

неинфицированная молодь моллюсков. Процесс инфицирования начинается с нуля. При этом инфицированность моллюсков во многом будет зависеть как от погодных 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 (Табл. 24), в то время как у *Parajuga* в этом же регионе 28 видов из 16 семейств (Беспрозванных, 2000 а), а у *Boreoelona* и *Parafossarulus* 17 и 11 видов соответственно (данные предоставлены Беспрозванных В.В.).

Анализ полученных нами данных о взаимосвязи зараженности моллюсков партенитами трематод и видового разнообразия последних показал, что с участием моллюсков *H. sujfunensis*, имеющих наименьшие показатели зараженности (Табл. 1), 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. sujfunensis*, 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. sujfunensis* через каждого из них развивается по три вида трематод, один из которых общий для этих моллюсков (Табл. 24). В бассейне реки Уссури также наиболее заражены *P. semiglobosa*, но с их участием развивается 1 вид трематод, а с *H. sujfunensis*, у которого низкие показатели экстенсивности, циркулирует 2 вида трематод (Табл. 24). Один вид червей общий для этих моллюсков. Сходная ситуация и в бассейне реки Раздольная и озера Ханка (Табл. 24).

Помимо наших исследований, анализ литературных данных показал, что на территории юга ДВ, моллюски рода *Anisus* исполняют роль первого промежуточного хозяина для *Paramphistomum petrowi*, *Tetraserialis tscherbakovi* 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).

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

Окончание таблицы 24

	Бассейн р. Раздольная			Бассейн р. Анюй			Бассейн р. Уссури			Пойменные водоемы бассейна оз. Ханка			Водоемы в черте г. Владивосток		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
	Семейство Echinostomatidae														
<i>E. miyagawai</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0
<i>E. cinetorchis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	8	0	0	0
	Семейство Diplodiscidae														
<i>D. mehrai</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	10	0	0
<i>D. japonicus</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0
<i>Diplodiscus</i> sp.	0	8	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Семейство Notocotylidae														
<i>P. dvoryadkini</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>P. multipapillus</i> n. sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0
	Семейство Halipegidae														
<i>H. japonicus</i>	0	15	14	0	0	0	0	0	0	0	11	11	0	11	16
	Семейство Schistosomatidae														
<i>Trichobilharzia</i> sp. 1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trichobilharzia</i> sp. 2	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Семейство Aporocotylidae														
<i>Sanguinicola</i> sp. 1	0	7	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sanguinicola</i> sp. 2	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Всего заражено моллюсков	21	55	31	0	18	0	1	8	4	23	50	30	18	18	24
Число видов трематод	5	8	4	0	3	0	1	2	1	4	4	5	2	3	3
Экстенсивность, %	9.6	22.3	14.0	0	38.2	0	2.1	1.6	7.7	13.4	17.0	5.3	8.9	1.3	11.6

Примечание: 1- *Anisus centrifugops*; 2 – *Helicorbis suifunensis*; 3 – *Polypylis semiglobosa*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам проведенных исследований и литературным данным установлено, что с участием наиболее распространенных на юге ДВ России моллюсков из семейства Planorbidae (*Polypylis semiglobosa*, *Helicorbis suffunensis* и *Anisus centrifugops*) циркулирует 37 видов трематод. Для 16 из этих видов определены пути циркуляции и представлена морфометрия стадий развития червей. На основании полученных данных проанализированы особенности поведения церкарий различных видов во внешней среде и их способность нахождения и инфицирования хозяев, а также выявлен круг вторых и окончательных хозяев.

Вследствии обследования планорбид юга ДВ России на зараженность партенитами установлена их низкая инфицированность при наличии достаточно большого видового разнообразия трематод. Причины этого связываются нами с комплексом факторов, в составе которых можно выделить особенности обитания моллюсков, продолжительность их жизни, наличие инфицированных окончательных хозяев, климатические условия и т.д. Также зафиксировано, что наибольшее число из обнаруженных видов трематод в качестве вторых промежуточных и окончательных хозяев среди холонокровных животных используют земноводных.

Кроме того, использование комплексного подхода в исследовании трематод, включающего получение морфологических, биологических и генетических данных, с одной стороны, выявило недостаточность только морфологических критериев для видовой и родовой диагностики исследуемых объектов, а с другой, – показало, что молекулярные данные в отрыве от морфологии и биологии паразитов могут не только не решать проблемы систематики, но их и усугублять.

Изучение видового состава трематод, развивающихся с участием первых промежуточных хозяев – моллюсков из сем. Planorbidae, позволило установить, что на территории юга ДВ России циркулируют трематоды видов *Neodiplostomum seoulense*, *Echinostoma cinetorchis* и *Trichobilharzia* spp., зарегистрированные как паразиты человека. Первые два способны паразитировать у человека на половозрелой стадии, а последние – вызывают аллергическую реакцию при попытке проникновения церкарий через кожные покровы (Seo et al., 1982; Shoop, 1989; Chamot et al., 1998; Horak et al., 2002; Chai, 2007; Chai et al., 2009; Chai, 2019). Помимо этих трематод, которые уже были ранее зарегистрированы у человека, через моллюсков *P. semiglobosa*, *H. suffunensis* и *A. centrifugops* на юге ДВ развиваются и черви, относящиеся к списку потенциально опасных для человека, а именно: *Neodiplostomum oriolinum* и *Echinostoma miyagawai* (Chai, 2019).

Тем не менее, несмотря на проведенные исследования, остается еще много нерешенных вопросов, касающихся состава фауны, биологии, филогении и систематики трематод, циркулирующих с участием легочных моллюсков из семейства Planorbidae на территории юга ДВ России. В частности, это касается видов *Echinostoma revolutum*, *Echinoparyphium recurvatum*, *Hypoderaeum conoideum* и других, известных как паразиты человека (Chai, 2019), которые ранее были обнаружены на половозрелой стадии у животных юга ДВ России (Ошмарин, 1963), но не зарегистрированы в настоящем исследовании.

ВЫВОДЫ

1. Согласно собственным и литературным данным, на юге Дальнего Востока России с участием легочных моллюсков *Polypylis semiglobosa*, *Helicorbis suifunensis* 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 *Pseudocatantropis 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.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акимова, Л.Н. Фауна трематод озера Нарочь / Л.Н. Акимова, В.П. Курченко // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов: Материала Международной научно-практической конференции и X зоологической конференции. – Минск, 2009. – С. 13–15.
2. Акимова, Л.Н. Церкарии трематод озера Нарочь, Беларусь / Л.Н. Акимова // Теоретические и практические проблемы паразитологии. Материалы международной научной конференции. – Москва, 2010. – С. 14–18.
3. Акимова, Л.Н. Видовое разнообразие личинок трематод брюхоногих моллюсков водоемов Беларуси / Л.Н. Акимова, В.В. Шималов, Е.И. Бычкова // Паразитология, 2011. – Т. 45. – Вып. 4. – С. 287–305.
4. Акимова, Л.Н. Личинки трематод пресноводных моллюсков водоемов Беларуси / Л.Н. Акимова, Е.И. Бычкова // Материалы V всероссийской конференции с международным участием по теоретической и морской паразитологии. – Светлогорск, 2012. – С. 11–13.
5. Акимова, Л.Н. Современное состояние фауны дигеней (Trematoda: Digenea) брюхоногих моллюсков (Mollusca: Gastropoda) в водных экосистемах Беларуси / Л.Н. Акимова. – Минск: Беларус. Наука, 2016. – 243 с.
6. Акрамова, Ф.Д. Эколого-фаунистический анализ трематод рода *Trichobilharzia* – паразитов гидрофильных птиц / Ф.Д. Акрамова, Д.А. Азимов, В.И. Голованов, Э.Б. Шакарбоев // Российский паразитологический журнал. 2009. – № 2. – С. 5–15.
7. Алексеев, В.М. К изучению путей циркуляции гельминтов водоплавающих птиц в биоценозе оз. Ханка / В.М. Алексеев // Проблемы паразитологии. 1967. – С. 128–130.
8. Арыстанов, Е. Влияние экологических факторов на зараженность моллюсков партенитами трематод в водоемах дельты Амударьи / Е. Арыстанов // Паразитология, 1970. – Т. 4. – С. 210–218.
9. Арыстанов, Е. Роль моллюсков дельты Амударьи в распространении трематодозов птиц и рыб / Е. Арыстанов // Паразиты водных беспозвоночных животных, 1972. – С. 4–6.
10. Арыстанов, Е. Фауна партенит и личинок трематод моллюсков дельты Амударьи и юга Аральского моря / Е. Арыстанов. – Ташкент: Фан, 1986. – 158 с.

11. Башкирова, Е.Я. Эхиностоматиды птиц СССР и обзор циклов их развития / Е.Я. Башкирова // Труды Башкирской научно-исследовательской ветеринарной, опытной станции, 1941. – Т. 3 – С. 243–300.
12. Беспрозванных, В.В. О зависимости зараженности моллюсков – первых промежуточных хозяев трематод от плотности их поселения / В.В. Беспрозванных // История развития и современные проблемы гельминтологии в России. Тезисы доклада Всероссийской научной конференции. – Москва, 1999. – С. 7.
13. Беспрозванных, В.В. Фауна, биология, экология партенит и церкарий трематод моллюсков рода *Juga* (Pachychilidae) из рек Приморского края / В.В. Беспрозванных. – Владивосток: Дальнаука, 2000а. – 120 с.
14. Беспрозванных, В.В. Жизненный цикл трематоды *Pneumonoeces nanchangensis major* Yamaguti, 1939 (Plagiorchiidae), паразита легких лягушек, в Приморском крае / В.В. Беспрозванных // Паразитология, 2000б. – Т. 34. – Вып. 1. – С. 63–65.
15. Беспрозванных, В.В. Жизненный цикл трематод *Azygia hwangtsiytii* и *A. robusta* (Azygiidae) в условиях Приморского края / В.В. Беспрозванных // Паразитология, 2005. – Вып. 39. – Т. 4. – С. 278–284.
16. Беспрозванных, В.В. Жизненный цикл трематоды *Halipegus japonicus* (Halipegidae) в условиях Приморского края / В.В. Беспрозванных // Вестник зоологии, 2007. – Вып. 41. – № 1. – С. 137–145.
17. Беспрозванных, В.В. Фауна и пути циркуляции трематод из пресноводных переднежаберных моллюсков Приморского края / В.В. Беспрозванных, А.В. Ермоленко // Товарищество научных изданий КМК Москва, 2007. – С. 158–179.
18. Беспрозванных, В.В. Жизненный цикл трематод *Neodiplostomum oriolinum* (Diplostomatidae) в условиях Приморского края (Россия) / В.В. Беспрозванных // Вестник зоологии, 2009. – Т. 43. – № 2. – С. 99–105.
19. Беспрозванных, В.В. Паразиты животных и человека Юга Дальнего Востока. Часть 2. Трематоды / В.В. Беспрозванных, А.В. Ермоленко, Е.В. Надточий. – Владивосток: Дальнаука, 2012. – 239 с.
20. Белоус, Е.В. Гельминтофауна дальневосточной пресноводной черепахи *Amyda sinensis* / Е.В. Белоус // Гельминтология, 1963. – Т. 4. – С. 79–87.
21. Белякова-Бутенко, Ю.В. Личинки трематод в пресноводных моллюсках Иргиз-Тургая / Ю.В. Белякова-Бутенко // Труды института зоологии АН КазССР, 1971. – С. 74–87.

22. Белякова, Ю.В. Церкарии Кургальджинских озер / Ю.В. Белякова // Паразиты-компоненты водных и наземных биоценозов Казахстана, 1981. – С. 28–58.
23. Богатов, В.В. Брюхоногие моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Определитель / В.В. Богатов, М.Н. Затравкин // Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. – 172 с.
24. Боргаренко, Л.Ф. Пресноводные моллюски водоемов Памира как промежуточные хозяева трематод птиц / Л.Ф. Боргаренко, Р. Набиев // Материалы научно-производственной конференции посвященной 10-летию Таджикистанского НИВИ МСХ Тадж. ССР, 1971. – С. 89–90.
25. Бутенко, Ю.В. Зараженность моллюсков водоемов Южного Казахстана личинками трематод / Ю.В. Бутенко // Труды института Зоологии АН Каз ССР, 1967. – Т. 72. – С. 22–52.
26. Бутенко, Ю.В. Результат изучения моллюсков как промежуточных хозяев трематод в Казахстане / Ю.В. Бутенко // Паразиты водных беспозвоночных животных, 1972. – С. 9–10.
27. Быховский, Б.Е. Trematodes амфибш в околицях м. Киева / Б.Е. Быховский // Журн. бю-зоолопчного циклу, 1932. – №3. – С. 23.
28. Галактионов, К.В. Сезонная динамика развития партенит микрофалид группы «Pugmaeus» (Trematoda: Microphallidae) в моллюсках *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* Баренцева и Белого морей / К.В. Галактионов // Планктон прибрежных вод. Апатиты, 1982. – С. 89 – 105.
29. Галактионов, К.В. Опыт популяционнго анализа жизненных циклов трематод на примере микрофалид группы «Pugmaeus» (Trematoda: Microphalidae) / К.В. Галактионов, А.А. Добровольский // Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты, 1984. – С. 5-41.
30. Галактионов, К.В. Гермафродитное поколение трематод / К.В. Галактионов, А.А. Добровольский // Ленинград: Наука, 1987. – 192 с.
31. Галактионов, К.В. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод / К.В. Галактионов, А.А. Добровольский // Санкт-Петербург: Наука, 1998. – 404 с.
32. Гинецинская, Т.А. К фауне церкарий моллюсков Рыбинского водохранилища. II. Влияние экологических факторов на зараженность моллюсков партенитами трематод / Т.А. Гинецинская // Вестник ЛГУ, 1959. – С. 62–77.
33. Гинецинская, Т.А. Трематоиды, их жизненный цикл, биология и эволюция / Т.А. Гинецинская // Ленинград: Наука, 1968. – 411 с.

34. Гинецинская, Т.А. Экология паразитов беспозвоночных / Т.А. Гинецинская // Свободноживущие и паразитические беспозвоночные: Морфология, биология, эволюция, 1983. – С. 189–211.
35. Гинецинская, Т.А. К фауне личинок трематод из пресноводных моллюсков дельта Волги / Т.А. Гинецинская, А.А. Добровольский // Гельминтологический сборник, 1962. – С. 45–86.
36. Гинецинская, Т.А. Новый метод обнаружения сенсилл личинок трематод и значение этих образований для систематики / Т.А. Гинецинская, А.А. Добровольский // Доклады АН СССР, 1963. – Т. 151. – С. 460–463.
37. Гинецинская, Т.А. К фауне личинок трематод пресноводных моллюсков дельты Волги Ч. II. Эхиностоматидные церкарии (сем. Echinostomatidae) / Т.А. Гинецинская, А.А. Добровольский // Труды Астраханского заповедника, 1964. – Вып. 9. – С. 64–104.
38. Гинецинская, Т.А. К фауне личинок трематод пресноводных моллюсков дельты Волги. Часть III. Фуркоцеркарии (сем. Cyathocotylidae) и стилетные церкарии (Xiphidiocercariae) / Т.А. Гинецинская, А.А. Добровольский // Труды Астраханского заповедника, 1968. – Вып. 11. – С. 29–97.
39. Гмурман, В.Е. Теория вероятностей и математическая статистика / В.Е. Гмурман // М.: Высшее образование, 2003. – 479 с.
40. Дворядкин, В.А. Пресноводные брюхоногие моллюски как промежуточные и дополнительные хозяева некоторых видов трематод на юге Дальнего Востока. Паразитические и свободноживущие черви фауны Дальнего Востока / В.А. Дворядкин // ДВНЦ АН СССР, 1977. – С. 56–68.
41. Дворядкин, В.А. Планорбиды (Gastropoda, Pulmonata) и их зараженность личинками трематод в Приморье и Приамурье / В.А. Дворядкин // Фауна пресных вод Дальнего Востока, 1980. – С. 24–36.
42. Дворядкин, В.А. К биологии *Paramphistomum ichikawai* и *Calicophoron iimai* (Paramphistomidae) – возбудители парамфистоматоза домашних жвачных животных в Приморье и Приамурье / В.А. Дворядкин, В.В. Беспрозванных // Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока, 1981. – С. 3–11.
43. Дворядкин, В.А. О биологии *Paramphistomum petrowi* – паразита пятнистых оленей в Приморском крае / В.А. Дворядкин, А.В. Ермоленко, В.В. Беспрозванных // Паразитология, 1983. – Вып. 17. – Т. 4. – С. 311–314.

44. Дворядкин, В.А Видовой состав и особенности развития трематод семейства Notocotylidae юга Дальнего Востока СССР. Паразитологические исследования / В.А. Дворядкин // ДВО АН СССР, 1989. – С. 97–104.
45. Дворядкин, В.А Парамфистомидоз жвачных животных Приморья и Приамурья / В.А. Дворядкин // Владивосток: Дальнаука, 1993. – 50 с.
46. Житова, О.П. Обнаружение редий и церкарий *Psilotrema* sp. (Trematoda, Psilotrematidae) у *Planorbis planorbis* в Житомирской области / О.П. Житова, Э.Н. Король // Вестник зоологи, 2008. – № 42. – С. 175–179.
47. Житова, Е.П. Фауна личинок трематод водоемов бассейна р. Тетерев / Е.П. Житова, Л. Матвиенко // Современные аспекты патогенеза, клиники, диагностики, лечения и профилактики протозоозов, гельминтозов и арахноэнтомозов человека, животных и растений: труды VII Международной научно-практической конференции, 2010. – С. 111–114.
48. Здун, В.И. Личинки трематод в пресноводных моллюсках Украины / В.И. Здун // Киев: АН УССР, 1961. – 144 с.
49. Каденации, А.Н. К изучению трематод желудка жвачных животных с территории Хабаровского края / А.Н. Каденации // Труды ГЕЛАН, 1963. – Т. 13. – С. 12–17.
50. Карманова, Е.М Морфобиологические особенности трематод рода *Echinochasmus* Dietz, 1909 (Echinostomatidae) – паразитов рыбацких птиц / Е.М Карманова // Труды ГЕЛАН СССР, 1975. – Т. 25. – С. 56–64.
51. Киселев, Н.П. Биология *Paramphistomum ichikawai* Fukui, 1992 и эпизоотология парамфистомоза крупного рогатого скота и овец в условиях Амурской области / Н.П. Киселев // Автореферат диссертации кандидата биологических наук. – Владивосток, 1968. – 26 с.
52. Косупко, Г.А. Морфологические особенности церкарий *Echinostoma revolutum* и *E. miyagowai* / Г.А. Косупко // Труды всероссийского института гельминтологии имени К.И. Скрябина, 1969. – Т. 15. – С. 159–165.
53. Косупко, Г.А. Новые данные по биоэкологии и морфологии *Echinostoma revolutum* и *E. miyagawai* (Trematoda: Echinostomatidae) / Г.А. Косупко // Бюллетень Всесоюзного института гельминтологии имени К.И. Скрябина, 1971. – Т. 5. – С. 43–49.
54. Круглик, И.А. О видовой идентификации метацеркарий рода *Tetracotyle* De Filip, 1854 / И.А. Круглик // Паразитологические исследования, 1989. – С. 107–107.

55. Куницкий, В.Н. Мелкие катушковые – Planorbidae облигатные промежуточные хозяева парамфистоматидных трематод в центральном полесье Украины / В.Н. Куницкий // Паразитология, 2000. – Т. 34. – С. 345–348.
56. Мамаев, Ю.Л. Личинки гельминтов в пресноводных моллюсках Приморского края / Ю.Л. Мамаев, П.Г. Ошмарин // Паразиты животных и растений Дальнего Востока, 1971. – С. 98–120.
57. Мехралиев, А.А. Партениты и личинки трематод пресноводных моллюсков Азербайджана / А.А. Мехралиев // Автореферат диссертации кандидата биологических наук. – Баку, 1993. – 50 с.
58. Невоструева, Л.С. Кизучению цикла развития *Echinostoma miyagovai* (Ishii, 1932) - возбудителя эхиностомоза домашних птиц / Л.С. Невоструева // Доклады Академии Наук СССР, 1953. – Т. 90. – С. 317–318.
59. Опарин, П.Г. Эпизоотология парамфистоматозов домашних жвачных в Приморском крае / П.Г. Опарин // Материалы научной конференции ВОГ, 1963. – С. 26–28.
60. Ошмарин, П.Г. Паразитические черви млекопитающих и птиц Приморского края / П.Г. Ошмарин // М.: АН СССР, 1963. – 326 с.
61. Петриашвили, Л.И. Гельминтофауна озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) в условиях Базалетского озера / Л.И. Петриашвили // Сообщения АН ГССР, 1964. – Т. 36. – №2. – С. 457–462.
62. Прокофьев, В.В. Влияние факторов внешней среды на суточный ритм эмиссии церкарий некоторых видов литоральных трематод / В.В. Прокофьев // Морфология и экология паразитов морских животных, 1990. – С. 85–92.
63. Прокофьев, В.В. «Засадный» тип поведения церкарий некоторых морских трематод / В.В. Прокофьев // Зоологический журнал, 1994. – Т. 7. – С. 13–20.
64. Прокофьев, В.В. Реакции на свет церкарий морских литоральных трематод *Cryptocotyle* sp. (Heterophyidae) и *Maritrema subdolum* (Microphallidae) / В.В. Прокофьев // Зоологический журнал, 1997. – Т. 76. – С. 275–280.
65. Скворцов, А.А. Материалы к фауне личиночных форм трематод рек Волги и Ветлуги / А.А. Скворцов // Работы Волжской биологической станции, 1924. – Т. 7. – С. 201–212.
66. Скрябин, К.И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии / К.И. Скрябин // М.: Издательство академии наук, 1947. – Т. 1. – 515 с.
67. Скрябин, К.И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии / К.И. Скрябин // М.: Издательство академии наук, 1949. – Т. 3. – 623 с.

68. Скрябин, К.И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии / К.И. Скрябин // М.: Издательство академии наук, 1950. – Т. 4. – 495 с.
69. Скрябин, К.И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии / К.И. Скрябин // М.: Издательство академии наук, 1951. – Т. 5. – 624 с.
70. Скрябин, К.И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии / К.И. Скрябин // М.: Издательство академии наук, 1953. – Т. 8. – 618 с.
71. Скрябин, К.И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии / К.И. Скрябин, Е.Я. Башкирова // М.: Издательство академии наук, 1956. – Т. 12. – 933 с.
72. Скрябин, К.И. Надсемейство Plagiorchioidea Dollfus, 1930 / К.И. Скрябин, Д.Н. Антипин // Трематоды животных и человека, 1958. – Т. 14. – С. 75–819.
73. Смирнова, В.А. Личинки трематод из пресноводных моллюсков Западного Казахстана / В.А. Смирнова, С.И. Ибрашева // Гельминты и гельминтозы животных Казахстана, 1967. – С. 53–87.
74. Старобогатов, Я.И. Моллюски / Я.И. Старобогатов, Л.А. Прозорова, В.В. Богатов, Е.М. Саенко // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий, 2004. – Т. 6. – Ч. 1. – С. 9–492.
75. Стенко, Р.П. К познанию фауны личинок трематод пресноводных моллюсков Крыма / Р.П. Стенко // Вестник зоологии, 1976. – №5. – С. 42–46.
76. Судариков, В.Е. Трематоды фауны СССР. Стригеиды / В.Е. Судариков // М.: Библиография, 1984. – 168 с.
77. Токобаев, М.М. К фауне личинок трематод в пресноводных моллюсках Киргизии / М.М. Токобаев, Н.Т. Чивиченко // АН КиргССР, 1978. – С. 58–80.
78. Филимонова, Л.В. Трематоды фауны СССР. Нотокотилиды / Л.В. Филимонова // М.: Наука, 1985. – 128 с.
79. Цукман, Н.Я. К фауне и экологии личинок трематод в моллюсках нижнего Днестра / Н.Я. Цукман // Работы по паразитологии Юго-Запада СССР, 1965. – С. 148–150.
80. Черногоренко-Бидулина, М.И. Фауна личинковых форм трематод в моллюсках Днепра / М.И. Черногоренко-Бидулина // АН УССР, 1958. – С. 3–107.
81. Черногоренко, М.И. Динамика трематодофауны моллюсков Кременчугского водохранилища / М.И. Черногоренко // Гидробиологический журнал, 1976. – Т. 12. – №3. – С. 48–55.
82. Черногоренко, М.И. Динамика трематодофауны моллюсков Кременчугского водохранилища / М.И. Черногоренко // Гидробиологический журнал, 1977. – Т. 12. – №13. – С. 106–114.

83. Черногоренко, М.И. Сезонная динамика зараженности моллюсков личинками и партенитами трематод в водохранилищах / М.И. Черногоренко // Вестник зоологии, 1980. – №5. – С. 53-56.
84. Черногоренко, М.И. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ / М.И. Черногоренко // Киев: Наукова думка, 1983. – 210 с.
85. Чихляев, И.В. Трематоды (Trematoda) земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья. Сообщение 2. Отряд Plagiorchiida / И.В. Чихляев, А.А. Кириллов, Н.Ю. Кириллова // Паразитология, 2012. – Т. 46. – С. 290–313.
86. Шакарбаев, У.А. Церкарии трематод, развивающихся в моллюсках семейства Lymnaeidae Rafinesque, 1845, водоемов реки Сырдарьи / У.А. Шакарбаев, Ф.Э. Сафарова, Ф.Д. Акрамова, Э.Б. Шакарбоев, В.И. Голованов, Д.А. Азимов // Российский паразитологический журнал, 2013. – С. 30–33.
87. Шарпило, В.П. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР / В.П. Шарпило // Киев: Наукова думка, 1976. – 287 с.
88. Шевченко, Н.Н., Вергун, Г.И. Расшифровка цикла развития трематоды *Astiotrema monticelli* Strossich, 1904 / Н.Н. Шевченко, Г.И. Вергун // Доклады Академии наук СССР, 1960. – Т. 130. – № 4. – С. 949–952.
89. Ahn, Y.K. Cercarial shedding of *Echinostoma cinetorchis* and experimental infection of the cercariae to several kinds of snails / Y. K. Ahn, Y. S. Ryang, J. Y. Chai, W. M. Sohn // The Korean Journal of Parasitology, 1989. – Vol. 27. – P. 203–211.
90. Ahmed, Z. Cercaria fauna of the Münster (Westphalia) area and experimentally determined individual cycle of *Echinoparyphium spiniferum* La Valette (Trematodes) / Z. Ahmed // Zeitschrift für Parasitenkunde, 1959. – Vol. 19. – P. 67–99.
91. Agrawal, V. Four trematode parasites (Plagiorchiidae Lühe, 1901 emend. Ward, from Reptiles of Lucknow / V. Agrawal // Revista de biologia tropical, 1966. – Vol. 14. – P. 133–151.
92. Akramova, F.D. Life cycles of the trematode *Dendritobilharzia loossi* (Trematoda: Schistosomatida, Bilharziellidae), parasites of waterfowl / F.D. Akramova, E.B. Shakarboev, V.I. Golovanov, D.T. Isakova, D.A. Azimov // Vestnik Zoologii, 2007. – Vol. 41. – P. 511–520.
93. Ando, R. On four new species of trematodes of the family Echinostomatidae / R. Ando, Y. Ozaki // *Dobutsugaku Zasshi*, 1923. – Vol. 35. – P. 108–119.
94. Anucherngchai, S. Epidemiological situation and molecular identification of cercarial stage in freshwater snails in Chao-Phraya Basin, Central Thailand / S. Anucherngchai,

T. Tejangkura, T. Chontanarath // Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine, 2016. – Vol. 6. – P. 539–545.

95. Athari, A. Determination of definitive and intermediate hosts of cercarial dermatitis-producing agents in Northern Iran / A. Athari, S. Goha-Dehi, M. Rostami-Jalilian // Archives of Iranian medicine, 2006. – Vol. 9. – P. 11–15.

96. Atopkin, D.M. New species of *Parasaccocoelium* (Haploporidae) and new genus *Pseudohaploplanchnus* (Haploplanchnidae) from mullet fish in the Far East of Russia and Vietnam: morphological and molecular data / D.M. Atopkin, V.V. Besprozvannykh, D.N. Ha, V.H. Nguyen, V.T. Nguyen // Journal of Helminthology, 2020. – Vol. 94. – P. e154.

97. Bullard A.S. Overstreet historical account of the two family-group names in use for the single accepted family comprising the “fish blood flukes” / A.S. Bullard, K. Jensen, R.M. Overstreet // Acta Parasitologica, 2009. – Vol. 54. – Vol. 1. – P. 78–84.

98. Barton, D.P. Keys to the trematodes / D.P. Barton, D. Blair // Wallingford: CAB publishing, 2005. – Vol. 2. – 768 p.

99. 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.

100. 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. Izrail'skaya // Helminthology, 2018. – Vol. 55. – P. 66–69.

101. Besprozvannykh, V.V. Life cycle, morphology of developmental stages of *Metorchis ussuriensis* sp. nov. (Trematoda: Opisthorchiidae), and phylogenetic relationships with other opisthorchiids / V.V. Besprozvannykh, Y.V. Tatonova, P.G. Shumenko // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 2019. – Vol. 57. – P. 24–40.

102. Bhalerao, G.D. Studies on the helminths of India. Trematoda II / G.D. Bhalerao // Journal of Helminthology, 1936. – Vol. 14. – P. 181–206.

103. Bobiatynska-Ksok, E. Cykl krążenia przywr z rodzaju *Sanguinicola* Plehn w gospodarstwie stawowym Dojlidy koło Białegostoku / E. Bobiatynska-Ksok // Wiadomości parazytologiczne, 1964. – Vol. 10. – P. 516–517.

104. Bowles, J. Genetic characterization of the Asian *Taenia*, a newly described taeniid cestode of humans / J. Bowles, D.P. McManus // American Journal of Tropical Medicine and Hygiene, 1994. – Vol. 50. – P. 33–44.

105. Blair, D. Keys to the Trematoda / D. Blair, V.V. Tkach, D.P. Barton // Wallingford: CAB publishing, 2008. – Vol. 3. – 824 p.
106. Brown, F.J. Some British freshwater larval trematodes with contributions to their life histories / F.J. Brown // *Parasitology*, 1926. – No. 18. – P. 21–34.
107. Brown, F.J. Some fresh-water larval trematodes from Cheshire / F.J. Brown // *Parasitology*, 1931. – Vol. 23. – P. 88–98.
108. Chamot, E. Public health importance and risk factors for cercarial dermatitis associated with swimming in lake Lemán at Geneva, Switzerland / E. Chamot, L. Toscani, A. Rougemont // *Epidemiology and Infection*, 1998. – Vol. 120. – C. 305–314.
109. Carvalho de Mattos, A. Larval trematodes in freshwater gastropods from Mato Grosso, Brazil: diversity and host-parasites relationships / A. Carvalho de Mattos, M.F.F. Boaventura, M.A. Fernandez, S.C. Thiengo // *Biota Neotropica*, 2013. – Vol. 13. – P. 34–38.
110. Cichy, A. Cercariae (Trematoda, Digenea) in European freshwater snails – a checklist of records from over one hundred years / A. Cichy, A. Faltynkova, E. Zbikowska // *Folia Morphologica*, 2011. – Vol. 19. – P. 165–189.
111. Chai, J.Y. *Apodemus agrarius* as a new definitive host for *Neodiplostomum seoulense* / J.Y. Chai, J.H. Park, S.M. Guk, J.L. Kim // *Korean Journal of Parasitology*, 2007. – Vol. 45. – P. 157–161.
112. Chai, J.Y. Foodborne intestinal flukes in Southeast Asia / J.Y. Chai, E.H. Shin, S.H. Lee, H.J. Rim // *The Korean Journal of Parasitology*, 2009. – Vol. 47. – P. S69–S102.
113. Chai, J. Human intestinal flukes. From discovery to treatment and control / J. Chai // Netherlands: Springer, 2019. – 549 p.
114. Chibwana, F.D. A faunistic survey of digenean larvae infecting freshwater snails *Biomphalaria*, *Radix* and *Bulinus* species in the Lake Victoria and Mindu dam, Morogoro in Tanzania / F.D. Chibwana, G. Nkwengulila // *Tanzania Journal of Science*, 2017. – Vol. 43. – P. 1–13.
115. Cho, S-Y. Studies on the parasitic helminths of Korea IV. Intestinal from freshwater mud-turtle (*Amyda sinensis* Wiegmann) with description of new species, *Cotylaspis coreensis* / S-Y. Cho, B-S. Seo // *The Korean Journal of Parasitology*, 1977. – Vol. 15. – Vol. 1. – P. 1–10.
116. Choubisa, S.L. Focus on pathogenic trematode cercariae infecting fresh water snails (Mollusca: Gastropoda) of tribal region of southern Rajasthan, India / S.L. Choubisa // *Journal of parasitic diseases*, 2008. – Vol. 32. – P. 47–55.

117. Chowaniec, W., Drozd, J. Badania nad biologią i ekologią błotniarki moczarowej (*Galba truncatula*) oraz form larwalnych motylicy wątrobowej (*Fasciola hepatica*) / W. Chowaniec, J. Drozd // Wiadomości parazytologiczne, 1958. – Vol. 4. – P. 433–434.
118. Chung, P.R. *Segmentina (Polypylis) hemisphaerula* (Gastropoda: Planorbidae): a new molluscan intermediate host of a human intestinal fluke *Neodiplostomum seoulense* (Trematoda: Diplostomatidae) in Korea / P.R. Chung, Y. Jung, D.S. Kim // Journal of Parasitology, 1996. – Vol. 82. – P. 336–338.
119. Chung, P.R. *Segmentina hemisphaerula*: a new molluscan intermediate host for *Echinostoma cinetorchis* in Korea / P.R. Chung, Y. Jung, Y.K. Park // Journal of Parasitology, 2001a. – Vol. 87. – P. 1169–1171.
120. Chung, P.R. *Austropeplea ollula* (Pulmonata: Lymnaeidae): a new molluscan intermediate host of a human intestinal fluke, *Echinostoma cinetorchis* (Trematoda: Echinostomatidae) in Korea / P.R. Chung, Y. Jung, Y.K. Park, M.K. Hwang // Journal of Parasitology, 2001b. – Vol. 39. – P. 247–253.
121. Chung, P.R. Host specificity of *Austropeplea ollula* (Gastropoda: Lymnaeidae) to miracidial infection with a human intestinal fluke *Neodiplostomum seoulense* (Trematoda: Diplostomatidae) in Korea / P.R. Chung, Y. Jung, Y.K. Park, M.G. Hwang // Journal of Parasitology, 2002. – Vol. 88. – P. 630–631.
122. Coady, N.R. Ubiquitous variability in the prevalence of *Trichobilharzia stagnicola* (Schistosomatidae) infecting *Stagnicola emarginata* in three northern Michigan lakes / N.R. Coady, P.M. Muzzall, T.M. Burton, R.J. Snider, J. Saxton, M. Sergeant, A. Sommers // Journal of Parasitology, 2006. – Vol. 92. – P. 10–15.
123. Combes, C. Atlas mondiale des cercaires / C. Combes, J.L. Albaret, L. Arvy, P. Bartoli, C. Bayssade-Dufour, S. Deblom, M.C. Durette-Desset, C. Gabrion, J. Jourdane, A. Lambert, N. Leger, C. Maillerd, M. Matricon, H. Nassi, G. Prevost, J. Richard, A. Theron // Paris: Museum National d'Histoire Naturelle, 1980. – 235 p.
124. Combes, C. les densités cercariennes / C. Combes, A. Theron // Muséum national d'histoire naturelle, 1981. – Vol. 119. – P. 186–196.
125. Combes, C. Behaviours in trematode cercariae that enhance parasite transmission: patterns and processes / C. Combes, A. Fournier, H. Mone, A. Theron // Parasitology, 1994. – Vol. 109. – P. S3–S13.
126. Corner, R.D. A new genus of Bucephalidae Poche, 1907 (Trematoda: Digenea) for three new species infecting the yellowtail pike, *Sphyraena obtusata* Cuvier (Sphyraenidae), from Moreton Bay, Queensland, Australia / R.D. Corner, T.H. Cribb, S.C. Cutmore // Systematic Parasitology, 2020. – Vol. 97. – P. 455–476.

127. Darriba, D. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing / D. Darriba, G.L. Taboada, R. Doallo, D. Posada // *Nature Methods*, 2012. – 772 p.
128. Davis, G.M. Snail hosts of Asian schistosoma infecting man: evolution and coevolution / G.M. Davis // *Malacological Review*, 1980. – P. 195–238.
129. De, N.V. The food-borne trematode zoonoses of Vietnam / N.V. De, K.D. Murrell, L.D. Cong // *Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health*, 2003. – Vol. 34. – P. 12–34.
130. Devkota, R. Inventory of trematode cercariae infections in freshwater snails in Chitwan and Nawalparasi districts and trematodes infections in domestic elephants of Sauraha / R. Devkota // Kathmandu: Central Dept Zoology, Tribhuvan University, 2008. – 41 p.
131. Devkota, R. Trematode cercariae infections in freshwater snails of Chitwan district, central Nepal / R. Devkota, P.B. Budha, R. Gupta // *Himalayan Journal of Sciences*, 2011. – Vol. 7. – P. 9–14.
132. Dias, M.L.G.G. Cercariae infection in Planorbidae molluscs from the floodplain of the high Parana river, Brazil / M.L.G.G. Dias, J.C. Eiras, M.H. Machado, G.T.R. Souza, G.C. Pavanelli // *Arquivos do Instituto Biológico*, 2002. – Vol. 69. – P. 27–31.
133. Dinnik, J.A. The life cycle of *Paramphistomum microbothrium* Fiscoeder, 1901 (Trematoda: Paramphistomidae) / J.A. Dinnik, N.N. Dinnik // *Parasitology*, 1954. – Vol. 44. – P. 285–299.
134. Dinnik, J.A. The snail hosts of certain Paramphistomidae and Gastrothylacidae (Trematoda) discovered by the late Dr P.L. Le Roux in Africa / J.A. Dinnik // *Journal of Helminthology*, 1965. – Vol. 39. – P. 141–150.
135. Ditrich, O. Larval stages of medically important flukes (Trematoda) from Vientiane province, Laos. Part II. Cercariae / O. Ditrich, V. Nasincova, T. Scholz, M. Giboda // *Annales de Parasitologie Humaine et Comparee*, 1992. – Vol. 20. – P. 75–81.
136. Dreyfuss, G. Unusual snail species involved in the transmission of *Fasciola hepatica* in watercress beds in central France / G. Dreyfuss, P. Vignoles, M. Abrou, D. Rondelaud // *Parasite*, 2002. – Vol. 9. – P. 113–120.
137. Dreyfuss, G. *Fasciola hepatica*: epidemiological surveillance of natural watercress beds in central France / G. Dreyfuss, P. Vignoles, D. Rondelaud // *Parasitology Research*, 2005. – Vol. 95. – P. 278–282.
138. Drozdowski, A. Wyniki czteroletnich badań nad rozmieszczeniem i stopniem zarażenia błotniarki moczarowej cercariami motyli wątrobowej w województwie bydgoskim / A. Drozdowski // *Studia Societatis Scientiarum Torunensis, Sectio Zoologia*, 1958. – Vol. 4. – P. 3–9.

139. Drozd, J. Występowanie, ekologia i rozprzestrzenianie się błotniarki moczarowej (*Galba truncatula*, O. F. Müller) w terenie / J. Drozd, A. Malczewski // *Wiadomości parazytologiczne*, 1956. – Vol. 2. – P. 175–176.
140. Efron, E. Bootstrap Methods: Another Look at the Jackknife / E. Efron // *Annals of Statistics*, 1979. – No. 1. – Vol. 7. – P. 1–26
141. Erickson, D.G. Studies on blood flukes of the genus *Sanguinicola* / D.G. Erickson, F.G. Wallace // *Journal of Parasitology*, 1959. – Vol. 45. – Vol. 3. – P. 310–322.
142. Esteban, J.G. Hyperendemic fascioliasis associated with schistosomiasis in villages in the Nile Delta of Egypt / J.G. Esteban, C. Gonzalez, F. Curtale, C. Munoz-Antoli, M.A. Valero, M.D. Bargues, M. Sayed, A. Wakeel, Y. Abdel Wahab, A. Montresor, D. Engels, L. Savioli, S. MasComa // *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 2003. – Vol. 69. – P. 429–437.
143. Faltynkova, A. Larval trematodes (Digenea) in molluscs from small water bodies near Ceske Budejovice / A. Faltynkova // *Acta Parasitologica*, 2005. – Vol. 50. – P. 49–55.
144. Faltynkova, A. Larval trematodes in freshwater molluscs from the Elbe to Danube rivers (Southeast Germany): before and today / A. Faltynkova, W. Haas // *Parasitology Research*, 2006. – Vol. 99. – P. 572–582.
145. Faltynkova, A. Larval trematodes (Digenea) of the great pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.), (Gastropoda, Pulmonata) in central Europe: a survey of species and key to their identification / A. Faltynkova, V. Nasincova, L. Koblaskova // *Parasite*, 2007a. – Vol. 14. – P. 39–51.
146. Faltynkova, A. Furcocercous cercariae (Trematoda) from freshwater snails in Central Finland / A. Faltynkova, K. Niewiadomska, M.J. Santos, E.T. Valtonen // *Acta Parasitologica*, 2007b. – Vol. 52. – P. 310–317.
147. Faltynkova, A. Larval trematodes (Digenea) of planorbid snails (Gastropoda: Pulmonata) in central Europe: a survey of species and key to their identification / A. Faltynkova, V. Nasincova, L. Koblaskova // *Systematic Parasitology*, 2008. – Vol. 69. – P. 155–178.
148. Fernandez, M.V. Larval trematodes of *Biomphalaria straminea* (Mollusca: Planorbidae) in a ricefield in Corrient Province, Argentina / M.V. Fernandez, M.I. Hamann, M. Ostrowski-de Nunez // *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 2013. – Vol. 84. – P. 756–764.
149. Fernandez, M.V. Cercariae (Digenea: Strigeidae, Diplostomidae) in *Biomphalaria straminea* (Planorbidae) from a rice field in Northeastern Argentina / M.V. Fernandez, M.I. Hamann // *Revista de biologia tropical*, 2017. – Vol. 65. – P. 551–563.

150. Ferte, H. Presence of *Trichobilharzia szidati* in *Lymnaea stagnalis* and *T. franki* in *Radix auricularia* in northeastern France: molecular evidence / H. Ferte, J. Depaquit, S. Carre, I. Villena, N. Leger // Parasitology Research, 2005. – Vol. 95. – P. 150–154.
151. Flores, V.R. Larval digenean community parasitizing the freshwater snail, *Biomphalaria peregrina* (Pulmonata: Planorbidae), from a temporary pond in Patagonia, Argentina / V.R. Flores, L.G. Semenas, A.A. Veleizan // Journal of Parasitology, 2010. – Vol. 96. – P. 652–656.
152. Furmaga, S. Nowi żywicieli pośredni w cyklu rozwojowym motylicy wątrobowej (*Fasciola hepatica*) / S. Furmaga // Wiadomosci parazytologiczne, 1968. – Vol. 14. – P. 513–518.
153. Graeff-Teixeira, C. Identification of a transmission focus of *Schistosoma mansoni* in the southernmost Brazilian state, Rio Grande do Sul, Brazil / C. Graeff-Teixeira, C.B. Anjos, V.C. Oliveira, C.E.P. Velloso, M.B.S. Fonseca, C. Valar, C. Moraes, C.R. Garrido, S. Amaral // Memorias do Instituto Oswaldo Cruz, 1999. – Vol. 94. – P. 9–10.
154. Gupta, N.R. On five new trematodes of the genus *Astiotrema* Looss, 1900, from the intestine of *Lissemys punctata punctata* and discussion on the synonymy of two already known forms / N.R. Gupta // Research Bulletin University, Zoology, 1954. – Vol. 49. – P. 85–100.
155. Harper, W.F. On the structure and life-histories of British fresh-water larval trematodes / W.F. Harper // Parasitology, 1929. – Vol. 21. – P. 189–219.
156. Harper, W.F. On the structure and life histories of British fresh-water furcocercariae / W.F. Harper // Parasitology, 1931. – Vol. 23. – P. 310–324.
157. Haas, W. Physiological analysis of host-finding behaviour in trematode cercariae: adaptations for transmission success / W. Haas // Parasitology, 1994. – Vol. 109. – P. S15–S29.
158. Haseeb, M.A. Studies on larval trematodes infecting freshwater snail in Pakistan / M.A. Haseeb // Zeitschrift Fur Parasitenkunde, 1984. – Vol. 70. – P. 637–654.
159. Hesse, A.J. A description of two cercariae found in *Limnaea peregra* in Scotland / A.J. Hesse // Journal of Helminthology, 1923. – No. 1. – P. 227–236.
160. Hien, T.V. Fascioliasis in Vietnam / T.V. Hien, T.T.K. Dung, N.H. Tri, P.H. Danh, P.T. Hanh // Journal of Tropical Medicine and Public Health, 2001a. – Vol. 32. – P. 48–50.
161. Hien, T.V. Human fascioliasis in Vietnam / T.V. Hien, T.T.K. Dung, N.H. Tri, P.H. Danh, P.T. Hanh // Ho Chi Minh City Med Magazine, 2001b. – Vol. 5. – P. 75–78.
162. Hong, S.T. *Neodiplostomum seoulensis* n. comb. (Trematoda: Neodiplostomidae) / S.T. Hong, W.L. Shoop // Journal of Parasitology, 1994. – Vol. 80. – P. 660–663.

163. Hong, S.T. *Neodiplostomum seoulense*, the emended name for *Neodiplostomum seoulensis* / S.T. Hong, W.L. Shoop // Korean Journal of Parasitology, 1995. – Vol. 33. – P. 399.
164. Horak, P. Biology of the schistosome genus *Trichobilharzia* / P. Horak, L. Kolarova, C.M. Adema // Advances in Parasitology, 2002. – Vol. 52. – P. 155–233.
165. Hural, R. Freshwater snails Lwiw Sity and their parasit-larves the shape Trematoda / R. Hural, I. Yavorski // Visnyk Lvivskoho Universytetu Serii Biolohichna, 2004. – Vol. 35. – P. 190–198.
166. Hurtrez-Bousses, S. Dynamics of host–parasite interactions: the example of population biology of the liver fluke (*Fasciola hepatica*) / S. Hurtrez-Bousses, C. Meunier, P. Durand, F. Renaud // Microbes and Infection, 2001. – Vol. 3. – P. 841–849.
167. Hussein, A.A. Trematode larval stages infecting *Radix natalensis* (Gastropoda: Lymnaeidae) in Qena Governorate, Egypt, with special reference to fasciolid cercariae / A.A. Hussein, R.M.A. Califa, S. Mas-Coma // Revista iberica de parasitologia, 2006. – Vol. 66. – P. 69–74.
168. Hussein, A.A. Prevalence of urinary schistosomiasis and Infections with Trematode larval stages in *Bulinus truncatus* snails from Qena Upper Egypt / A.A. Hussein, S.M. Bin-Dajem // Journal of Advanced Scientific Research, 2008. – Vol. 4. – P. 1610–1617.
169. Ibikounle, M. Freshwater snail diversity in Benin (West Africa) with a focus on human schistosomiasis / M. Ibikounle, G. Mouahid, N.G. Sakiti, A. Massougbodji, H. Mone // Acta Tropica, 2009. – Vol. 111. – P. 29–34.
170. Iles, C. The larval trematodes of certain fresh-water molluscs. I. The furcocercariae / C. Iles // Parasitology, 1959. – No. 49. – P. 478–504.
171. Ito, J. Progress of medical parasitology in Japan / J. Ito // Tokyo: Meguro parasitological museum, 1964. – Vol. 1. – 753 p.
172. Izrilskaia, A.V. Developmental stages of *Notocotylus magniovatus* Yamaguti, 1934, *Catatropis vietnamensis* n. sp., *Pseudocatropis dvoryadkini* n. sp., and phylogenetic relationships of Notocotylidae Lühe, 1909 / A.V. Izrilskaia, V.V. Besprozvannykh, Y.V. Tatonova, H.M. Nguyen, H.D. Ngo // Parasitology Research, 2019. – Vol. 118. – P. 469–481.
173. Izrilskaia, A.V. *Echinostoma chankensis* nom. nov., other *Echinostoma* spp. and *Isthmiophora hortensis* in East Asia: Morphology, molecular data and phylogeny within Echinostomatidae / A.V. Izrilskaia, V.V. Besprozvannykh, Y.V. Tatonova // Parasitology, 2021. V. 148 (11). – P. 1366–1382.
174. Jones, C.S. Molecular identification of schistosome intermediate hosts: case studies of *Bulinus forskalii* group species (Gastropoda: Planorbidae) from Central and East

Africa / C.S. Jones, L.R. Noble, J. Ouma, H.C. Kariuki, R. Mimpfound, D.S. Brown, D. Rollinson // *Biological Journal of the Linnean Society*, 1999. – Vol. 68. – P. 215–240.

175. Jouet, D. *Trichobilharzia* spp. in natural conditions in Annecy lake, France / D. Jouet, H. Ferte, J. Depaquit, J. Rudolfova, P. Latour, D. Zanella, M.L. Kaltenbach, N. Leger // *Parasitology Research*, 2008. – Vol. 103. – P. 51–58.

176. Kanev, I. Life-cycle, delimitation and redescription of *Catatropis verrucosa* (Frolich, 1789) Odhner, 1905 (Trematoda: Notocotylidae) / I. Kanev // *Systematic parasitology*, 1994. – Vol. 29. – P. 133–149.

177. Kirk, R.S. The laboratory maintenance of *Sanguinicola inermis* Plehn, 1905 (Digenea: Sanguinicolidae) / R.S. Kirk, J.W. Lewis // *Parasitology*, 1992. – Vol. 104. – P. 121–127.

178. Kirk, R.S. The life-cycle and morphology of *Sanguinicola inermis* Plehn, 1905 (Digenea: Sanguinicolidae) / R.S. Kirk, J.W. Lewis // *Systematic Parasitology*, 1993. – Vol. 25. – P. 125–133.

179. Khalil, M. On a new trematode, *Astiotrema sudanensis* sp. nov. from a fresh water turtle in the Sudan / M. Khalil // *Journal of Helminthology*, 1954. – Vol. 33. – P. 263–265.

180. Khan, D. Studies on larval trematodes infecting freshwater snails in London (U.K.) and some adjoining areas. Part. I. *Echinostoma cercariae* / D. Khan // *Journal of Helminthology*, 1960a. – Vol. 34. – P. 277–304.

181. Khan, D. Studies on larval trematodes infecting freshwater snails in London (U.K.) and some adjoining areas. II. *Gymnocephalous cercariae* / D. Khan // *Journal of Helminthology*, 1960b. – Vol. 34. – P. 305–318.

182. Khan, D. Studies on larval trematodes infecting freshwater snails in London (U.K.) and some adjoining areas. III. “*Lophocercous*” cercariae / D. Khan // *Journal of Helminthology*, 1961a. – Vol. 35. – P. 133–142.

183. Khan, D. Studies on larval trematodes infecting freshwater snails in London (U.K.) and some adjoining areas. IV. *Schistosomatid cercariae* / D. Khan // *Journal of Helminthology*, 1961b. – Vol. 35. – P. 275–284.

184. Khan, D. Studies on larval trematodes infecting freshwater snails in London (U.K.) and some adjoining areas. V. Pharyngeal, longifurcate, distome furcocercariae / D. Khan // *Journal of Helminthology*, 1962a. – Vol. 36. – P. 59–66.

185. Khan, D. Studies on larval trematodes infecting freshwater snails in London (U.K.) and some adjoining areas. VI. The cercariae of the “vivax” group and the life history of *Cercaria bushiensis* n.sp. (*Cyathocotyle bushiensis* n.sp.) / D. Khan // *Journal of Helminthology*, 1962b. – Vol. 36. – P. 67–94.

186. Kostadinova, A. Re-validation of *Echinostoma miyagawai* Ishii, 1932 (Digenea: Echinostomatidae) on the basis of the experimental completion of its life-cycle / A. Kostadinova, D.I. Gibson, V. Biserkov, N. Chipev // *Systematic Parasitology*, 2000a. – Vol. 45. – P. 81–100.
187. Kostadinova, A. A quantitative approach to the evaluation of the morphological variability of two echinostomes, *Echinostoma miyagawai* Ishii, 1932 and *E. revolutum* (Frölich, 1802) from Europe / A. Kostadinova, D.I. Gibson, V. Biserkov, R. Ivanova // *Systematic Parasitology*, 2000b. – Vol. 45. – P. 1–15.
188. Kostadinova, A. Phylogenetic relationships of *Echinostoma* Rudolphi, 1809 (Digenea: Echinostomatidae) and related genera re-assessed via DNA and morphological analyses / A. Kostadinova, E. A. Herniou, J. Barrett, D. T. Littlewood // *Systematic Parasitology*, 2003. – Vol. 54. – P. 159–176.
189. Krieger, J. Unusual intraindividual variation of the nuclear 18S rRNA gene is widespread within the Acipenseridae / J. Krieger, A.K. Hett, P.A. Fuerst, V.J. Birstein, A. Ludwig // *Journal of Heredity*, 2006. – Vol. 97. – P. 218–225.
190. Lie, K.J. The life history of *Echinostoma paraensei* sp. n. (Trematoda: Echinostomatidae) / K.J. Lie, P.F. Basch // *Journal of Parasitology*, 1967. – Vol. 53. – P. 1192–1199.
191. Lee, S.H. Experimental life history of *Echinostoma cinetorchis* / S.H. Lee, J.Y. Chai, S.T. Hong, W.M. Sohn // *Korean Journal of Parasitology*, 1990. – Vol. 28. – P. 39–44.
192. Littlewood, D.T.J. Small subunit rDNA and the Platyhelminthes: signal, noise, conflict and compromise / D.T.J. Littlewood, P.D. Olson // *Interrelationships of the Platyhelminthes*, 2001. – P. 262–278.
193. Loker, E.S. Trematode-gastropod associations in nine non-lacustrine habitats in the Mwanza region of Tanzania / E.S. Loker, H.G. Moyo, S.L. Gardner // *Parasitology*, 1981. – Vol. 83. – P. 381–399.
194. Lockyer, A. E. Utility of complete large and small subunit rRNA genes in resolving the phylogeny of the Neodermata (Platyhelminthes): implications and a review of the cercomer theory / A.E. Lockyer, P.D. Olson, D.T.J. Littlewood // *Biological Journal of the Linnean Society*, 2003. – Vol. 78. – P. 155–171.
195. Loy, C. Prevalence of cercariae from *Lymnaea stagnalis* snails in a pond system in southern Germany / C. Loy, W. Haas // *Parasitology Research*, 2001. – Vol. 87. – P. 878–882.
196. Malek, E.A. Factors conditioning the habitat of bilharziasis intermediate hosts of the family Planorbidae / E.A. Malek // *Bulletin of the World Health Organization*, 1958. – Vol. 18. – P. 785–818.

197. Mas-Coma, S. *Fasciola hepatica* and lymnaeid snails occurring at very high altitude in South America / S. Mas-Coma, I.R. Funatsu, M.D. Bargues // *Parasitology*, 2001. – Vol. 123. – P. S115–S127.
198. Mas-Coma, S. Human Fascioliasis: Epidemiological patterns in human endemic areas of South America, Africa and Asia / S. Mas-Coma // *Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health*, 2004. – Vol. 35 (Suppl. 1). – P. 1–11.
199. Manning, S.D. Geographic compatibility of the freshwater snail *Bulinus globosus* and schistosomes from the Zimbabwe Highveld / S.D. Manning, M.E.J. Woolhouse, J. Ndamba // *International Journal for Parasitology*, 1995. – Vol. 25. – P. 37–42.
200. Morgan, J.A.T. Nuclear rDNA ITS sequence variation in the trematode genus *Echinostoma*: an aid to establishing relationships within the 37-collar-spine group / J.A.T. Morgan, D. Blair // *Parasitology*, 1995. – Vol. 111. – P. 609–615.
201. Morgan, J.A.T. Relative merits of nuclear ribosomal internal transcribed spacers and mitochondrial CO1 and ND1 genes for distinguishing among *Echinostoma* species (Trematoda) / J.A.T. Morgan, D. Blair // *Parasitology*, 1998. – Vol. 16. – P. 289–297.
202. Morel, A.M. Epidemiology of fascioliasis in the Koshi hills of Nepal / A.M. Morel, S.N. Mahato // *Tropical Animal Health and Production*, 1987. – Vol. 19. – P. 33–88.
203. Morley, N.J. The role of *Bithynia tentaculata* in the transmission of larval digeneans from a gravel pit in the Lower Thames Valley / N.J. Morley, M.E. Adam, J.W. Lewis // *Journal of Helminthology*, 2004. – Vol. 7. – P. 129–135.
204. Mc Cullough F.S. *Lymnaea natalensis* and fascioliasis in Ghana / F.S. Mc Cullough // *Annals of tropical medicine and parasitology*, 1965. – Vol. 59. – P. 320–330.
205. Mukaratirwa, S. Genetic and morphological variation of populations belonging to the *Bulinus tropicus/truncatus* complex (Gastropoda: Planorbidae) in south western Zimbabwe / S. Mukaratirwa, T.K. Kristensen, H.R. Siegismund, S.K. Chandiwana // *Journal of Molluscan Studies*, 1998. – Vol. 64. – P. 435–446.
206. Nasir, P. Trematode parasites of snails from Edgbaston Pool: the life history of the strigeid *Cotylurus brevis* Dubois, Rausch, 1950/ P. Nasir // *Parasitology*, 1960. – No. 50. – P. 551–575.
207. Nasir, P. A key to the cercariae from British freshwater mollusks / P. Nasir, D.A. Erasmus // *Journal of Helminthology*, 1964. – Vol. 38, – P. 245–268.
208. Ndifon, G.T. Ecology of freshwater snails in south-western Nigeria. I: Distribution and habitat preferences / G.T. Ndifon, F.M.A. Ukoli // *Hydrobiologia*, 1989. – Vol. 171. – P. 231–253.

209. Niewiadomska, K. A new species of furcocercaria, *Cercaria notabilis* sp. n., from the Mazurian Lakes / K. Niewiadomska // *Acta Parasitologica*, 1966. – Vol. 14. – P. 21–25.
210. Niewiadomska, K. *Diplostomum paracaudum* (Iles, 1959) Shigin, 1977 (Digenea, Diplostomidae) and its larval stages—a new record from Poland / K. Niewiadomska // *Acta Parasitologica*, 1987. – Vol. 31. – P. 199–210.
211. Odening, K. Studien an trematoden aus schlangen, vogeln und saugtieren / K. Odening // *Monatsberichte der Koniglichen Preussische Akademie des Wissenschaften zu Berlin*, 1960. – Vol. 2. – P. 438–445.
212. Odening, K. Notizen uber Xiphidiocercarien (Trematoda: Plagiorchiata, larvae) aus Brandenburg und Sachsen / K. Odening // *Monatsberichte der Koniglichen Preussische Akademie des Wissenschaften zu Berlin*, 1962a. – Vol. 4. – P. 300–311.
213. Odening, K. Furcocercarien (Trematoda: Strigeata und Schistosomata, larvae) aus Brandenburg und Sachsen / K. Odening // *Monatsberichte der Koniglichen Preussische Akademie des Wissenschaften zu Berlin*, 1962b. – Vol. 4. – P. 384–392.
214. Odening, K. Life cycle of *Parastrigea robusta* Szidat, 1928 (Trematoda, Strigeida) around Berlin / K. Odening // *Zeitschrift für Parasitenkunde*, 1965. – Vol. 526. – P. 185–196.
215. Odening, K. Physidae und Planorbidae als Wirte in den Lebenszyklen einheimischer Notocotylidae (Trematoda: Paramphistomida) / K. Odening // *Zeitschrift für Parasitenkunde*, 1966. – Vol. 27. – P. 210–239.
216. Olson, P.D. Phylogeny and classification of the Digenea (Platyhelminthes, Trematoda) / P.D. Olson, T.H. Cribb, V.V. Tkach, R.A. Bray, D.T.J. Littlewood // *International Journal for Parasitology*, 2003. – Vol. 33. – P. 733–755.
217. Ostrowski-de Nunez, M. Larval trematodes of *Shistosoma mansoni* transmitting snails, *Biomphalaria* spp., in northeastern Argentina / M. Ostrowski-de Nunez, M.I. Hamann, A. Rumi // *Acta Parasitologica*, 1990. – Vol. 35. – P. 85–96.
218. Ostrowski-de Nunez, M. Population dynamics of planorbid snails from a lentic biotope in northeastern Argentina. Larval trematodes of *Biomphalaria occidentalis* and analysis of their prevalence and seasonality / M. Ostrowski-de Nunez, M.I. Hamann, A. Rumi // *Acta Parasitologica*, 1991. – Vol. 36. – P. 159–166.
219. Rees, F.G. An investigation into the occurrence, structure, and life-histories of the trematode parasites of four species of *Lymnaea* (*L. trunculata* (Müll.), *L. peregra* (Müll.), *L. palustris* (Mull.), and *L. stagnalis* (Linne)), and *H. jenkinsi* (Smith) in Glamorgan and Monmouth / Rees, F.G. // *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1932. – Vol. 1. – P. 1–32.

220. Ronquist, F. MrBayes 3, bayesian phylogenetic inference under mixed models / F. Ronquist, J.P. Huelsenbeck // *Bioinformatics*, 2003. – Vol. 19. – P. 1572–1574.
221. Rondelaud, D. Changes in human fasciolosis in a temperate area: about some observations over a 28-year period in central France / D. Rondelaud, G. Dreyfuss, B. Bouteille, M.L. Darde // *Parasitology Research*, 2000. – Vol. 86. – P. 753–757.
222. Rondelaud, D. The definitive and intermediate hosts of *Fasciola hepatica* in the natural watercress beds in central France / D. Rondelaud, P. Vignoles, M. Abrous, G. Dreyfuss // *Parasitology Research*, 2001. – Vol. 87. – P. 475–478.
223. Rossa, A.G.P. Schistosomiasis control in the people's republic of China / A.G.P. Rossa, Y.S. Li, A.C. Sleight, D.P. McManus // *Parasitology Today*, 1997. – Vol. 13. – P. 152–155.
224. Petersen, H. Cercarien der Niederelbe / H. Petersen // *Zoologischer Anzeiger*, 1931. – Vol. 97. – P. 13–27.
225. Prevot, G. Cycle evolutif de *Galactosomum timondavidi* Pearson et Prevot, 1971 Trematoda: Heterophyidae, parasite du Goeland a pieds jaunes *Larus argentatus* / G. Prevot // *Annales de Parasitologie Humaine et Comparee*, 1973. – Vol. 48. – P. 457–467.
226. Probert, A.J. Studies on larval trematodes infecting the freshwater mollusks of Llangorse lake, South Wales Part I. The Xiphidio – and Microcercous Cercariae / A.J. Probert // *Journal of Helminthology*, 1965a. – Vol. 39. – P. 35–52.
227. Probert, A.J. Studies on larval Trematodes infecting the freshwater mollusks of Llangorse lake, South Wales Part II. The Gymnocephalous cercariae / A.J. Probert // *Journal of Helminthology*, 1965b. – Vol. 39. – P. 53–66.
228. Probert, A.J. Studies on larval trematodes infecting the freshwater molluscs of Llangorse Lake, South Wales. III. The furcocercariae / A.J. Probert // *Journal of Helminthology*, 1966a. – Vol. 40. – P. 91–114.
229. Probert, A.J. Studies on the incidence of larval trematodes infecting the freshwater molluscs of Llangorse Lake, South Wales / A.J. Probert // *Journal of Helminthology*, 1966b. – Vol. 40. – P. 115–130.
230. Seo, B.S. Studies on the parasitic helminths of Korea. I. Trematodes of rodents / B.S. Seo, H.J. Rim, C.W. Lee // *Korean Journal of Parasitology*, 1964. – Vol. 2. – P. 20–26.
231. Seo, B.S. Studies on parasitic helminths of Korea. V. Survey on intestinal trematodes of house rats / B.S. Seo, S.Y. Cho, S.T. Hong, S.J. Hong, S.H. Lee // *Korean Journal of Parasitology*, 1981. – Vol. 19. – P. 131–136.

232. Seo, B.S. Studies on intestinal trematodes in Korea. V. A human case infected by *Fibricola seoulensis* (Trematoda: Diplostomatidae) / B.S. Seo, S.H. Lee, S.T. Hong, S.J. Hong, C.Y. Kim, H.Y. Lee // Korean Journal of Parasitology, 1982. – Vol. 20. – P. 93–99
233. Seo, B.S. The life cycle and larval development of *Fibricola seoulensis* (Trematoda: Diplostomatidae) / B.S. Seo, S.H. Lee, J.Y. Chai, S.J. Hong, S.T. Hong // Korean Journal of Parasitology, 1988. – Vol. 26. – P. 179–188.
234. Seo, B.S. *Fibricola seoulensis* Seo, Rim and Lee, 1964 (Trematoda) and fibricoliasis in man / B.S. Seo // Seoul Journal of Medicine, 1990. – Vol. 31. – P. 61–96.
235. Sey, O. CRC Handbook of the zoology of Amphistomes / O. Sey // Florida: CRC Press, 1991. – 480 p.
236. Schillhorn van Veen, T.W. Dynamics of *Lymnaea natalensis* populations in the Zaria area (Nigeria) and the relation to *Fasciola gigantica* infection / T.W. Schillhorn van Veen // Acta Tropica, 1980. – Vol. 37. – P. 183–194.
237. Soldanova, M. Larval trematode communities in *Radix auricularia* and *Lymnaea stagnalis* in a reservoir system of the Ruhr River / M. Soldanova, C. Selbach, B. Sures, A. Kostadinova, A. Perez-del-Olm // Parasites & Vectors, 2010. – Vol. 3. – P. 56–69.
238. Sitko, J. Integrative taxonomy of European parasitic flatworms of the genus *Metorchis* Looss, 1899 (Trematoda: Opisthorchiidae) / J. Sitko, J. Bizos, E. Sherrard-Smith, D. W. G., Stanton, P. Komorova // Parasitology International, 2016. – Vol. 65. – P. 258–267.
239. Southgate, V.R. The influence of *Calicophoron microbothrium* on the susceptibility of *Bulinus tropicus* to *Schistosoma bovis* / V.R. Southgate, D.S. Brown, A. Warlow, R.J. Knowles, A. Jones // Parasitology Research, 1989. – Vol. 75. – P. 381–391.
240. Shumenko, P.G. *Metagonimus suifunensis* sp. n. (Trematoda: Heterophyidae) from the Russian Southern Far East: Morphology, life cycle, and molecular data / P.G. Shumenko, Y.V. Tatonova, V.V. Besprozvannykh // Parasitology International, 2017. – Vol. 66. – P. 982–991.
241. Shoop, W.L. Experimental human infection with *Fibricola cratera* (Trematoda: Neodiplostomidae) / W.L. Shoop // Korean Journal of Parasitology, 1989. – Vol. 27. – P. 249–252.
242. Styczynska-Jurewicz, E. Pasożyty w biocenozie drobnego zbiornika w okolicach Palmir pod Warszawa / E. Styczynska-Jurewicz // Wiadomosci parazytologiczne, 1958. – Vol. 4. – P. 621–622.
243. Szidat, L. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der Holostomiden / L. Szidat // Zoologischer Anzeiger, 1924a. – Vol. 58. – P. 299–314.

244. Szidat, L. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der Holostomiden / L. Szidat // Zoologischer Anzeiger, 19246. – Vol. 61. – P. 249–266.
245. Szidat, L. Uber drei neue monostome Gabelschwanzcercarien der ostpreussischen Fauna / L. Szidat // Zeitschrift für Parasitenkunde, 1933. – Vol. 5. – P. 443–459.
246. Tamura, K. MEGA5, molecular evolutionary genetic analysis using maximum likelihood, evolutionary distance and maximum parsimony methods / K. Tamura, D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher, M. Nei, S. Kumar // Molecular Biology and Evolution, 2011. – Vol. 28. – P. 2731–2739.
247. Tanaka, H. From discovery to eradication of schistosomiasis in Japan: 1847–1996 / H. Tanaka, M. Tsuji // International Journal for Parasitology, 1997. – Vol. 27. – P. 1465–1480.
248. Tatonova, Y.V. Description of *Metagonimus pusillus* sp. nov. (Trematoda: Heterophyidae): phylogenetic relationships within the genus // Y.V. Tatonova, P.G. Shumenko, V.V. Besprozvannykh // Journal of Helminthology, 2018. – Vol. 22. – P. 1–10.
249. Tatonova, Y.V. *Stephanoprora amurensis* sp. nov., *Echinochasmus milvi* Yamaguti, 1939 and *E. suifunensis* Besprozvannykh, 1991 from the Russian southern Far East and their phylogenetic relationships within the Echinochasmidae Odhner 1910 / Y.V. Tatonova, A.V. Izrail'skaia, V.V. Besprozvannykh // Parasitology, 2020. – Vol. 147. – P. 1469–1479.
250. Tesana, S. *Acute cholecystitis* and *Fasciola* sp. infection in Thailand: report of two cases / S. Tesana, A. Pamarapa, O.T.S. Sio // Journal of Tropical Medicine and Public Health, 1989. – Vol. 20. – P. 52–447.
251. Tigga, M.N. Prevalence of snail's intermediate host infected with different trematodes cercariae in and around Ranchi / M.N. Tigga, R.K. Bauri, A.R. Deb, S.S. Kullu // Veterinary World, 2014. – Vol. 7. – P. 630–634.
252. Tkach, V.V. Molecular phylogenetic analysis of the Microphalloidea Ward, 1901, (Trematoda, Digenea) / V.V. Tkach, D.T.J. Littlewood, P.D. Olson, J.M. Kinsella, Z. Swiderski // Systematic Parasitology, 2003. – Vol. 56. – P. 1–15.
253. Truett, G.E. Preparation of PCR-quality mouse genomic DNA with hot sodium hydroxide and tris (HotSHOT) / G.E. Truett, P. Heeger, R.L. Mynatt, A.A. Truett, J.A. Walker, M.L. Warman // Bio Techniques, 2000. – Vol. 29. – P. 52–54.
254. Vilas, R. A comparison between mitochondrial DNA and the ribosomal internal transcribed regions in prospecting for cryptic species of platyhelminth parasites / R. Vilas, C. D. Criscione, M. S. Blouin // Parasitology, 2005. – Vol. 131. – P. 1–8.
255. Voronova, A.N. Genetic divergence of human patogens *Nanophyetus* spp. (Trematoda: Troglotremitidae) on the opposite sides of the Pacific Rim / A.N. Voronova, G.N. Chelomina, V.V. Besprozvannykh, V.V. Tkach // Parasitology, 2017. – Vol. 144. – P. 601–612.

256. Woodyard, E.T. New data on *Neodiplostomum americanum* Chandler and Rausch, 1947 (Digenea: Diplostomidae), in the Great Horned Owl *Bubo virginianus* Gmelin, 1788 and the Eastern Screech Owl *Megascops asio* Linnaeus, 1758 in Mississippi, USA / E.T. Woodyard, T.G. Rosser, M.J. Griffin // *Parasitology Research*, 2017. – Vol. 116. – P. 2075–2089.
257. Wojcik, A.R. Badania nad przywrą *Alaria alata* (Goeze, 1782) / A.R. Wojcik, G. Grygon-Franckiewicz, E. Zbikowska // *Medycyna Weterynaryjna*, 2002. – Vol. 58. – P. 517–519.
258. Williams, M.O. On some larval trematodes from *Lymnaea peregra* (Muller) in Scotland / M.O. Williams // *Journal of Helminthology*, 1966. – Vol. 40. – P. 245–252.
259. Winker, K. Movements of birds and avian influenza from Asia into Alaska / K. Winker, K.G. McCracken, D.D. Gibson, C.L. Pruett, R. Meier, F. Huettmann, M. Wege, I.V. Kulikova, Y.N. Zhuravlev, M.L. Perdue, E. Spackman, D.L. Suarez, D.E. Swayne // *Emerging Infectious Diseases*, 2007. – Vol. 13. – P. 547–552.
260. Wisniewski, W.L. Characterization of the parasitofauna of an eutrophic lake / W.L. Wisniewski // *Acta Parasitologica*, 1958. – Vol. 6. – P. 1–64.
261. Wright, C.A. Relationships between Schistosomes and their molluscan hosts in Africa / C.A. Wright // *Journal of Helminthology*, 1966. – Vol. 40. – P. 403–412.
262. Wright, C.A. A note on the life cycle of some amphistome flukes in Zambia / C.A. Wright, V.R. Southgate, G.W. Howard // *Journal of Helminthology*, 1979. – Vol. 53. – P. 251–252.
263. Woodruff, D.S. Neotropical schistosomiasis: African affinities of the host snail *Biomphalaria glabrata* (Gastropoda: Planorbidae) / D.S. Woodruff // *Biological Journal of the Linnean Society*, 1997. – Vol. 60. – P. 505–516.
264. Xuan, L.T. Case report of *Fasciola gigantica* / L.T. Xuan, N.T. Hung, T.V. Hien // *Ho Chi Minh City Med Magazine*, 2001. – Vol. 5. – P. 83–84.
265. Yamaguti, S. Studies on the helminth fauna of Japan. Part Amphibian Trematodes / S. Yamaguti // *Japanese Journal of Zoology*, 1936. – Vol. 6. – P. 559–561.
266. Yamaguti, S. Zur Entwicklungsgeschichte von *Diplodiscus amphichrus japonicus* Yamaguti, 1936 / S. Yamaguti, // *Zeitschrift für Parasitenkunde*, 1941. – Vol. 11. – P. 652–656.
267. Yeh, L.S. A review of the trematode genus *Astiotrema* in the family Plagiorchiidae / L.S. Yeh, D.N. Fotedar // *Journal of Helminthology*, 1958. – Vol. 32. – P. 17–32.

268. Zbikowska, E. Infection of snails with bird schistosomes and the threat of swimmer's itch in selected Polish lakes / E. Zbikowska // *Parasitology Research*, 2004. – Vol. 92. – P. 30–35.

269. Zbikowska, E. Digenea species in chosen populations of freshwater snails in northern and central part of Poland / E. Zbikowska // *Wiadomosci parazytologiczne*, 2007. – Vol. 53. – P. 301–308.

270. Zbikowska, E. One hundred years of research on the natural infection of freshwater snails by trematode larvae in Europe / E. Zbikowska, A. Nowak // *Parasitology Research*, 2009. – Vol. 105. – P. 301–311.

271. Zdun, W. Cercariae from *Coretus corneus* (L.) in the environments of Warszawa / W. Zdun // *Acta Parasitologica*, 1959. – Vol. 7. – P. 95–115.