



А. В. ГАЕВСКАЯ

ПАРАЗИТЫ,
БОЛЕЗНИ
И ВРЕДИТЕЛИ
МИДИЙ
(MYTILUS, MYTILIDAE)

Х. ТРЕМАТОДЫ (TREMATODA)

Национальная академия наук Украины
Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского

А. В. ГАЕВСКАЯ

**ПАРАЗИТЫ, БОЛЕЗНИ
И ВРЕДИТЕЛИ
МИДИЙ
(*MYTILUS*, MYTILIDAE).**

Х. ТРЕМАТОДЫ (TREMATODA)

СЕВАСТОПОЛЬ

2014

Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). X. Трематоды (*Trematoda*). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014. – 255 с.

Десятая монография из серии работ автора по паразитам, болезням и вредителям мидий Мирового океана и его морей посвящена представителям плоских червей, – трематодам. Приведены сведения об истории изучения, морфологии, биологии, экологии, распространении более 50 видов трематод, выявленных у этих моллюсков. Особое внимание уделено взаимоотношениям трематод с их хозяевами и значению отдельных видов этих гельминтов в марикультуре мидий.

Для малакологов, паразитологов, биологов, экологов, работников санитарно-ветеринарных служб, специалистов в области культивирования моллюсков, а также студентов биологических факультетов.

Гаєвська А. В. Паразити, хвороби і шкідники мідій (*Mytilus*, *Mytilidae*). X. Трематоди (*Trematoda*). – Севастополь, ЕКОСІ-Гідрофізика, 2014. – 255 с.

Десята монографія зі серії робіт автора з паразитів, хвороб і шкідників мідій Світового океану та його морів присвячена представникам плоских червів, – трематодам. Приведено зведення про історію вивчення, особливості морфології, біології, екології, поширенні більш 50 видів трематод, які знайдені в цих моллюсках. Особлива увага надана взаємовідношенням трематод з їх хазяїнами, а також значенню окремих видів цих гельмінтів у марикультурі мідій.

Для малакологів, паразитологів, біологів, екологів, працівників санітарно-ветеринарних служб, фахівців у галузі культивування моллюсків, а також студентів біологічних факультетів.

Gaevskaya A. V. Parasite, diseases and pests of mussels (*Mytilus*, *Mytilidae*). X. *Trematoda*. – Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2014. – 255 pp.

The tenth monograph from author's series on parasites, diseases and pests of mussels from the World Ocean and its seas is devoted to Platyhelminthes, namely Trematoda. The data on history of study, morphology, biology, ecology, distribution and pathogenicity of more than 50 trematode species are given. The special emphasis is given on significance of these organisms in the mussel mariculture.

The book is aimed at specialists in the mussel mariculture, malacologists, parasitologists, ecologists, hydrobiologists, sanitary-epidemiological personnel, and students of biological educational institutions.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	7
Глава 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА ТРЕМАТОД (TREMATODA)	11
Глава 2. ТРЕМАТОДОФАУНА МИДИЙ МИРОВОГО ОКЕАНА.....	21
Семейство Bucephalidae Poche, 1907.....	22
Род <i>Bucephalus</i> von Baer, 1827.....	27
<i>Bucephalus mytili</i> Cole, 1935.....	29
<i>Bucephalus</i> sp.	31
Род <i>Prosorhynchus</i> Odhner, 1905.....	33
<i>Prosorhynchus squamatus</i> Odhner, 1905.....	34
<i>Prosorhynchus aculeatus</i> Odhner, 1905.....	40
<i>Prosorhynchus crucibulum</i> (Rud., 1819).....	41
<i>Cercaria noblei</i> Giles, 1962.....	45
Семейство Gymnophallidae Odhner, 1905.....	48
Род <i>Gymnophallus</i> Odhner, 1900.....	57
<i>Gymnophallus delicious</i> (Olsson, 1893).....	58
<i>Gymnophallus australis</i> Szidat, 1962.....	60
<i>Gymnophallus bursicola</i> Odhner, 1900.....	64
<i>Gymnophallus choledochus</i> Odhner, 1900.....	66
<i>Gymnophallus dapsilis</i> Nicoll, 1907.....	70
<i>Gymnophallus gibberosus</i> Loos-Frank, 1971.....	71
<i>Gymnophallus perligena</i> Palombi, 1940.....	73
<i>Gymnophallus</i> sp. Tschubrik, 1966.....	74
<i>Gymnophallus</i> (<i>Cercaria cambrensis</i>) Cole, 1938.....	76
<i>Gymnophallus</i> spp.....	76
Род <i>Parvatrema</i> Cable, 1953.....	77
<i>Parvatrema duboisi</i> (Dollfus, 1923).....	77
Метацеркарии Gymnophallidae.....	92
Семейство Fellodistomidae Nicoll, 1909.....	93
Род <i>Proctoeces</i> Odhner, 1911.....	93
<i>Proctoeces maculatus</i> (Looss, 1901).....	95
Род <i>Oceroma</i> Cribb, Miller, Bray et Cutmore, 2014.....	122
<i>Oceroma praecox</i> (Walker, 1971).....	122

Род <i>Tergestia</i> Stossich, 1899	126
<i>Tergestia agnostomi</i> Manter, 1854	127
Семейство Echinostomatidae Looss, 1899	131
Род <i>Echinostoma</i> Rud., 1809	133
<i>Echinostoma sudanense</i> Odhner, 1911	133
Род <i>Himasthla</i> Dietz, 1909	135
<i>Himasthla continua</i> Loos-Frank, 1967	136
<i>Himasthla elongata</i> (Mehlis, 1831)	138
<i>Himasthla interrupta</i> Loos-Frank, 1967	144
<i>Himasthla larina</i> Ishkulov et Kuklin, 1998	146
<i>Himasthla leptosoma</i> (Crépin, 1829)	147
<i>Himasthla littorinae</i> Stunkard, 1966	149
<i>Himasthla militaris</i> (Rud., 1803)	150
<i>Himasthla quissetensis</i> (Miller et Northup, 1926)	152
<i>Himasthla</i> spp.	156
Семейство Philophthalmidae Looss, 1899	157
Род <i>Echinostephila</i> Lebour, 1909	157
<i>Echinostephila patellae</i> (Lebour, 1911)	158
Род <i>Parorchis</i> Nicoll, 1907	160
<i>Parorchis acanthus</i> (Nicoll, 1906)	160
Семейство Psilostomidae Looss, 1900	164
Род <i>Psilostomum</i> Looss, 1899	164
<i>Psilostomum brevicolle</i> (Crépin, 1829)	165
<i>Psilostomum magniovum</i> Ching, 1980	169
Семейство Rencolidae Dollfus, 1939	172
Род <i>Renicola</i> Cohn, 1904	173
<i>Renicola roscovita</i> (Stunkard, 1932)	174
<i>Renicola thaidus</i> Stunkard, 1964	178
<i>Renicola</i> spp.	180
Род <i>Nephromonorchis</i> Leonov, 1958	181
<i>Nephromonorchis lari</i> (Timon-David, 1933)	181
<i>Cercaria parvicaudata</i> Stunkard et Shaw, 1931	183
Семейство Notocotylidae Lühe, 1909	187
Род <i>Paramonostomum</i> Lühe, 1909	188
<i>Paramonostomum alveatum</i> (Mehlis in Crépin, 1846)	188
Семейство Monorchidae Odhner, 1911	192
Семейство Zoogonidae Odhner, 1902	194
Род <i>Diphterostomum</i> Stossich, 1903	195
<i>Diphterostomum brusinae</i> (Stossich, 1889)	195

Глава 3, или Заключение	201
ЛИТЕРАТУРА	207
ПРИЛОЖЕНИЕ 1	
ПЕРЕЧЕНЬ НАЗВАНИЙ ПАРАЗИТОВ И БОЛЕЗНЕЙ МИДИЙ	
(<i>Mytilus</i>)	245
Научные (латинские) названия.....	245
Русские названия	
ПРИЛОЖЕНИЕ 2	
ПЕРЕЧЕНЬ НАЗВАНИЙ МОЛЛЮСКОВ (кроме <i>Mytilus</i>),	
упоминаемых в тексте	250
Научные (латинские) названия	250
Русские названия	252
ПРИЛОЖЕНИЕ 3	
ПЕРЕЧЕНЬ НАЗВАНИЙ ДРУГИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ	
ЖИВОТНЫХ, упоминаемых в тексте	253
ПРИЛОЖЕНИЕ 4	
ПЕРЕЧЕНЬ НАЗВАНИЙ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ,	
упоминаемых в тексте	253
Рыбы	253
Птицы	254

*Самые пятна и недостатки природы
не лишены известной пользы,
внося приятное разнообразие и возвышая красоту
прочего мироздания,
подобно тому, как тени на картине
служат для выделения более ярких и светлых её частей...*

Джордж Беркли
(George Berkeley, 1685 – 1753)
английский философ, епископ

В в е д е н и е

Предлагаемая читателям монография – очередная, десятая, и, скорее всего, последняя, в подготовленной мною серии работ по организмам различных систематических групп, встречающихся в сообществах мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*) Мирового океана. Предыдущие выпуски были посвящены вирусам, бактериям, грибам, водорослям и лишайникам, простейшим, полихетам, турбелляриям, губкам, моллюскам, членистоногим (Гаевская, 2006 – 2010). Представители каждой из перечисленных групп по-своему привлекательны, значимы и достойны внимания со стороны исследователей. В каждой из них есть виды, потенциально или реально опасные для их хозяев – мидий, особенно в условиях искусственного выращивания последних, а отдельные виды вирусов и бактерий представляют серьёзную угрозу для здоровья человека.

И всё же наиболее интересную, с моей точки зрения, группу, а именно, трематод, я оставила в качестве завершающей данную серию. Пятьдесят лет назад, в первой половине 1960-х годов, я работала над кандидатской диссертацией, тематика которой была посвящена личинкам трематод, паразитирующим у моллюсков Чёрного моря, в том числе и мидий (Долгих, 1965б). Уже тогда эти крошечные создания – церкарии и метацеркарии трематод – буквально заворочили меня своими красотой и совершенством, потрясающей адаптацией к жизни во внешней среде и в хозяине. Не влюбиться в них было не-

возможно. Когда же выяснилось, что эти личинки при определённых обстоятельствах способны фактически убивать своих хозяев, а некоторые метацеркарии, попадая в организм человека, патогенны для него, к чисто научному интересу прибавился практический аспект, подкреплённый ещё и тем, что мидии являются одними из наиболее обычных хозяев этих гельминтов. Причём моллюски могут быть поражены ими как в природных поселениях, так и в условиях искусственного выращивания.

Трематоды – огромный по количеству видов класс паразитических плоских червей. Их жизненные циклы уникальны и одни из наиболее разнообразных и сложных среди таковых у беспозвоночных животных. В целом типичный жизненный цикл включает последовательную смену трёх хозяев. Взрослые особи – паразиты позвоночных животных практически всех таксонов, в организме которых они приспособились к жизни в самых разных органах. Партеногенетическое поколение развивается в моллюсках, играющих роль первого промежуточного хозяина, некоторые морские виды – в аннелидах. Метацеркариальная стадия в зависимости от особенностей жизненного цикла того или иного вида трематоды может встречаться в хозяевах разной таксономической принадлежности – от беспозвоночных до позвоночных животных. Отдельные виды формируют во внешней среде стадию адолескарии.

Известно, что многие трематоды на отдельных этапах жизненного цикла могут становиться опасными для их хозяев: во взрослом состоянии – для домашних и диких животных, а также человека, на стадии партенит и церкарий – для моллюсков, у которых они поражают гепатопанкреас и гонаду, а при сильном поражении также мантию, почки и жабры. Метацеркарии при высокой численности тоже могут оказывать негативное воздействие на организм их хозяев – беспозвоночных и/или позвоночных животных.

Таким образом, изучение особенностей биологии и экологии трематод, особенно из числа потенциально патогенных для того или иного хозяина, участвующего в жизненном цикле такого вида, имеет несомненное как теоретическое, так и практическое значение. Особую значимость приобретают эти исследования при добыче животных, в том числе мидий, но более всего в условиях их искусственного выращивания. Не секрет, что высокая поражённость моллюсков

парентитами трематод может стать причиной их гибели, а, следовательно, и экономических потерь в хозяйствах (Гаевская, Мачкевский, 1989, 1996, 1997; Мачкевский, Гаевская, 2008; Thieltges, 2006). Паразитологические исследования являются одним из важнейших звеньев комплексных исследований разводимых моллюсков, на результатах которых базируется разработка экономически рентабельной и оптимальной биотехнологии их выращивания и добычи (Гаевская, Мачкевский, 1989, 1996, 1997; Кулачкова, Гроздилова, 1982; Щелкунов и др., 1997).

Знание биологии трематод, особенностей жизненных циклов видов, потенциально патогенных для выращиваемых организмов, даёт возможность активно вмешиваться в их ход, разрабатывать превентивные меры и таким образом предотвращать вызываемые ими заболевания (см., напр., Le Breton et al., 1989).

Примером того, сколь серьёзное внимание уделяют в ряде стран изучению паразитов и патологий у двустворчатых моллюсков, в том числе и мидий, является выполнявшаяся в 1995 – 1998 гг. в США программа «NOOA Mussel Watch Program». Перед исследователями было поставлено несколько задач, и, прежде всего, им следовало изучить встречаемость паразитов и патологий у моллюсков, сравнить их географическое распространение среди разных хозяев, а также в разных регионах у одного и того же моллюска (Kim, Powell, 2007). Работы выполнялись на восточном и западном, включая Аляску, побережье США, а в числе объектов среди моллюсков были и мидии – обыкновенная, средиземноморская, калифорнийская и тихоокеанская голубая. Более детальная информация о результатах, полученных цитируемыми авторами, приведена далее при описании соответствующих представителей трематод.

Итак. Данная монография посвящена трематодам, регистрируемым у мидий рода *Mytilus* Мирового океана и его морей, и основана как на результатах собственных исследований, так и на анализе многочисленных литературных данных.

При изложении материала использованы все доступные литературные источники по интересующей нас проблеме. При описании трематод учтены последние изменения в систематике тех или иных таксонов, о чём сделаны соответствующие ссылки. Однако в ряде случаев точка зрения разных авторов на систематическое положение

того или иного вида (рода, семейства) не совпадает, по этой причине цитируются публикации, в которых отражены разные позиции авторов. Столкнувшись с тем, что в отдельных статьях иногда встречаются разночтения в авторстве тех или иных таксонов трематод, когда у одного и того же вида (рода, семейства) исследователи указывают разных авторов или же разные годы, я сочла необходимым остановиться и на этой проблеме. За основу мною взята коллективная трёхтомная монография «Keys to Trematodes» (CABI Publ. UK, 2003 – 2008), авторы которой выполнили детальную ревизию систематики и таксономии класса Trematoda.

Изложение материала в монографии построено по уже традиционной схеме: первоначально дана общая характеристика класса трематод, затем очень краткая характеристика трематодофауны мидий, а далее приведена информация по отдельным семействам, родам и видам этой группы, зарегистрированным у мидий Мирового океана.

Список цитируемой литературы включает все источники, на которые сделаны ссылки в монографии. Иногда ссылки на отдельные издания делаются непосредственно в тексте или в сноске внизу страницы. Общий список цитируемой литературы включает более 520 наименований, в том числе 93 – русскоязычных.

Завершают монографию перечень паразитов и болезней мидий на латинском (256 наименований; латинские названия видов и родов паразитов набраны курсивом) и русском (39) языках, а также списки беспозвоночных (175) и позвоночных (60) животных, которые по тем или иным причинам упоминаются в тексте, с указанием соответствующих номеров страниц.

В заключение считаю своим долгом выразить искреннюю благодарность администрации Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского за предоставленную возможность выполнить настоящую работу, зав. библиотекой ИнБИОМ О. А. Акимовой – за содействие в поисках труднодоступной литературы, моей аспирантке Ю. Белоусовой – за помощь в фотосъёмке метацеркарий *Parvatrema duboisi*, PhD Rodney Bray (Natural History Museum, London, GB), предоставившего в моё распоряжение копию опубликованной им с коллегами статьи по новому роду трематод *Oceroma*.

Глава 1

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА ТРЕМАТОД (TREMATODA)

Трематоды, или как их ещё называют, двуротки, двуустки, дигенетические сосальщики, дистомы – огромный по количеству видов класс плоских червей (Plathelminthes) (рис. 1). Тело обычно уплощённое, самой разнообразной формы – удлинённое, овальное, ленто-, капле-, стрело-, листо- или нитевидное или же состоит из 2 частей (у дидимозоид – *Didymozoidae*); его длина варьирует от 0.2 мм до 10–20 см и даже до метра и более. Иногда ширина тела превышает его длину.

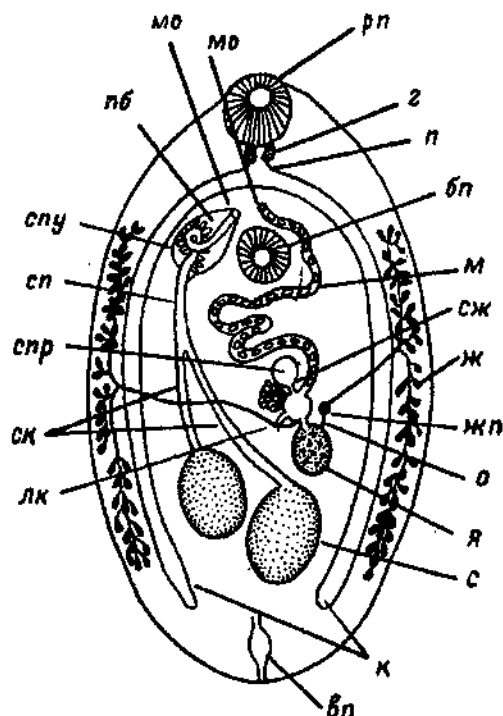


Рис. 1 Общая схема строения трематоды: бп – брюшная присоска, вп – выделительная пора, г – глотка, жс – желточник, жп – желточный проток, к – кишечник, лк – Лауреров канал, м – матка, мо – мужское и маточное отверстия, о – оотип, п – пищевод, пб – половая бурса, рп – ротовая присоска, с – семенник, сж – скорлуповые железы (тельце Мелиса), ск – семявыносящий канал, сп – семяпровод, спр – семяприемник, спу – семенной пузырёк, я – яичник (из: Скрябин, Шульц, 1931).

У некоторых гемииурат (*Hemiurata*) задний конец тела с особым выпячиванием, так называемым «хвостовым придатком». Поверхность тела может быть гладкой, складчатой, покрытой шипиками, чешуйками, сосочками, на переднем конце могут распола-

гаться шипы, сенсорные щетинки, особые папиллы. Под покровами находится кожно-мускульный мешок, всё пространство между органами заполнено паренхимой.

На переднем конце тела располагается ротовая присоска, окружающая рот (у некоторых трематод она снабжена шипами, выростами, папиллами, щупальцами), на брюшной стороне – брюшная присоска (иногда отсутствует), мышечные края которой могут быть утолщены, иметь выступы, щупальца, сосочки. У буцефалид (*Bucephalidae*) ротовая присоска в её обычном понимании отсутствует, а ротовое отверстие открывается медианно на брюшной стороне тела, у бивезикулид (*Bivesiculidae*) присосок вообще нет. Наличие или отсутствие, а также особенности расположения той или иной присоски послужили в своё время основанием для разделения трематод на 3 группы: амфистомы (*amphistome*), дистомы (*distome*) и моностомы (*monostome*). Несмотря на то, что «стома» – от греческого *stoma* – означает *рот*, эти термины относились к присоскам и им придавали таксономическое значение. У амфистом есть обе присоски, причём брюшная расположена на заднем конце тела, у дистом также имеются обе присоски, но брюшная находится на любом участке вентральной поверхности тела, у моностом брюшная присоска отсутствует.

Пищеварительная система представлена предглоткой (префаринксом), глоткой (фаринксом), различной длины пищеводом и парными кишечными ветвями, обычно заканчивающимися слепо. Кишечник может быть также мешковидным, лопастным, трубчатым. У некоторых видов ветви кишечника выводятся самостоятельными отверстиями по бокам тела или же сливаются, образуя арку, иногда соединяются с выделительным пузырём и открываются общим уроректом.

Нервная система ортогонального типа. Экскреторная система протонефридального типа, открывается наружу единственной порой, почти всегда расположенной у заднего конца тела.

За исключением схистозоматид (*Schistosomatidae*) и некоторых дидимозоид (*Didymozoidae*), все трематоды гермафродиты. Мужская половая система состоит из 1, 2 или множества семенников, отходящих от них семявыносящих протоков, которые объединяются в общий семяпровод, образующий семенной пузырёк, и мускулистого цирруса, располагающегося в мешковидной половой бурсе (оба этих образования могут отсутствовать). Семенники цельнокрайные или лопастные, с

изрезанными краями. Женская половая система представлена яичником разнообразной формы, отходящим от него яйцеводом, открывающимся в оотип, и желточниками. Желточники состоят из отдельных фолликулов; могут быть в виде одинарной или парных компактных масс или же древовидных образований. На срединной линии тела желточники сливаются в желточный резервуар, который сообщается с оотипом. Сюда же открываются протоки многочисленных одноклеточных скорлуповых желез, так называемого тельца Мелиса. К оотипу примыкает Лауреров канал (может отсутствовать), который впадает в яйцевод и открывается на спинной стороне тела. У основания Лаурерова канала в него или же в яйцевод открывается семяприемник. Матка различной длины и конфигурации, открывается наружу в общий половой синус или клоаку. Её конечный отдел – метратерм – окружён мускулатурой. Количество яиц у трематод разных семейств различное и колеблется от 1 до нескольких сотен и даже тысяч.

Жизненные циклы трематод сложные, реализуются с участием нескольких хозяев и включают чередование поколений и смену паразитических и свободноживущих фаз развития (рис. 2 – 5).

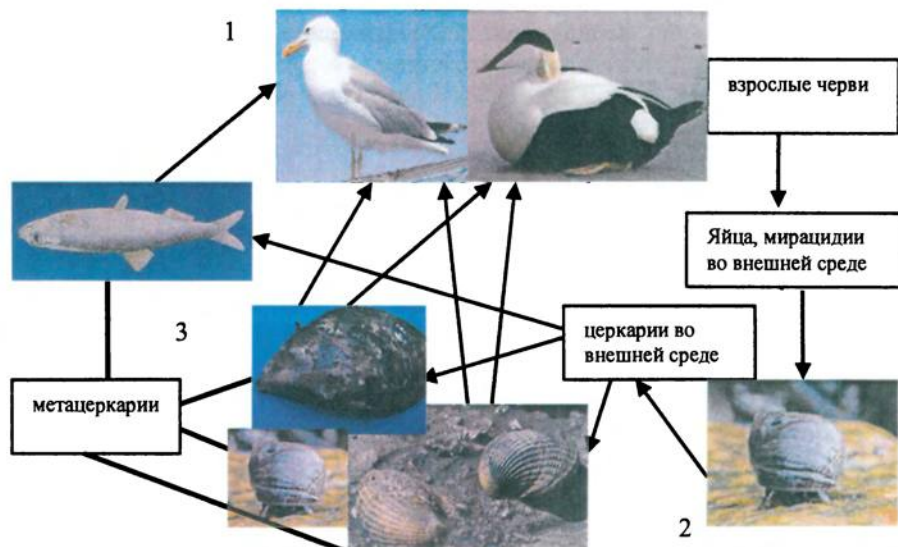


Рис. 2 Общая схема жизненного цикла трематод семейства Renicolidae (1 – взрослые черви в окончательном хозяине; 2 – партениты в 1-м промежуточном хозяине; 3 – метацеркарии в дополнительных хозяевах)

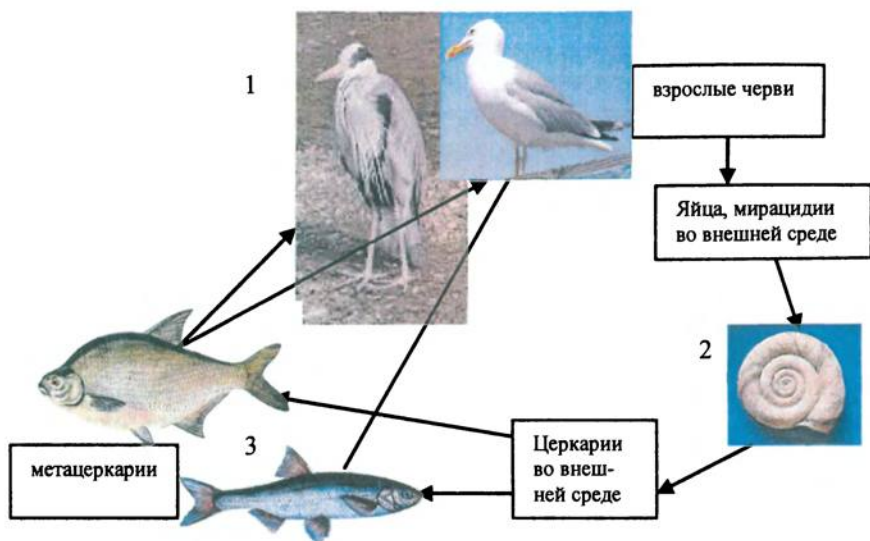


Рис. 3 Общая схема жизненного цикла трематод семейства Diplostomidae (1 – взрослые черви в окончательном хозяине; 2 – партениты в 1-м промежуточном хозяине; 3 – метацеркарии во 2-м промежуточном хозяине)



Рис. 4 Схема жизненного цикла эхиностоматидной трематоды *Himasthla elongata* (из: Werdning, 1969)

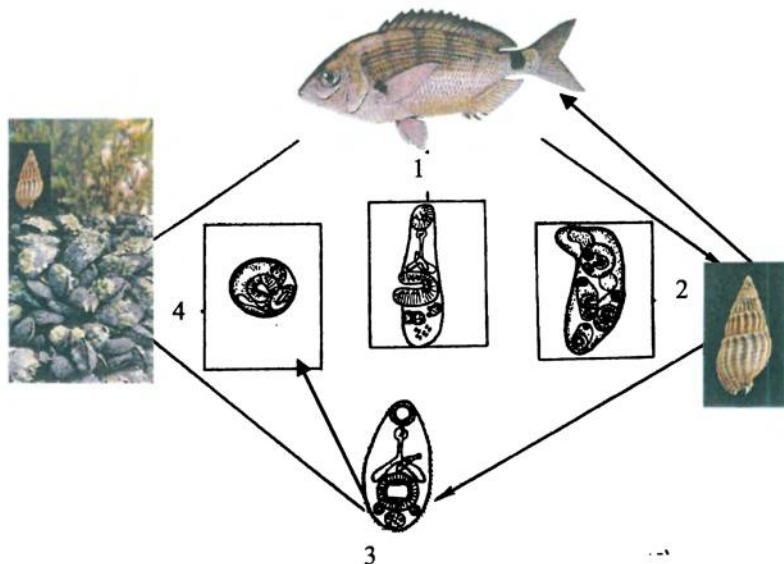


Рис. 5 Схема жизненного цикла зоогонидной трематоды *Diptherostomum brusinae*: 1 – половозрелые черви в окончательном хозяине; 2 – партениты с церкариями и метацеркариями в первом промежуточном хозяине; 3 – церкария во внешней среде; 4 – метацеркария во втором промежуточном хозяине или адолескарии во внешней среде (из: Долгих, Найдёнова, 1967, с изменениями)

К началу 21-го столетия в литературе накопился материал по жизненным циклам 1350 видов трематод из самых разных семейств (Cribb et al., 2003). Представить их в виде единой унифицированной схемы практически невозможно, однако в общем виде схему жизненного цикла любой трематоды можно изложить следующим образом.

Марита (гермафродитная особь) паразитирует в позвоночных. В отложенных маритами яйцах развиваются мирации, которые по окончании развития либо сразу выходят в водную среду и приступают к активному поиску хозяина, либо находятся в состоянии покоя до тех пор, пока яйцевая капсула не будет проглочена хозяином. Мираций имеет каплевидную форму (см., напр., рис. 11), а его размеры у разных видов варьируют в широких пределах в зависимости от стратегии заражения моллюска. На переднем конце тела находится

хоботок, обладающий собственной мускулатурой; на его поверхности открываются протоки апикальной и латеральных желёз, секрет которых обладает цитолитическим и гистолитическим действием, столь необходимым для пенетрации покровов 1-го промежуточного хозяина – моллюска (у некоторых видов в этой роли выступают аннелиды). Мирацидий способен активно плавать в воде благодаря биению ресничек, покрывающих его тело. В ходе внедрения в ткани хозяина мирацидий сбрасывает эпителиальные пластинки, несущие реснички, после чего развивается в материнскую спороцисту. Последняя, партеногенетически размножаясь, даёт поколение спороцист (см., напр., рис. 9) или редий, в которых развиваются церкарии. Для обозначения материнской спороцисты, всех поколений редий и дочерних спороцист широко используют термин «партениты».

Церкарии по общей форме тела и внутреннему строению напоминают взрослых трематод, но отличаются от них наличием разнообразной формы и размеров хвоста на заднем конце тела, цистогенных желёз, а также специальных органов для проникновения во второго промежуточного хозяина. Длина тела церкарий колеблется в очень широких пределах и у отдельных видов может достигать 1 мм.

Продуктивность спороцист (редий) чрезвычайно высока: у некоторых трематод за сутки моллюска покидают сотни и даже тысячи церкарий. К примеру, максимальное количество церкарий *Bucephalus longicornutus* (Manter, 1954), покинувших за 24 ч одну особь *Ostrea chilensis*, составило 10 тыс. экз. (Howell, 1966, 1967). Среднесуточное количество церкарий пресноводной трематоды *Rhipidocotyle fennica* Gibson et al., 1992, выходящих во внешнюю среду из одной особи *Anodonta piscinalis*, к концу августа достигало 10400 экз., а за весь репродуктивный период количество личинок, покинувших одного заражённого моллюска, колебалось от 160000 до 440000 (Taskinen, 1998). В целом трематоды являются наиболее обычными и массовыми паразитами морских двустворчатых и брюхоногих моллюсков (Sousa, 1991), а их биомасса в одной особи хозяина и в экосистеме в целом достигает очень высоких значений (Hechinger et al., 2009; Kuris et al., 2008).

Церкарии обладают разнообразным набором сенсорных органов, что, безусловно, обусловлено необходимостью быстрого попадания в организм дополнительного хозяина, поскольку продолжи-

тельность их жизни, как правило, невелика (от нескольких часов до 5 – 10 сут.) и зависит только от запаса питательных веществ в их организме и скорости их потребления. Последняя, как установлено, находится в прямой зависимости от температуры воды (Vernberg, 1961). Главным энергетическим источником для церкарий является гликоген, сосредоточенный в основном в их хвосте.

Покинув моллюска, личинки проникают во второго промежуточного хозяина, каковыми могут быть хетогнаты, моллюски, ракообразные, аннелиды, иглокожие, рыбы, головоастики и др., в организме которых они превращаются в метацеркарий, количество которых в одном хозяине может достигать сотен и тысяч экземпляров. Например, у крупных особей морского блюдечка *Nacella magellanica* (60 мм), обитающих в одном из проливов на Огненной Земле (Аргентина), насчитывалось от 8300 до 19500 экз. гимнофаллидных метацеркарий *Lacunivermis* sp. (Martorelli, Morriconi, 1998). Недавно эти трематоды описаны в качестве нового для науки вида *Gymnophalloides nacellae* Cremona et al., 2013.

Иногда церкарии инцистируются во внешней среде, формируя так называемых адолескарий.

У церкарий различают две основные стратегии заражения хозяев: «активный поиск» и «пассивное ожидание» (Прокофьев, Галактионов, 2009). В первом случае церкарии находятся в воде в постоянном движении и способны ориентироваться в пространстве благодаря в основном фото- и георецепторам, во втором – личинки лишены способности плавать и после выхода из моллюска некоторое время ползают по субстрату, а затем как бы «застывают» в ожидании контакта с ведущим активный образ жизни хозяином.

Далее как адолескарии, так и метацеркарии должны попасть в организм позвоночного животного, – их окончательного (дефинитивного) хозяина, где завершают своё развитие и превращаются в половозрелую мариту. У некоторых трематод (например, *Bucephalidae*, *Fellodistomidae*, *Gymnophallidae*) метацеркарии могут достигать половой зрелости и продуцировать яйца в организме дополнительного хозяина. Иногда заражение окончательных хозяев происходит активно проникающими в них церкариями, например, у сангвиниколлид (*Sanguinicollidae*), паразитирующих в крови рыб, и потому стадия метацеркарии у таких трематод отсутствует.

Таким образом, в жизненном цикле трематоды можно выделить 4 фазы: I – эмбриогенез (от оплодотворения до выхода из яйца мирацидия), II – партеногенез (от материнской спороцисты до выхода церкарии во внешнюю среду), III – цистогенез (превращение церкарии в метацеркарию или адолескарию), IV – развитие червя до взрослого состояния – мариты.

Трематодам, их морфологии и анатомии, происхождению и эволюции, отношениям с хозяевами и распространению посвящена огромная литература, однако её большая часть касается гермафродитного поколения. Значительно слабее, а в некоторых отрядах и семействах трематод совершенно недостаточно изучены их партеногенетические поколения и церкарии.

Длительное время наиболее распространенной была точка зрения, согласно которой первыми перешли к паразитическому образу жизни особи гермафродитного поколения. В настоящее время, несмотря на некоторые разногласия, большинство исследователей предполагает, что становление жизненного цикла трематод началось с освоения ими в качестве хозяина моллюска, и лишь позднее появился второй хозяин – позвоночное животное. Однако никто не может опровергнуть тот факт, что жизненные циклы трематод уникальны и одни из наиболее сложных и разнообразных среди таковых у беспозвоночных животных.

Партеногенетическое поколение трематод развивается в гепатопанкреасе и гонаде, при сильном поражении также в мантии, почках, жабрах моллюсков, некоторые виды – в аннелидах.

Метацеркарии трематод встречаются на коже, плавниках, в подкожной клетчатке, полости тела, мозгу, глазах, глотке и мускулатуре рыб, а также в мышечной ткани и полости тела различных беспозвоночных – ракообразных, аннелид, моллюсков, иглокожих, щетинкочелюстных и т.д. Личинки могут быть заключены в цисты или же паразитировать в свободном состоянии.

Взрослые трематоды – паразиты позвоночных животных, в организме которых они приспособились к жизни в самых разных органах. К примеру, у рыб они обитают в пищеварительном тракте или в естественных полостях, прямо или косвенно соединённых с ним, – жёлчном, мочевом и плавательном пузырях, а также в половых железах, печени, на жабрах или в кровеносной системе. Взрослые диди-

мозоиды паразитируют в любой части тела рыбы, включая мускулатуру, подкожную клетчатку, жаберные дуги, плавники, глаза и т.д. Столь же разнообразны условия обитания трематод в организме других животных – амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих.

Важнейшим приспособлением трематод к паразитическому образу жизни является их колоссальная плодовитость, а потому заражённость животных отдельными видами этих гельминтов может достигать очень высоких показателей. Например, на севере Ирана в одной квакве как-то обнаружили 1218 половозрелых особей *Clinostomum complanatum* (Rud., 1814) (Halajian et al., 2011), а у очковой каравайки в провинции Буэнос-Айрес (Аргентина) насчитывалось от 2 до 10722 экз. (в среднем 823.5) трематоды *Dietziella egregia* (Dietz, 1909) (Digiani, 2000). В водоёмах Кабардино-Балкарии максимальная интенсивность инвазии линя трематодой *Asymphyiodora tincae* (Modeer, 1790) превысила 1000 экз. (Эфендиева и др., 2011), а у обитающего в Чёрном море налима мы находили до 2000 экз. *Vucephalus marinum* Vlassenko, 1931 (Найдёнова и др., 2002). По информации В. В. Володиной (2013), интенсивность инвазии тюленя трематодой *Pseudamphistomum truncatum* (Rud., 1819) в Каспийском море может достигать 60 тыс. экз.

Отдельные виды трематод, чьими дефинитивными хозяевами являются млекопитающие или околотовные птицы, потенциально опасны для здоровья людей и полезных животных. Так, в Юго-Восточной Азии человек рискует заразиться через пищу или воду, по меньшей мере, 70 видами трематод, которые могут поражать его печень, лёгкие, кишечник или же кровеносную систему (Johansen et al., 2010). В жизненный цикл некоторых представителей подобных трематод, и прежде всего, гимнофаллид (Gymnophallidae), в качестве дополнительных хозяев включены мидии.

Патогенность взрослых трематод связана с особенностями их питания: виды, живущие в кровеносной и дыхательной системах хозяев, питаются исключительно кровью, а обитающие в пищеварительной системе – поверхностными эпителиальными клетками тканей и связанным с ними слизистым секретом (Halton, 1967). Помимо того, продукты жизнедеятельности этих гельминтов, выделяемые ими во внешнюю среду, в данном случае в организм хозяина, токсичны для последнего.

Изучение жизненных циклов трематод, особенно из числа потенциально патогенных для того или иного участвующего в них хозяина, имеет несомненное как теоретическое, так и практическое значение. Знание особенностей жизненных циклов этих гельминтов даёт возможность активно вмешиваться в их ход, предотвращая возникновение трематодозисов.

Общее количество видов трематод, потенциально патогенных для полезных животных и человека, пока установить практически невозможно, поскольку непрерывно, чуть ли не ежедневно, описываются новые таксоны этих гельминтов, и нет никакой гарантии того, что среди них не окажутся опасные виды. К примеру, паразитирующий у человека *Gymnophallopides sei* был открыт только в начале 21-го столетия (Chai et al., 2003).

И, наконец, несколько слов о системе трематод, принятой в этой книге. Начиная со второй половины 20-го и до начала 21-го столетия, специалисты практически всех стран придерживались в основном взглядов на систематику трематод, изложенных в многотомных трудах акад. К. И. Скрябина и его коллег (Трематоды животных и человека. – М.: Изд-во АН СССР, 1947 – 1970), а также японского гельминтолога С. Ямагути (Yamaguti S. Systema Helminthum. – Intersci. Publ. Inc., N. Y., 1958; Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates. – Keigaku, Tokyo, Japan, 1971). Однако регулярные и постоянные открытия новых представителей этой группы плоских червей, применение новых методов и подходов в изучении их систематики и филогении заставили по-новому взглянуть и на систематический состав практически всех семейств и отрядов трематод, и на их взаимосвязи и положение на таксономическом древе существ. В результате кропотливой работы огромного коллектива авторов несколько лет назад вышли в свет три тома монографии «Keys to Trematodes» (CABI Publ. UK, 2003 – 2008), которые содержат детальную ревизию систематики и таксономии плоских червей класса Trematoda, а также ключи для их определения на уровне надсемейств, семейств, подсемейств и родов.

При изложении материала по трематодофауне мидий Мирового океана в целом за основу принята точка зрения авторов этой монографии на систематическое положение того или иного вида.

ТРЕМАТОДОФАУНА МИДИЙ МИРОВОГО ОКЕАНА

Трематодофауна мидий весьма разнообразна, но, вместе с тем, ограничена представительством всего 10 семейств трематод (из 200, известных в настоящее время в этой группе). В их жизненных циклах мидии играют роль или первого, или второго (что бывает намного чаще) промежуточного хозяина, а окончательными хозяевами таких видов являются или рыбы, или околотовидные птицы (что также намного чаще).

Заражённость мидий трематодами при благоприятных для этого условиях может достигать очень высоких показателей. К примеру, по данным В. Г. Кулачковой и Г. В. Муравьёвой (1980), в Кандакшском заливе Белого моря 34.7 – 53.7 % обследованных ими мидий содержали в печени, реже в ноге и жабрах цисты *Metacercaria* gen. sp. Практически о такой же заражённости метацеркариями трематод (46.9 %) мидий, обитающих на литорали и в верхней сублиторали Белого моря, сообщает и Э. Е. Кулаковский (2000). На побережье Кольского п-ова и в Белом море Г. К. Чубрик (1966) отмечала спороцисты и церкарий *Proserhynchus squamatus* Odhner, 1905 у 2 – 60 % мидий. Впечатляет информация и о 99 % заражённости трематодами мидии обыкновенной на юго-востоке Северного моря (Thieltges et al., 2006). Количество же спороцист, которое может быть обнаружено в одном моллюске, иногда достигает просто астрономических величин. Например, в крупных особях мидии средиземноморской в отдельных регионах Чёрного моря к концу лета насчитывалось до 80 тыс. спороцист *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) (Гаевская и др., 1990а).

Известно, что при высокой численности трематоды могут вызывать существенные изменения в организме моллюска, влиять на его репродуктивный потенциал, устойчивость к колебаниям факторов среды, в частности высоким и низким температурам, пониженному содержанию кислорода, резким изменениям солёности, и даже вызывать гибель (Бергер, 1986; Гаевская и др., 1989, 1990а; Кудин-

ский, Холодковская, 1990; Aarab et al., 2011; Bignell et al., 2008, 2011; Breton, 1970; Cáceres-Martínez, Vásquez-Yeomans, 1999; Coustau et al., 1993; Culurgioni et al., 2006b; Francisco et al., 2010a; Kim, Powell, 2007; Lasiak, 1991; McGladdery et al., 1999; Princep et al., 1996; Renaud et al., 1992; da Silva et al., 2002, 2012; и многие другие). Подробная информация о последствиях паразитирования спороцист, церкарий и/или метацеркарий трематод в мидиях, естественно, если таковая имеется, изложена ниже при описании соответствующих видов этих гельминтов.

К сожалению, в отдельных публикациях их авторы не сообщают, о каком конкретно виде, роде и даже семействе трематод, обнаруженных в моллюсках, идёт речь, ограничиваясь только указанием на их принадлежность к данному классу. Например, на Аляске у мидии обыкновенной (Meyers, Burton, 2009), а также в Калифорнийском заливе у мидий средиземноморской и калифорнийской были выявлены цисты (Cáceres-Martínez, Vásquez-Yeomans, 1999), а у мидии обыкновенной – спороцисты (Brousseau, 1983) трематод (но каких?). В мидиях, обследованных у берегов южной Норвегии (Aarab et al., 2011), Великобритании (Bignell et al., 2008, 2011) и Германии (Watermann et al., 1998, 2008), зарегистрированы неопределённые метацеркарии. Среди подобных примеров и процитированная выше статья В. Г. Кулачковой и Г. В. Муравьёвой (1980), отметивших у беломорских мидий цисты *Metacercaria* gen. sp., и работа В. В. Куликова с соавт. (1970), в которой сообщается о находке у мидии обыкновенной на литорали о. Парамушир (Курильские о-ва) метацеркарий трематод – *Trematoda* gen. sp. Далее при характеристике соответствующих семейств трематод, чьи представители зарегистрированы у мидий, также будут упоминаться аналогичные публикации.

Как отмечено выше, у мидий зарегистрированы представители 10 семейств трематод.

Семейство Vucephalidae Poche, 1907

Аберрантная группа трематод, чьей отличительной чертой является положение рта посередине вентральной поверхности тела. В научной, научно-популярной и справочной литературе представителей

семейства *Vucephalidae* называют также буцефалидами или гастеростомами.

Черви от мелких до средних размеров. Тело от овальной или веретеновидной до удлинённо-овальной или удлинённой формы. Tegument обычно с мелкими шипиками. Передний прикрепительный орган в виде присоски или ринхуса, со щупальцами или без них, с расширением в виде колпака или какими-либо другими образованиями. Брюшная присоска отсутствует. Префаринкс короткий, фаринкс хорошо развит, пищевод имеется. Кишечник простой, мешкообразный или трубчатый. Семенников два, в задней половине или средней части тела. Сумка цирруса в задней половине тела; содержит трубчатый семенной пузырь, простатическую часть и семяизвергательный канал с папиллой. Половой атриум маленький или крупный. Половая пора терминальная или вентро-терминальная. Яичник в средней части тела. Каналикулярный семяприемник отсутствует. Лауреров канал и маточный семяприемник имеются. Желточные фолликулы обычно в симметричных боковых полях в передней или средней части тела. Матка длинная, извитая, часто занимает большую часть тела. Яйца многочисленные, мелкие, с крышечкой. Экскреторный пузырь трубчатый, мешковидный, I-образный. Паразиты кишечника и пилорических придатков, реже желудка и полости тела морских и пресноводных костистых рыб, очень редко амфибий. Типовой род – *Vucephalus* von Baer, 1827.

Жизненный цикл буцефалидных трематод триксенного типа. Первый промежуточный хозяин – двусторчатые моллюски, в том числе мидии, дополнительный и окончательный – рыбы. К слову, в качестве хозяев буцефалид известны моллюски 15 надсемейств (Cribb et al., 2001). Метациркурии буцефалид иногда могут встречаться у ракообразных (Вальтер, 1977).

Партеногенетическое поколение трематод, развивающееся в моллюсках, даёт многочисленное потомство – церкарий, чей хвост снабжён очень длинными, сильно сократимыми фурками, покрытыми клейким слизистым веществом, помогающим личинкам удерживаться на рыбе при контакте с поверхностью её тела. Продолжительность периода свободного плавания буцефалидных церкарий, как правило, довольно велика. К примеру, церкарии *Vucephalus longicornutus* (Manter, 1954) при 13°C оставались живыми и активными в те-

чение 36 – 38 ч, но затем ствол хвоста и фурки дегенерировали, что в дальнейшем делало невозможным их прикрепление к поверхности тела дополнительного хозяина – рыбы (Howell, 1966). Церкарии *Bucephalus margaritae* Ozaki et Ishibashi, 1934, помещённые в чашку Петри при 20 – 23°C, сохраняли жизнеспособность около 48 ч (Marchiori et al., 2010),

Выше подчёркивалось, что авторы не всегда указывают видовую и даже родовую принадлежность личинок трематод, обнаруженных ими в митилидах. Сказанное справедливо и в отношении буцефалид. В 1874 г. появилась публикация (Moore, 1874), в которой буцефалидные личинки, обнаруженные в водах Хастингса (Англия) у двух видов моллюсков, в том числе мидии обыкновенной, вообще были описаны как ранние личиночные стадии развития двустворок (куръёз, безусловно – АГ). Буквально через год цитируемый автор (Moore, 1875) исправил свою ошибку и описал церкарий из церастодермы съедобной как *Bucephalus haimeanus*¹ (кстати, обычный паразит этого моллюска). Личинки из мидии не были ни идентифицированы, ни описаны детально, хотя автор и привёл их схематичный рисунок. Судя по нему, примерный размер личинки 0.3 x 0.065 мм, она обладает трёхдольчатым хвостом с длинными отростками, а фаринкс расположен в задней половине тела.

В обзорной работе по двум видам мидий – калифорнийской и обыкновенной, обитающим на юго-западе тихоокеанского побережья США, её авторы (Shaw et al., 1988) приводят информацию о поражении гонад калифорнийской мидии в заливе Гумбольдта церкариями семейства Bucephalidae, ссылаясь при этом на магистерскую работу Р. Эдвардса (Edwards, 1984). Буцефалидные спороцисты (bucephalid sporocysts) упомянуты также среди паразитов, встретившихся у мидии обыкновенной у берегов Великобритании (Bignell et al., 2008), а также в Кельтском море у берегов Ирландии (Morgan, 2013). На Дальнем Востоке на литорали о. Парамушир у мидии обыкновенной обнаружены церкарии, описанные как «*Cercaria* sp. (Bucephalidae)» (Куликов и др., 1970).

¹ В настоящее время установлено, что буцефалидные трематоды, описываемые под этим названием почти от 10 видов моллюсков, в действительности представляют собой разные виды.

И ещё один пример подобных публикаций. У мидий обыкновенной, калифорнийской, средиземноморской и тихоокеанской, обитающих вдоль атлантического и тихоокеанского побережья США, отмечены партениты, чьё описание авторы свели к трём словам – «ramifying trematode sporocysts» (Kim, Powell, 2007). У мидий этого региона действительно зарегистрировано несколько видов буцефалид (Giles, 1962; McArthur et al., 2000; McGladdery, Stephenson, 1997; McGladdery et al., 1999), чьи спороцисты, как известно, характеризуются разветвлённостью. Авторы процитированной выше статьи (Kim, Powell, 2007) подчёркивают, что паразитирование этих спороцист приводит к разрушению ткани гамет и вызывает паразитарную кастрацию моллюсков.

В ряде работ прошлых лет буцефалид, найденных у моллюсков, описывали под родовыми названиями, в настоящее время уже не существующими. Буцефалидные спороцисты и церкарии, встреченные однажды в Новой Зеландии в гепатопанкреасе и гонаде мидии австралийской (*Mytilus latus*)² (Haswell, 1902-03), а также у 2.16 % мидии обыкновенной в эстуарии реки Кэмл (Корнуэлл, Англия) (Atkins, 1931; детальное описание паразита в статье отсутствует) указаны в цитируемых публикациях под названием *Gasterostomum*.

Родовое название *Gasterostomum* von Siebold, 1848 является младшим объективным синонимом *Bucephalus* von Baer, 1827. *Gasterostomum* помещён в Официальный Индекс названий, признанных неупотребляемыми и невалидными в зоологии. Виды, описываемые в *Gasterostomum*, отнесены к родам *Bucephalus*, *Prosorhynchoides*, *Prosorhynchus* или *Rhipidocotyle* (см.: WoRMS, 2014. *Gasterostomum* von Siebold, 1848. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=725497>).

Давно известно, что паразитирование буцефалид у моллюсков, как морских, так и пресноводных, неизменно сопровождается негативными последствиями для хозяев. Изучению взаимоотношений в системе «буцефалиды – моллюски» посвящён не один десяток

² *Mytilus latus* в описании разных авторов (Lamarck, Dillwyn, Nordmann) отнесён к синонимам соответственно *Choromytilus chorus*, *Perna canalicula*, *Mytilus coruscus*. Последний из них в водах Новой Зеландии не встречается. Учитывая сказанное, описание зарегистрированных у «*Mytilus latus*» партенит в данной монографии не приведено.

статей (см., напр., Дутьбеева, 1990; Bignell et al., 2008, 2011; Breton, 1970; Cochôa, Magalhães, 2008a, 2008b; Francisco et al., 2010a; Howell, 1966; Kim, Powell, 2007; Leela, Balakrishnan, 1974; Mengoli, 1998; Princep et al., 1996; Sanders, 1966; Sannia, James, 1977 и т.д.), что вполне объяснимо, учитывая коммерческую значимость многих из этих моллюсков.

К примеру, у мидий, поражённых *Prosorhynchus squamatus*, наблюдаются атрофия тканей и паразитарная кастрация (Coustau et al, 1993). Заболевание культивируемой в Бразилии мидии коричневой *Perna perna*, вызываемое партеногенетическим поколением *Bucephalus* sp. (предположительно, *Bucephalus margaritae*) и получившее название буцефалёзиса, или оранжевой болезни («bucephalosis, orange disease»), приводит к паразитарной кастрации моллюска и даже летально для него (Cochôa, Magalhães, 2008a, 2008b; da Silva et al., 2002, 2012). Высокая поражённость мидии коричневой в водах Южной Африки буцефалидными спороцистами, вкупе с феллодистомидными спороцистами *Proctoeces* sp., косвенно способствует её вытеснению из нативных биотопов проникшей сюда мидией средиземноморской, свободной в данном регионе от этих паразитов (Calvo-Ugarteburu, McQuaid, 1998a, 1998b). У устриц, поражённых буцефалидами, отмечены бесплодность, дегенерация яиц у зрелых самок, изменения в составе карбогидрат и липидов, сильные гистопатологические изменения и даже гибель моллюсков (Millar, 1963; Princep et al., 1996). К паразитарной кастрации приводит поражение буцефалидами и морского гребешка *Pecten fumatus* (= *Pecten alba*) в Австралии (Sanders, 1966). Подобных примеров экономической значимости поражения моллюсков буцефалидами, особенно в условиях их искусственного выращивания, можно привести множество.

Мидии являются первым промежуточным хозяином в жизненных циклах представителей двух родов буцефалид (*Bucephalus* и *Prosorhynchus*) и двух видов церкарий (*Cercaria noblei* и *Cercaria* sp.), чья родовая принадлежность пока не установлена. Помимо того. О. М. Орловская (2008) сообщает о находке у мидии тихоокеанской (*Mytilus trossulus*) на севере Охотского моря партенит *Bucephalopsis iskaensis* Akhmerov, 1963 (в настоящее время – *Prosorhynchoides iskaensis*). Описание паразита в статье отсутствует, найти его в литературе не удалось.

В заключение замечу, что, несмотря на тысячи экз. мидий, исследованных мною на Чёрном море от Одесского залива на северо-западе до берегов Туапсе на востоке, буцефакиды в них не встретились ни разу. Не находили их у черноморских мидий и другие исследователи (Холодковская, 1989). В то же время другой представитель митилид в этом водоёме – *Mytilaster lineatus*, зачастую образующий на скалах совместные с мидией поселения, является первым промежуточным хозяином в жизненном цикле *Bucephalus marinus* Vlasenko, 1931 (Гаевская, Николаева, 1973; Долгих, 1965б). Более того, ещё в начале 20-го столетия Д. Ф. Синицын (1911) описал от черноморского «*Tapes rugatus*» (скорее всего, *Polinitapes rugata*) буцефалидных церкарий *Cercaria hydriformis* Sinitzin, 1911 (первоначально автор назвал церкарий – *Bucephalus haimeanus rugatus* Sinitzin, 1909). Возможно (Lauckner, 1983), что эта личинка является личиночной стадией *Bucephalus baeri* Maillard, 1976 (половозрелые формы этого вида, чьим основным окончательным хозяином является лаврак *Dicentrarchus labrax*, в Чёрном море пока не найдены).

Род *Bucephalus* von Baer, 1827

Синонимы: *Gasterostomum* von Siebold, 1848

Eubucephalus Diesing, 1855

Labratrema Maillard, 1975

С характерными чертами семейства (Gibson, 1996). Тело от удлинённо-овального до удлинённого. Передний прикрепительный орган в виде присоски со щупальцами в количестве от 6 до 21, которые могут иметь 1 или 2 доли и терминальные сократимые папиллы. Количество и форма щупальцев служат диагностическими признаками в систематике *Bucephalus*. Рот в средней трети тела. Кишечник мешковидный. Семенники тандемом или наискось, в задней половине, редко возле середины тела. Сумка цирруса позади переднего семенника. Яичник перед семенниками. Матка достигает уровня ротового отверстия. Желточные фолликулы обычно в симметричных полях в передней части тела. Паразиты пищеварительного тракта морских и пресноводных костистых рыб. Типовой вид – *Bucephalus polymorphus* von Baer, 1827.

Вид *B. polymorphus*, ставший типовым в роде, впервые описан от пресноводных двустворчатых моллюсков. Церкарии довольно крупные, характеризуются наличием на хвосте двух длинных сократимых отростков (фурок), и своим своеобразным внешним обликом дали повод для названия всего рода трематод – *Bucephalus*, – бычьеголовый. Во время активного плавания, а плавают церкарии головным концом тела вниз, их длинные хвостовые отростки спирально закручиваются, в результате чего весь облик личинки действительно напоминает голову быка (рис. 6).

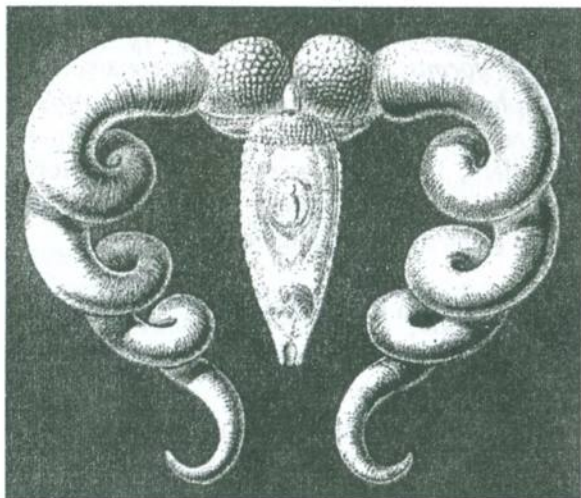


Рис. 6 Церкария *Bucephalus* (из: Ernst Haeckel's Kunstformen der Natur (1904) – http://en.wikipedia.org/wiki/File:Haeckel_Platodes_Bucephalus.png)

История рода *Bucephalus* интересна ещё и тем, что его церкарии были названы так раньше взрослых трематод, которым впоследствии было присвоено данное родовое название. В первые десятилетия 19-го столетия трематод, у которых отсутствовала типичная ротовая присоска, описывали как *Monostomum* – *M. crucibulum* Rud., 1819, *M. galeatum* Rud., 1819, или же, когда за брюшную присоску ошибочно принимали открывающийся на брюшной стороне тела фаринкс, как *Distoma* – *D. gracilescens* Rud., 1819. По поводу разделения трематод на моностом, дистом и амфистом см. стр. 12.

Согласно таксономической сводке WoRMS-2014, род *Bucephalus* в настоящее время объединяет около 80 видов, преимущественно морских. Однако отдельные виды известны пока только по единственной находке, а видовая самостоятельность ряда других явно нуждается в уточнении.

У мидий зарегистрировано 2 вида *Bucephalus*. Помимо того, на Аляске у мидии обыкновенной регулярно отмечают спороцисты, похожие, по мнению авторов (Meyers, Burton, 2009), на таковых рода *Bucephalus*.

***Bucephalus mytili* Cole, 1935 (рис. 7)**

Х о з я и н: *Mytilus edulis* — мидия обыкновенная (в природе и марикультурах).

Л о к а л и з а ц и я: гонада, мантия, пищеварительная железа.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: северный Уэльс (Англия), Ла-Манш (Франция), эстуарий реки Авейро (Португалия) (Breton, 1970; Cole, 1935; Dias, Serrano, 1972; Peneda, 1965).

Историческая справка. Впервые церкарий *Bucephalus mytili* нашли у мидий на побережье северного Уэльса (Англия) (Cole, 1935). Из 1000 вскрытых моллюсков заражёнными оказались только две особи. Описывая паразита, автор высказал мнение о его возможной идентичности с одним из видов *Prosorhynchus* («with a species of *Prosorhynchus* might be established»). Затем «*B. mytili*» был обнаружен у моллюсков в эстуарии реки Авейро (Португалия) (Peneda, 1965), на французском побережье Ла-Манша, от St. Germain на севере до Cherruix на юге (Breton, 1970), и вновь у берегов Португалии (Dias, Serrano, 1972). Португальские формы, по мнению одного из исследователей (Lauckner, 1983), являются личиночной стадией *Prosorhynchus crucibulum* (см. далее).

Половозрелая форма *B. mytili* неизвестна, практически никто не пытался экспериментальным путём определить принадлежность этих церкарий к конкретному виду взрослых трематод. Тем не менее, некоторые исследователи рассматривают *Bucephalus mytili*, описанного разными авторами от мидий, как синоним у *Prosorhynchus squamatus* (Bower, McGladdery, 2009; Matthews, 1973; Stunkard, 1976) (см. далее) или же *Prosorhynchus crucibulum* (Lauckner, 1983) (см. далее). Действительно, если сравнить морфометрические признаки церкарий названных видов, то они весьма похожи. Однако экспериментальные доказательства подобной точки зрения отсутствуют. В то же время существует и иное мнение по данному вопросу. Например, во Всемирном регистре морских видов (WoRMS-2014) *B. mytili*

включён в перечень признанных видов *Bucephalus*³. Под этим же названием данный паразит упоминается в публикациях ряда других авторов (Breton, 1970; Mengoli, 1998).

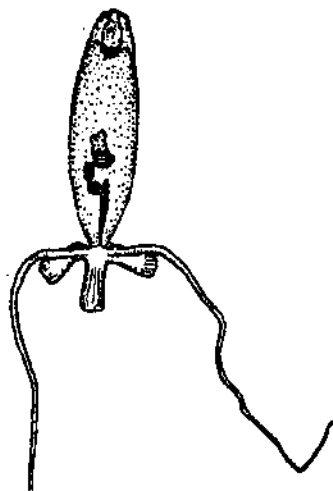
Приведённое ниже описание церкарий *B. mytili* основано на упомянутых выше статьях [в работе Ж. Бретона (Breton, 1970) отсутствуют рисунки спороцист и/или церкарий].

Описание. Спороцисты беловатого или желтоватого цвета, очень длинные, нитевидные, разветвлённые, трубчатые, диаметром 100 – 500 μm , с более плотными, грушевидными окончаниями. В ткани поражённых ими органов спороцисты образуют спутанный клубок. Каких-либо признаков подвижности у них не наблюдается. Внутри спороцист содержатся многочисленные церкарии на разных стадиях развития. Зародышевые клетки, пролиферирующие в полость тела спороцисты, первоначально образуют овальные зародышевые массы длиной от 100 до 140 μm , у которых постепенно формируются зачатки двух выступов длиной 140 – 180 μm . Выступы удлиняются, и между ними появляется зачаток хвостового придатка. По мнению цитируемого автора, на этой стадии личинка, имеющая в длину 170 – 230 μm , напоминает церкарию «*Bucephalus haimeanus*» (см. сноску 1 на стр. 24).

Полностью сформированные церкарии (рис. 7) имеют удлинённое тело длиной 0.2 – 0.3 и шириной 0.04 – 0.06 мм (Breton, 1970). По другим данным (Cole, 1935), длина тела церкарий 0.26 – 0.27 мм.

Рис. 7 Церкария *Bucephalus mytili* (из: Cole, 1935)

В средней части тела на tegumенте имеется очень тонкая продольная и круговая исчерченность с промежутками шириной 0.8 μm . В передней части



³ Gibson D. 2013. *Bucephalus mytili* Cole, 1935. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=109154>.

тела хорошо виден сократимый цистогенный орган (орган проникновения), ограниченный мембраной и содержащий железистые клетки. По (Cole, 1935), размер органа проникновения 0.04×0.03 мм.

Кишечник в виде округлого мешка, располагается между средней и задней третью тела. Ротовое отверстие в задней половине тела. Диаметр фаринкса 0.025 мм. Хвостовой стебель трёхдольчатый: одна из долей медианная и две, более коротких, боковые. Средняя цилиндрическая доля с полусферическим присоскообразным расширением, часто функционирующим как псевдоприсоска. Боковые доли несут цилиндрические сократимые фурки, в вытянутом состоянии достигающие 1.5 мм длины, их окончания покрыты слизистым веществом. По другим данным (Cole, 1935), длина фурок примерно в 2 раза больше длины тела, т.е. не превышает 0.54 мм (видимо, в сокращённом состоянии – АГ).

Патогенное влияние на мидий. Если согласиться с мнением, что *B. mytili* является самостоятельным видом, то здесь следует привести информацию о результатах изучения влияния данного паразита на физиологическое состояние мидий, выполненного на побережье Франции в Ла-Манше (Breton, 1970). У 21 из 64 заражённых моллюсков пол невозможно было определить даже под микроскопом, 16 самцов и 12 самок содержали только незрелые гаметы, и только 9 самцов и 6 самок продуцировали в непоражённых участках мантии нормальные гаметы. Поскольку заражённые мидии были крупнее незаражённых, автор цитируемой работы предположил, что паразит, видимо, в какой-то степени стимулировал рост хозяина (о возрасте исследованных мидий ничего не сообщается). Одновременно автор отметил, что паразит не может существенно повлиять на продуктивность хозяйства вследствие его низкой встречаемости.

Bucephalus sp. (рис. 8)

Х о з я и н : *Mytilus edulis platensis* – мидия аргентинская.

Л о к а л и з а ц и я : висцеральная масса, дорсальные и латеральные участки мантии.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я : атлантическое побережье Аргентины (Castellanos, 1961; Morris, 1984 – работа, к сожалению, оказалась недоступна; Szidat, 1965).

Историческая справка. В статье, в которой впервые сообщается об обнаружении у аргентинской мидии буцефалидных церкарий (Castellanos, 1961), описание личинок практически отсутствует. Немного информации к их характеристике добавляет и следующая публикация, Л. Шидата (Szidat, 1965), в которой приведены только размеры церкарий и схематичный рисунок личинки (рис. 8).

Комментируя свою находку, Л. Шидат (Szidat, 1965) подчёркивает, что на тех же банках, где были собраны заражённые мидии, обитает бразильский налим, у которого паразитирует *Bucephalus urophyci* Szidat, 1961. Одновременно автор отмечает сходство личинок из мидий с буцефалидными церкариями, описанными им же (Szidat, 1963) в этом же районе у митилид *Brachyodontes rodriguezi* и *Semimytilus algosus*, и полагает, что церкарии из мидии по своей морфологии занимают промежуточное положение между ними.⁴

В работе 1963-го года одну из личинок от *B. rodriguezi* Л. Шидат предположительно («probablement») отнёс к *B. urophyci*, а вторую — к *Prosorhynchus australis* Szidat, 1961.

Prosorhynchus australis Szidat 1961 переведён в род *Bucephalus* как *B. australis* (Szidat, 1961) Yamaguti, 1971. Однако, судя по рисункам и описанию взрослой трематоды, церкарий и метацеркарий в работе Л. Шидата (Szidat, 1963; стр. 81, рис. 4 — 7), передний прикрепительный орган у *P. australis* на всех стадиях развития имеет форму ринхуса и лишён шупалец, столь характерных для представителей рода *Bucephalus*.

Церкарии из *S. algosus* были определены цитируемым автором как «*Bucephalus* sp. (*l. chilensis* sp. n.?)» (*sic!* у автора).

Описание. Спороцисты разветвлённые, массивные, с заострёнными окончаниями. Внутри спороцист наблюдаются все стадии

⁴ Когда-то Л. Шидат прислал мне свои публикации по паразитам моллюсков, а потому я смогла сравнить буцефалидных церкарий, описанных им от разных хозяев. Церкарии из мидии аргентинской отличаются от церкарий «?*B. urophyci*» (*sic!* у автора), прежде всего, формой хвоста, а также более крупными размерами тела, меньшими размерами переднего прикрепительного органа и большими размерами фаринкса. Эти же признаки, за исключением в данном случае несколько больших размеров прикрепительного органа, отличают их от церкарий *Bucephalus* sp., а от церкарий «?*P. australis*» (*sic!* у автора) они отличаются ещё и формой переднего прикрепительного органа.

развития церкарий. В одной спороцисте одновременно находятся 2 — 3 личинки. Иногда церкарии встречались вне спороцисты (Castellanos, 1961).

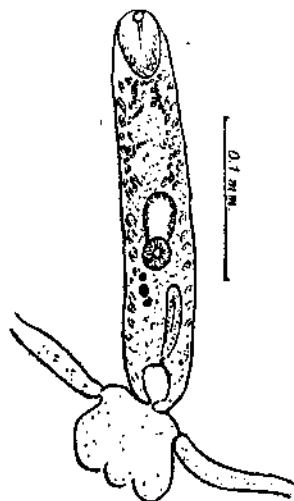


Рис. 8 Церкария *Bucephalus* sp. из мидии аргентинской (в оригинале статьи в подписи к рисунку этот же вид обозначен как *Bucephalus urophyci*) (из: Szidat, 1965)

Длина тела церкарий 0.24 — 0.25, передний прикрепительный орган («ротовая присоска» в описании автора) 0.045 x 0.034, диаметр фаринкса («брюшная присоска» в описании автора) 0.026 мм (Szidat, 1965).

Распространение. Церкарии зарегистрированы только в водах Аргентины: по одним данным, ими поражено 0.63 % мидии аргентинской (Castellanos, 1961), по другим — 4 % (Szidat, 1965).

Род *Prosorhynchus* Odhner, 1905

Синонимы: *Gotonius* Ozaki, 1924

Skrjabiniella Issaitschikow, 1928

Paraprosorhynchus Kohn, 1967

Chabaudtrema Kohn, 1970

Rudolphinus Stunkard, 1974

С характерными чертами семейства (Gibson, 1996). Как правило, относительно мелкие черви. Тело от веретеновидной до удлинённой формы. Передний прикрепительный орган (ринкус) конической формы, обычно хорошо развит, без щупалец. Рот в средней части тела. Кишечник мешковидный, часто маленький. Сумка цирруса обычно крупная, подходит близко к семенникам. Матка почти достигает уровня желточников или ниже их. Желточные фолликулы в основном располагаются или полностью впереди гонад, или в передней половине тела, в виде единого изогнутого поля, окружающего переднюю область маточного поля; иногда в двух симметричных боковых

полях в середине или передней половине тела. Паразиты кишечника морских и пресноводных рыб. Типовой вид – *Prosorhynchus squamatus* Odhner, 1905.

У мидий зарегистрированы личиночные стадии 3 видов *Prosorhynchus*, включая типовой вид рода.

Prosorhynchus squamatus Odhner, 1905 (рис. 9)

Х о з я е в а: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная, *M. edulis* / *M. galloprovincialis* – гибрид мидии обыкновенной и мидии средиземноморской.

Локализация: гонада, гепатопанкреас, почки, мантия.

Район обнаружения: Белое, Баренцево, Балтийское, Ирландское и Северное моря, воды Исландии, Ла-Манш, атлантическое побережье Франции, Португалии, атлантическое и тихоокеанское побережье Канады (Зеликман, 1966; Чубрик, 1952, 1966; Coustau et al, 1990, 1991a, 1991b, 1993; Dias, Serrano, 1972; Matthews, 1973; McArthur et al., 2000; McGladdery, Stephenson, 1997; McGladdery et al., 1999; Pekkarinen, 1991; Podvyaznaya, Galaktionov, 2004; Renaud et al., 1992, 1996; Sannia, James, 1977).

Историческая справка. В начале 20-го столетия известный шведский паразитолог Т. Однер (Odhner, 1905) предположил, что церкария *Bucephalus cruz* Levinsen, 1881, описанная от митилиды *Musculus discors* (= *Modiolaria discors*) из вод Гренландии, может быть личиночной стадией *Prosorhynchus squamatus*. Это предположение Т. Однера со ссылкой на его работу 1905-го года цитируют в своих публикациях многие исследователи, но экспериментально его никто не подтвердил. Кроме того, как уже отмечено, предполагается, что личиночной формой *P. squamatus* является также и *Bucephalus mytili* (см. выше).

И, наконец, Л. Раймер (Reimer, 1970) свёл *P. squamatus*, а также *Prosorhynchus aculeatus* Odhner, 1905 в синонимы к *Prosorhynchus crucibulum* (Rud., 1819), возможно, из-за внешнего сходства церкарий названных видов. Эту точку зрения не поддерживали последующие исследователи. По этой причине трудно предположить, каких же церкарий в действительности описал Л. Раймер (Reimer, 1970) от мидии Балтийского моря под названием *P. crucibulum* (см. далее).

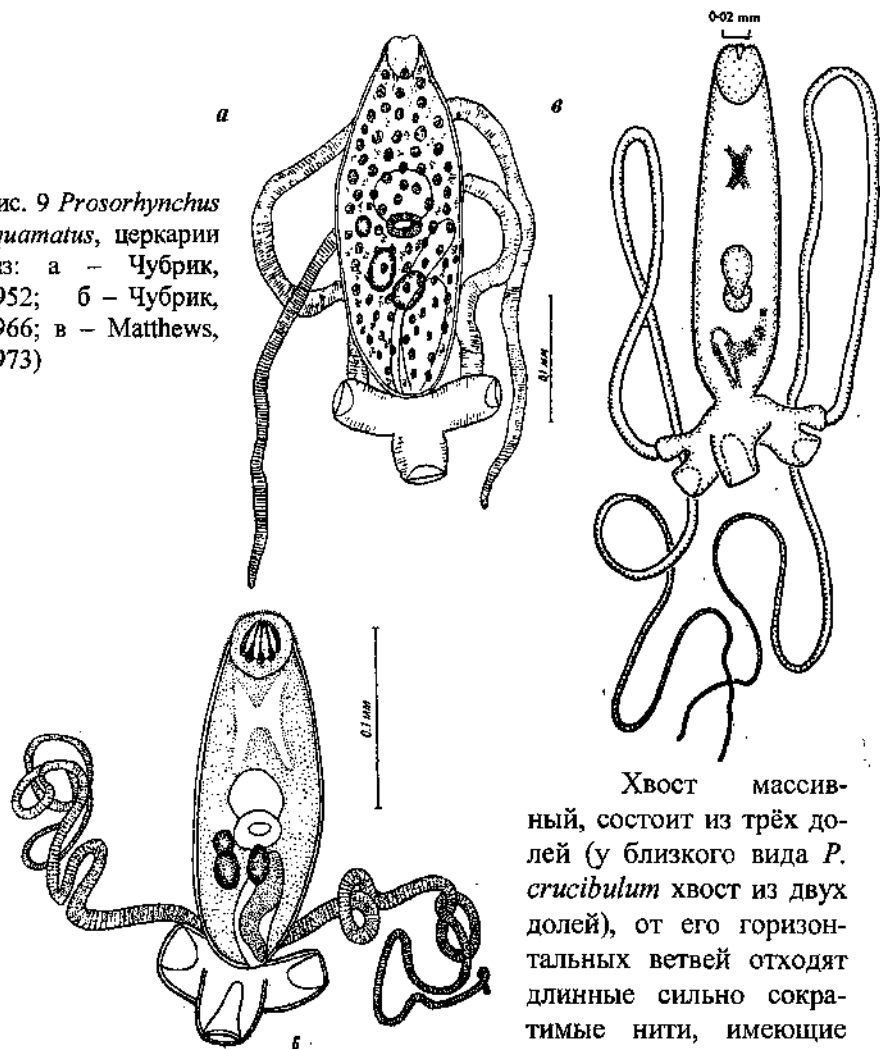
Церкарии *P. squamatus* впервые подробно описаны Г. К. Чубрик (1952), обнаружившей их у мидий на баренцевоморском побережье Кольского п-ова и в Белом море. Принадлежность церкарий к данному виду установлена ею «...на основании детального морфологического изучения и, главным образом, на сравнении расположения органов половой системы взрослых червей и их зачатков у личиночных форм» (Чубрик, 1952; стр. 327). Дополнительным аргументом в пользу этого определения, по мнению автора, служит тот факт, что «...взрослая форма *P. squamatus* является единственным и широко распространённым представителем буцефалид в Белом и Баренцевом морях. Найденная церкария оказалась также широко распространённым паразитом мидий...» (там же). Однако достоверность принадлежности паразитирующих в мидиях церкарий к *P. squamatus* экспериментально не была подтверждена.

Детальное описание церкарий *P. squamatus* приводит также Р. Мэтьюз (Matthews, 1973), сравнивая при этом морфологию и строение экскреторной системы этих личинок с таковыми *P. crucibulum* (см. далее).

Описание (по: Чубрик, 1952, 1966; с исправлениями и дополнениями других авторов). Спороцисты длинные, нитевидные, часто беспорядочно ветвящиеся, неподвижные, ярко-оранжевого цвета. Подобная окраска обусловлена наличием в спороцистах каротеноидных пигментов (Mashall, 1973). При вскрытии моллюска оранжевый цвет сразу же отличает поражённую особь от здоровой. Внутри спороцисты развивается многочисленное поколение амфигенной генерации – церкарии (рис. 9).

Тело сформированной церкарии удлинённо-овальной формы, слегка заострённое впереди, заканчивается довольно крупным, овальной формы органом проникновения, в котором располагаются 6 – 8 каплевидных желез. Железы выделяют секрет, с помощью которого личинка проникает сквозь кожные покровы рыбы – дополнительного хозяина трематоды. Тегумент первой половины тела с многочисленными мелкими шипиками, поверхность задней части тела гладкая. Тело церкарий тёмное из-за многочисленных цистогенных желез, заполняющих паренхиму. Рот посередине брюшной поверхности. Мешковидный кишечник почти круглой формы, направлен вперёд.

Рис. 9 *Prosorhynchus squamatus*, церкарии (из: а — Чубрик, 1952; б — Чубрик, 1966; в — Matthews, 1973)



Хвост массивный, состоит из трёх долей (у близкого вида *P. crucibulum* хвост из двух долей), от его горизонтальных ветвей отходят длинные сильно сократимые нити, имеющие выраженную попереч-

ную исчерченность и покрытые клейким веществом. Расслабленные нити по длине в несколько раз превышают длину самой личинки. Сильно вытянутый экскреторный пузырь доходит до уровня рта (по Чубрик, 1952) или же не достигает фаринкса (Matthews, 1973). Детальное описание ультраструктуры пламенных клеток, капилляров, собирательных трубочек, экскреторного пузыря и прочих компонентов экскреторной системы церкарий *P. squamatus* можно найти в ра-

ботах Р. Мэтьюса (Matthews, 1973) и И. Подвязной и К. Галактионова (Podvyaznaya, Galaktionov, 2004).

Нервная система представлена парой крупных ганглиев, находящихся в передней части тела.

Половая система у личинок находится в стадии формирования; у окрашенных церкарий можно различить семенники, яичник и сумку цирруса. Пара слегка наискось расположенных овальных семенников находится ниже уровня рта, примерно на срединной линии, идущей от головного к заднему концу тела. Яичник на уровне ротового отверстия слева. Толстая сумка цирруса располагается от уровня заднего семенника вдоль экскреторного пузыря с правой стороны и открывается половым отверстием на заднем конце тела.

Размеры: длина тела церкарий 0.20 – 0.26, ширина 0.05 – 0.08, передний орган 0.03 – 0.04 x 0.02 – 0.03, фаринкс диаметром 0.02 – 0.03, зачаток яичника 0.01 x 0.01, семенников 0.01 x 0.02, сумки цирруса 0.07 x 0.02, длина нитевидных придатков хвоста (в зависимости от их состояния) 0.8 – 1.5 мм. По другим данным (Matthews, 1973), длина тела церкарии 0.10 – 0.45, ширина 0.04 – 0.1, передний орган 0.04 – 0.06 x 0.03 – 0.035, фаринкс диаметром 0.025, зачаток яичника 0.01 x 0.011, семенников 0.02 x 0.02, сумки цирруса 0.05 x 0.02, длина нитевидных придатков хвоста (в зависимости от состояния) 0.45 – 1.5 мм.

Биология, экология, распространение. Заражённость мидий *P. squamatus* зависит, прежде всего, от местообитания моллюсков, и, безусловно, от наличия в конкретном регионе окончательных хозяев этого паразита. Так, на Восточном Мурмане им поражено от 2 до 60 % взрослых мидий (Чубрик, 1952), тогда как в заливе Кардиган Ирландского моря – всего 0.06 % (здесь было вскрыто 6907 экз. мидий) (Matthews, 1973). В эстуарии реки Авейро (Португалия) трематоду регистрировали у 0.1 % мидии обыкновенной (Dias, Serrano, 1972), а у атлантических берегов Франции – у 40 – 66 % мидии обыкновенной и 4 – 94 % гибрида мидий обыкновенной и средиземноморской (Coustau et al, 1990). В водах Исландии из 6 точек, в которых обследовались мидии, церкарии были обнаружены только в одном районе, при этом из 69 вскрытых здесь моллюсков заражение выявлено только у одного (1.59 %) (Sannia, James, 1977).

Культивируемая на северо-западе Франции мидия обычно сильнее поражена *P. squamatus* в сравнении с моллюсками местных популяций (Coustau et al, 1990). Замечено, что мидии на подвесных коллекторах заражены больше, чем моллюски, осевшие на конструкциях той же станции мидиевой фермы (Renaud et al., 1996).

Не менее интересна информация о восприимчивости к заражению *P. squamatus* генотипов северной *M. edulis* при отсутствии таковой у обитающей в той же акватории южной *M. galloprovincialis*. В зонах, где обитают одновременно оба вида мидий, и они скрещиваются, интрогрессия генов мидии обыкновенной позволяет паразиту развиваться в гибридах. Иными словами, мидия обыкновенная не обладает генами, которые позволяют распознавать или уничтожать этого паразита (Coustau et al, 1991 b).

В Кандалакшском заливе Белого моря личиночные стадии *P. squamatus* были обнаружены также у митилиды *Musculus laevigatus* и однажды – у гастроподы *Cryptonatica affinis* (= *Natica clausa*) (Зеликман, 1966). Находку буцефалидных церкарий у несвойственного для них хозяина – брюхоногого моллюска автор объясняет эврифагией этого хищника, обитающего в теснейшем соседстве с двустворчатыми моллюсками, которыми в основном он и питается. Однако, по мнению автора раздела по болезням двустворчатых моллюсков в монографии «Diseases of Marine Animals» (Lauckner, 1983; стр. 637), правильность определения личинок от *M. laevigatus* как *P. squamatus* следует подтвердить, а личинка из *C. affinis*, вне всякого сомнения, представляет другой вид («...beyond doubt represents a distinct species»).

Покинувшие моллюска церкарии некоторое время парят в толще воды до контакта с рыбой – дополнительным хозяином. К рыбе они прикрепляются липкими нитевидными отростками хвоста, после чего перкутанно проникают в её мышцы и плавники, где инцистируются, превращаясь в метацеркарий. Иногда метацеркарии *P. squamatus* могут достигать половозрелого состояния в организме дополнительного хозяина. На Белом море метацеркарии этого вида встретились также у амфиподы – морской козочки *Caprella septentrionalis* (Вальтер, 1976).

Взрослые формы *P. squamatus* обычно паразитируют у бычков, главным образом керчака европейского, *Myoxocephalus scorpius*

(Чубрик, 1952, 1966; Nicoll, 1913 – 1915). В организм дефинитивного хозяина трематоды попадают при поедании хищными бычками различных придонных рыб, а также своих более мелких собратьев, чьи мышцы также могут быть заражены метацеркариями.

Ареал *P. squamatus* включает Белое, Баренцево и Балтийское моря, воды северной Атлантики и её морей, северной Пацифики, Японии (Чубрик, 1952, 1966; Gibson, 1996; Pratt, McCauley, 1961; и многие другие). В сравнении с теплолюбивым *P. crucibulum*, вид распространён в более северных широтах.

Патогенное влияние на мидий. Практически все исследователи отмечают негативные последствия паразитирования *P. squamatus* у мидий, которое приводит к ослаблению моллюсков, паразитарной кастрации, сокращению продолжительности жизни и даже гибели (Coustau et al, 1990, 1991a, 1991b, 1993; McGladdery, Stephenson, 1997; McGladdery et al., 1999; Renaud et al., 1992; Sannia, James, 1977 и т.д.). В гемолимфе инвазированных мидий выявлен M.I.F – mitosis-inhibiting factor, сильно ингибирующий процесс митоза в их гонаде, приводящий в конечном итоге к кастрации хозяина (Coustau et al, 1991a; Renaud et al., 1992). К тому же, паразит индуцирует мобилизацию гликогена в резервной ткани моллюска, которую потом и использует с пользой для себя.

У найденной в водах Исландии единственной мидии, содержащей спороцисты с церкариями *P. squamatus*, общий объём тканей паразита и хозяина более чем в 4 раза превышал таковой здоровых одноразмерных моллюсков (Sannia, James, 1977). Авторы исследования даже поразились, как моллюск ещё оставался живым при таком количестве паразитов и таком объёме разрушенных и разорванных тканей.

Помимо несомненного влияния на производительность мидиевых ферм, заражение моллюсков *P. squamatus* практически сводит к нулю их коммерческую ценность. При поставках в торговую сеть больные ослабленные мидии быстро погибают, их створки раскрываются, моллюски приобретают неприятный запах, что явно противоречит нормам эстетики питания.

Паразиты *P. squamatus*. В свою очередь, паразитирующие в мидиях спороцисты *P. squamatus* сами становятся местом поселения других организмов. В частности, в водах Финляндии в них зарегист-

рированы кокцидии (Pekkarinen, 1991), а также одноклеточная зелёная водоросль *Helicosporidium* sp. (Pekkarinen, 1993).

По поводу последней находки необходимо сделать небольшое отступление. В 1990-е годы, когда появилось цитируемое сообщение (Pekkarinen, 1993), *Helicosporidium* рассматривали в составе Protozoa, следуя работе автора (Keilin, 1921), впервые описавшего данный род. Многочисленные виды *Helicosporidium* описывались в качестве облигатных патогенных паразитов членистоногих, прежде всего, насекомых. Однако в начале 20-го столетия было показано, что *Helicosporidium* – это уникальные ахлорофильные одноклеточные зелёные водоросли (Tartar et al., 2002), и в настоящее время их относят к Chlorophyta, Trebouxiophyceae.

***Prosorhynchus aculeatus* Odhner, 1905**

Синоним: *Skrjabiniella aculeatus* (Odhner, 1905)

Х о з я и н: *Mytilus galloprovincialis* – мидия средиземноморская.

Ло к а л и з а ц и я: мантия.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: эстуарий реки Авейро, воды Португалии (Francisco et al., 2010a, 2010b).

Описание. Церкарии *P. aculeatus* морфологически очень похожи на личинок *Prosorhynchus crucibulum* (см. далее), поэтому для дифференциации этих видов на стадии личинки исследователи рекомендуют использовать молекулярно-генетические методы (Francisco et al., 2010a). Вместе с тем, взрослые особи сравниваемых видов морфологически хорошо различаются, прежде всего, формой и размерами ринхуса: маленького и округлого у *P. aculeatus* и более крупного и треугольного или воронкообразного у *P. crucibulum* (Bray, 1973-1974; Santos, Gibson, 2002).

P. aculeatus широко распространён в умеренно-тёплых, субтропических и тропических океанических водах, а его окончательными хозяевами являются морские угри (*Conger*) и мурены (*Gymnothorax*) (Culurgioni et al., 2006a; Manter, 1940; Muñoz et al., 1989; Nicoll, 1913-1915; Odhner, 1905; Santos, Gibson, 2002 и др.). К примеру, в водах Сардинии этого гельминта зарегистрировали у 26.9 % обследованных особей морского угря (Culurgioni et al., 2006a).

Prosorhynchus crucibulum (Rud., 1819) Odhner, 1905
(рис. 10 – 13)

Синоним: *Rudolphinus crucibulum* (Rud., 1819) Stunkard, 1974

Х о з я е в а: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная, *Mytilus galloprovincialis* – мидия средиземноморская.

Л о к а л и з а ц и я: гепатопанкреас, гонада, мантия, почки, жабы.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: Балтийское и Ирландское моря, воды Португалии и северо-западного побережья Испании (Dos Santos, Coimbra, 1995; Francisco et al., 2010a, 2010b, 2012; Matthews, 1973; Pascual et al., 1987; Reimer, 1970).

Историческая справка. Спороцисты и церкарии *P. crucibulum* впервые описаны от 0.89 % мидии обыкновенной из западной части Балтийского моря на участках с солёностью от 7.5 ‰ и выше (Reimer, 1970). При описании церкарий автор подчёркивает их сходство с личинками *P. squamatus*, и на этом основании рассматривает названный вид в качестве синонима у *P. crucibulum*.

Спустя несколько лет церкарии *P. crucibulum* были обнаружены у 0.26 % мидии обыкновенной из залива Кардиган в Ирландском море (Matthews, 1973). Одновременно с ними у 0.06 % особей этого же хозяина встречались церкарии второго представителя рода – *P. squamatus*. В цитируемой статье подробно описаны спороцисты и церкарии обоих видов *Prosorhynchus*.

В дальнейшем *P. crucibulum* был зарегистрирован на северо-западе Испании в Галисии у выращиваемой на фермах мидии обыкновенной (Pascual et al., 1987), и в эстуарии реки Авейро (Португалия) у двух видов мидий – обыкновенной (dos Santos, Coimbra, 1995) и средиземноморской (Francisco et al., 2010a). При этом все исследователи подчёркивали исключительно низкую заражённость моллюсков данным паразитом.

Кстати, к этому же виду – *P. crucibulum* – относят церкарий «*Viscephalus mytili*», описанных в 1960 – 1970-е годы от мидии обыкновенной из эстуария реки Авейро (Португалия) (Dias, Serrano, 1972; Penéda, 1965).

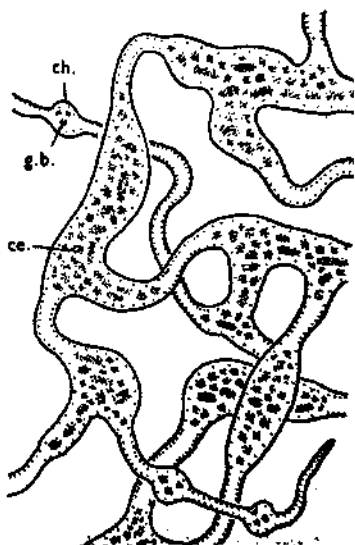
Отдельные авторы (напр., Dawes, 1946) рассматривали *Prosorhynchus crucibulum* синонимом у *P. squamatus*, другие (Reimer,

1970), как только что отмечено, относили *Prosorhynchus squamatus* к синонимам у *P. crucibulum*.

P. crucibulum во взрослом состоянии – специфичный паразит морских угрей (Bray, 1973-1974; Matthews, 1973; Muñoz et al., 1989; Nicoll, 1913-1915), тогда как *P. squamatus* паразитирует у различных видов рыб в Северной Атлантике и Северной Пацифике. Более того, церкарии сравнимых видов легко различить друг от друга, прежде всего, по форме хвоста (сравните рис. 9 и 11), а также формой экскреторного пузыря и формулой пламенных клеток.

В 1974 г. Г. Станкард (Stunkard, 1974) для *Prosorhynchus crucibulum* обосновал новый род *Rudolphinus* Stunkard, 1974 с типовым видом *R. crucibulum*. Основанием для этого послужили различия в формуле пламенных клеток экскреторной системы у церкарий *P. crucibulum* и *P. squamatus*. Однако в настоящее время род *Rudolphinus* относят к синонимам *Prosorhynchus*.

Описание. Спороцисты (рис. 9) в виде массы дихотомически разветвлённых трубочек диаметром 0.05 – 0.06 мм, которые локализуются в гемоцеле гонады и пищеварительной железы, а при сильном заражении также в почках и жабрах моллюска. Их цвет варьирует от белого до оранжевого. Трубочки через определённые интервалы образуют своеобразные расширения в виде камер, в которых развиваются церкарии. Стенка спороцисты состоит из тегумента, мышечной зоны и паренхимы.



ским, 0.36 x 0.03 мм.

Разуют своеобразные расширения в виде камер, в которых развиваются церкарии. Стенка спороцисты состоит из тегумента, мышечной зоны и паренхимы.

Рис. 10 Спороциста *Prosorhynchus crucibulum*: ch. – камера; g.b. – зародышевый шар; ce. – церкария (из: Matthews, 1973)

Церкарии (рис. 11, 12) типичного гастеростомного типа с хвостом, снабжённым двумя длинными сократимыми фурками. В состоянии покоя тело приобретает цилиндрическую форму размером 0.2 x 0.05 мм, при сокращении оно становится почти сферическим, 0.36 x 0.03 мм.

Рис. 11 Церкарии *Prosorhynchus crucibulum*: на рисунке слева показано расположение у церкарий зачатков половых желез, справа – строение экскреторной системы (из: Matthews, 1973)

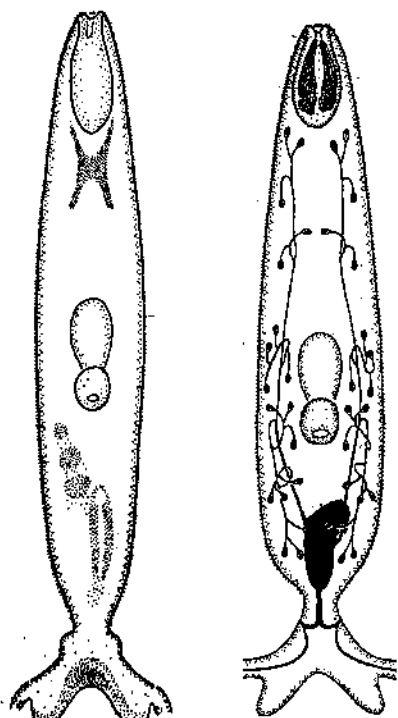
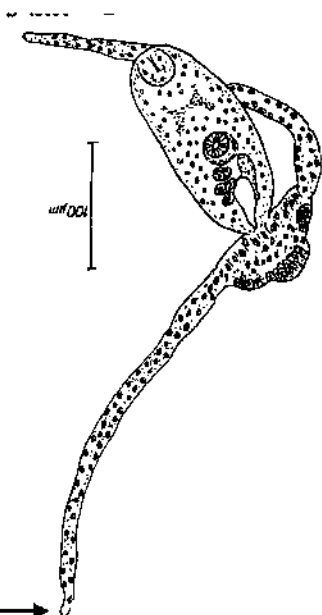


Рис. 12 Церкарии «*Prosorhynchus crucibulum*» (из: Reimer, 1970)



В вытянутом состоянии передняя половина тела личинки уплощена дорсо-вентрально, как у взрослых особей. Слегка заострённый передний конец заканчивается органом проникновения, – грушеобразным ринкусом размерами 0.04 – 0.06 x 0.03 – 0.04 мм. Одноклеточные железы проникновения расположены в двух группах по 8 клеток в каждой; их длинные протоки открываются на передней поверхности органа проникновения. Фаринкс диаметром 0.02 мм, кишечник протягивается вперёд, как и у взрослых особей.

Мешкообразный экскреторный пузырь длиной 0.04 мм. Формула пламенных клеток $2 [(3+2+4) + (3+3+3)] = 36$.

Хвост состоит из конического хвостового стебля и двух фу-рок. Основание стебля направлено назад и формирует диск, поверх-

ность которого секретирует плотную субстанцию, при помощи которой личинка фиксируется на коже хозяина – рыбы. Края диска с многочисленными сенсорными папиллами, выполняющими, видимо, тактильную функцию. Две короткие боковые ветви расположены слегка вентрально и несут сильно сократимые фурки, длина которых может варьировать от 0.3 до 1.8 мм (см. также табл. 1). В сокращённом состоянии фурки сворачиваются спирально. Как и стебель хвоста, они снабжены папиллами и секретируют липкую субстанцию. У церкарий хорошо видны зачатки яичника, семенников и сумки цирруса (Matthews, 1973).

Табл. 1 Размеры церкарий *Prosorhynchus crucibulum*, в μm (из: Reimer, 1970)

Признаки	Бальзамный препарат	Фиксированный в спирте материал
Длина х ширина тела	170 – 240 х 56 – 101	262 – 314 х 59 – 90
Прикрепительный орган	35 – 46	43 – 53 х 28 – 42
Брюшная присоска	25 – 35.5	19.5 – 26 х 20 – 30.5
Кишечник	–	30 – 36 х 30 – 33
Яичник	17 х 12	16 – 21 х 12 – 16
Семенники	–	52 – 57 х 18 – 21
Хвостовой стебель	54 – 83 х 97 – 151	59 – 75 х 105 – 165
Длина фурук	360 – 780	660

Биология, экология, распространение. Одна зрелая особь *P. crucibulum* продуцирует 4236 – 8401 (в среднем 6760) яиц размерами 24 – 27 х 11 – 20 μm (в среднем 26 х 17). Мирацидий размером 24 х 15 μm (23 – 25 х 13 – 15), с длинным стилетом, двумя эпителиальными пластинками, очень длинной ресничкой, 11.8 – 13.7 (12.7) μm . Тело полностью покрыто ресничками (рис. 13).

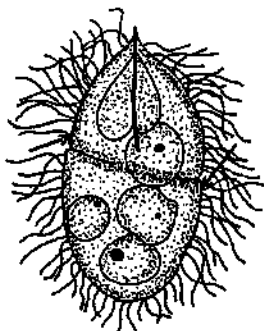


Рис. 13 Мирацидий *Prosorhynchus crucibulum* (рисунок под световым микроскопом): две эпителиальные пластинки в теле показаны стрелками (из: Francisco et al., 2012)

Глазки и теребраториум отсутствуют. Все перечисленные особенности свидетельствуют о том, что мирацидий *P. crucibulum* относится к группе личинок, пассивно проникающих в хозяина – мидию (Francisco et al., 2012).

Заражённость мидий *P. crucibulum* невысока: 0.3 % – в эстуарии реки Авейро (Francisco et al., 2010a) и 4.2 % – в литоральной лагуне в устье реки Вога (Vouga) на побережье Португалии (dos Santos, Coimbra, 1995), 0.26 % – в заливе Кардиган Ирландского моря (Matthews, 1973), 0.89 % – в Балтийском море (Reimer, 1970).

P. crucibulum – бореальный вид, чей ареал ограничен распространением его окончательного хозяина, морского угря *Conger conger* (Bray, 1973-1974; Culurgioni et al., 2006a; Matthews, 1973; Muñoz et al., 1989; Nicoll, 1913-1915; Odhner, 1905 и др.). Паразит известен у него в Средиземном, Балеарском, Красном и Балтийском морях (Л. Раймер считает, что распространение вида по акватории Балтики ограничивает солёность 8 – 9 ‰), в Бискайском заливе, северной, северо-восточной и северо-западной Атлантике (в высоких широтах не встречается), в водах Швеции, Японии, Китая, Филиппин, Панамы. К примеру, в водах Сардинии этот гельминт зарегистрирован у 30.8 % особей морского угря, а *P. aculeatus* – у 26.9 % (Culurgioni et al., 2006a).

Патогенное влияние на мидий. Как и другие представители семейства буцефалид, паразитирование *P. crucibulum* оказывает серьёзное негативное влияние на репродуктивные способности моллюска, нарушая процесс гаметогенеза (Francisco et al., 2010a, 2010b; Pascual et al., 1987).

Иногда в заражённых мидиях могут встретиться инкапсулированные паразиты, что является следствием защитной реакции организма хозяина, направленной на изоляцию постороннего объекта в нём (Dos Santos, Coimbra, 1995).

*Cercaria noblei*⁵ Giles, 1962 (рис. 14)

Х о з я и н: *Mytilus californianus* – мидия калифорнийская.

⁵ Вид назван в честь Dr A. E. Noble, бывшего директором Тихоокеанской морской станции и руководителем департамента зоологии Тихоокеанского университета в период, когда выполнялась цитируемая работа (Giles, 1962).

Локализация: гонада, изредка почки.

Район обнаружения: Калифорния (тихоокеанское побережье США) (Giles, 1962).

Историческая справка. *Cercaria noblei* описана от мидий, собранных на скалах у посёлка Диллон Бич на севере Калифорнии. Из 2116 вскрытых моллюсков паразит встретился у 9 (0.42 %) (Giles, 1962). Какой-либо другой информации о регистрации этого вида церкарий у мидий найти в литературе не удалось.

Определить видовую принадлежность *C. noblei* не представляется возможным; как правило, подобное возможно только при экспериментальном получении взрослой формы трематоды. Кстати, при описании церкарии автор воздержался от помещения этой личинки в определённый род, подчёркивая, что когда будет изучен жизненный цикл трематоды, истинное родовое название будет предпочтительнее спекулятивного. К тому же, «родовое» название *Cercaria* является условным, введённым специально для обозначения личиночных форм трематод, чья родовая принадлежность пока не установлена. По этой причине *Cercaria noblei* следует считать видом *incerta sedis*, т.е. видом неясной таксономической принадлежности.

Описание. Спороцисты характерной для буцефалид ветвящейся формы, оранжевого цвета.

Церкарии обладают цилиндрическим, слегка уплощённым телом, с тупым передним концом и слегка зауженным задним. Длина тела живых личинок 0.185 (0.155 – 0.230) при ширине 0.040 (0.032 – 0.058) и толщине 0.035 (0.030 – 0.052) мм. Передний конец с чашеобразным прикрепительным органом, длиной 0.045 мм, способным втягиваться. Его дорсальная поверхность покрыта мелкими шипиками. Непосредственно ниже этого органа находится крупная бабочкообразная цистогенная железа, 0.040 x 0.035 x 0.030 мм. Фаринкс диаметром 0.015 (0.014 – 0.016) мм, располагается почти в одной трети от заднего конца тела. Простой мешковидный кишечник длиной 0.031 мм. Ниже фаринкса лежат два семенника размерами 0.018 x 0.010 x 0.015 и 0.017 x 0.017 x 0.017 мм. Сумка цирруса находится вентрально к левому семеннику, половой синус заканчивается вентрально сразу же впереди места соединения тела с хвостом. Яичник 0.015 x 0.008 x 0.007 мм, лежит дорсально от правого семенника. Тонкостенный экскреторный пузырь достигает уровня фаринкса.

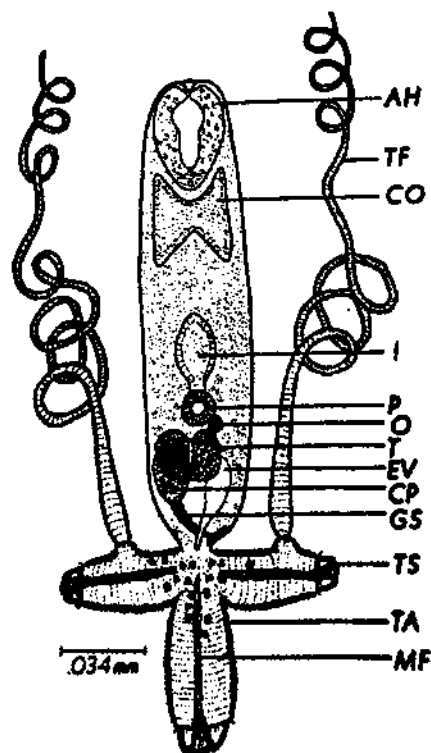


Рис. 14 *Cercaria noblei*: АН – передний орган; СО – цистогенный орган; EV – экскреторный пузырь; I – кишечник; MF – мышечные волокна; ТА – хвостовой отросток; TF – хвостовой отросток; TS – хвостовая присоска; Р – фаринкс; О – яичник; Т – семенник; CP – сумка цирруса; GS – половой атриум (из: Giles, 1962)

Хвост разделён на три доли – две боковые (0.051×0.016 мм) и одну медианную ($0.066 - 0.073 \times 0.015 - 0.018$ мм). Каждая из них заканчивается мускулистым присоскоподобным образованием. Медианная доля обычно направлена в дорсальном направлении. От каждой боковой доли отходит по одному длинному, нитевидному,

отростку с характерной исчерченностью. Длина отростка в полностью вытянутом состоянии превышает длину тела в 2 – 2.5 раза.

Биология, экология, распространение. Какие-либо детали, касающиеся особенностей биологии, экологии или же распространения *C. noblei*, в цитируемой работе (Giles, 1962), равно как и информация о находках этого вида другими исследователями, отсутствуют.

Патогенное влияние на мидий. Из-за большого количества переплетённых спорозист гонады мидий имели волокнистый вид. К тому же, заражённость моллюсков *C. noblei* сопровождалась их паразитарной кастрацией: из 9 поражённых мидий только у одной из них, самца, удалось определить пол (Giles, 1962).

В 1905 г. Т. Однер (Odhner, 1905) обосновал новое подсемейство *Gymnophallinae* для описанного им ранее рода *Gymnophallus* Odhner, 1900. Согласно Принципам Координации Международного кодекса зоологической номенклатуры (статья 36(b) [International Code of Zoological Nomenclature, Article 36 (b)], именно Т. Однеру должно принадлежать авторство и семейства *Gymnophallidae*, т. е. *Gymnophallidae* Odhner, 1905 (Scholz, 2002). Обращаю внимание на это обстоятельство по той причине, что в отдельных публикациях автором данного семейства иногда указывается Doilfus, 1939, как, например, в классической монографии С. Ямагути (Yamaguti, 1971), или же Могозов, 1955 (см., напр., Зеликман, 1962, 1966; Скрыбин, 1955; Смогоржевская, 1976; Bartoli, 1965, 1974b; Bowers et al., 1990; Chai et al., 2009; Ching, 1995a; James, 1964; и т.д.). В одной из недавних диссертационных работ (Gam, 2008) встретилось и такое указание на год обоснования семейства – *Gymnophallidae* Odhner, 1900.

Некрупные черви овальной или грушевидной формы. Тегумент с шипиками. Ротовая присоска субтерминальная, крупнее – иногда почти в 2 раза – брюшной, с мускулистыми выростами или без них. Брюшная присоска в средней части тела, редко в задней трети. Префаринкс отсутствует, фаринкс крупный, пищевод имеется или отсутствует. Кишечные ветви короткие, часто широкие, могут не достигать уровня середины тела. Семенников 2, лежат симметрично или слегка наискось. Семенной пузырёк из двух, реже трёх частей или неразделённый. Простатическая часть есть или отсутствует; если она имеется, то трубчатая или овальная, если же отсутствует, то простатические клетки окружают половой атриум. Сумка цирруса и циррус отсутствуют. Короткий семяизвергательный канал соединяется с метратермом, образуя гермафродитный проток. Половой атриум трубчатый или поперечно-овальный. Половая пора медианная, ниже бифуркации кишечника, или незаметная у переднего края брюшной присоски, или широкая наподобие впадины, на некотором расстоянии впереди брюшной присоски. Яичник обычно впереди семенников, иногда между ними. Лауреров канал имеется, семяприемник есть или отсутствует. Желточники парные или он один; компактные, дольчатые или фолликулярные, располагаются в области брюшной присоски. Петли матки по всему телу, или же только в передней или только задней части тела. Яйца мелкие, с крышечкой, зрелые яйца с

эмбрионом. Экскреторный пузырь V- или Y-образный, с длинными боковыми ветвями, достигающими уровня фаринкса, с дивертикулами или без них. Суммарное число пламенных клеток 16 или 24. Экскреторная пора терминальная. Во взрослом состоянии – паразиты теплокровных животных. Типовой род – *Gymnophallus* Odhner, 1900.

Жизненный цикл гимнофаллид варьирует от одно- до трех-сенного. Первый и второй промежуточные хозяева – моллюски. Роль второго промежуточного хозяина у некоторых видов играют полихеты (Bartoli, 1974a, 1974b, 1987; Kyle, Noblet, 1985; Rangel, Santos, 2009; собств. наблюдения). О том, сколь сложными бывают жизненные циклы этих трематод, свидетельствуют, например, результаты изучения такового одной из них (Galaktionov, 2006). Речь идёт о *Parvatrema margaritense* Galaktionov, Irwin et Saville, 2006. Первый промежуточный хозяин этой трематоды двустворчатый моллюск *Turtonia minuta*, в котором паразитируют дочерние спороцисты, продуцирующие типично гимнофаллидных фуркоцеркарий. Последние выходят во внешнюю среду и проникают во второго промежуточного хозяина – гастроподу *Margarites helycinus*, в которой они мигрируют в экстрапаллиальную полость, где отбрасывают хвост и превращаются в зародышевый мешок. По сути, формируется партеногенетическая метацеркария. Эта первичная партеногенетическая метацеркария продуцирует второе поколение метацеркарий, которые покидают её и поселяются в экстрапаллиальной полости моллюска. Метацеркарии второго поколения продуцируют третью генерацию метацеркарий, но уже способных развиваться в окончательном хозяине во взрослую стадию. Птицы заражаются при поедании моллюсков, содержащих партеногенетических метацеркарий второго поколения со зрелыми инвазионными метацеркариями 3-й генерации внутри них. Подобное клонирование значительно увеличивает численность гемипопуляции метацеркарий и явно способствует успешной трансмиссии паразита к окончательному хозяину, а, следовательно, и сохранению вида.

Окончательные хозяева гимнофаллид – птицы, тесно связанные в питании с морским побережьем. Трематоды поселяются в их кишечнике, фабрициевой сумке, жёлчном пузыре. Однако эти гельминты способны паразитировать и у млекопитающих, включая человека. К примеру, гимнофаллидные метацеркарии из двустворчатого

моллюска *Macra veneriformis*, скормленные мышам, достигли в них взрослого состояния (Sohn et al., 2007). Эти черви были описаны как новый для науки вид – *Parvatrema chaii* Sohn et al., 2007. Новым видом оказались и гимнофаллиды из моллюска *Siniovacula constricta*, также успешно развившиеся в мышах во взрослых червей (Chai et al., 2007). Следовательно, гимнофаллидные трематоды представляют потенциальную опасность для здоровья людей, о чём пишут многие исследователи и что, к слову, подтверждает сам факт описания нового вида гимнофаллид от человека (Chai et al., 2003; Guk et al., 2006; Lee, Chai, 2001; Lee et al., 1993; Yu et al., 1993).

Мидии обычно играют роль второго, а иногда и первого промежуточного хозяина в жизненном цикле гимнофаллид.

Первые публикации по трематодам этого семейства, паразитирующим в мидиях, появились ещё в начале 20-го столетия. Так, в 1901 г. была опубликована статья, автор которой (Dubois, 1901), изучавший паразитов мидии обыкновенной на северо-западном побережье Франции в районе Бильера (Billiers), обнаружил в моллюсках красновато-коричневые пятнышки, бывшие центром образования жемчужин, с червями размерами 0.4 – 0.6 мм. Найденных гельминтов он назвал *Distomum margaritarum*¹, образно назвав формирующиеся вокруг них жемчужины «блестящим саркофагом для червя» («La plus gelle perle n'est donc, en definitive, que le brillant sarcophage d'un ver»). По его мнению, таких же или похожих личинок он встретил в мидии средиземноморской на юго-восточном побережье Франции в Провансе.

В следующем, 1902-м, году из печати вышла статья Г. Джеймсона (Jameson, 1902), исследовавшего трематод у мидий во Франции в упомянутом выше районе Бильера, а также в Ирландском море в районе о. Пил (Piel). В мидиях из Франции он обнаружил дистом, которых отнёс к *Lecithodendrium* Looss. По его мнению, черви очень напоминали *Distomum somateriae* Levinsen, 1881 от гаги из Гренландии. Одновременно он нашёл в тапесе спороцист с личинка-

¹ В настоящее время *Distomum margaritarum* Dubois, 1901 [(он же – *Gymnophallus margaritarum* (Dubois, 1901)] рассматривают синонимом у *Parvatrema minutum* (Cobbold, 1859) (см.: Gibson D. I. 2013. *Gymnophallus* Odhner, 1900. – Accessed through WoRMS at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=108703>).

ми, похожими на тех, что паразитируют в мидии. Личинки в спороцистах были бесхвостыми и отличались от найденных в мидиях только меньшими размерами, бледным цветом, более вздутым экскреторным пузырьком и пустым кишечником, а также наличием глазков и особых секреторных органов. В мидиях из Англии он встретил таких же, или очень похожих личинок, однако тапес в районе сбора проб не встречался, а спороцисты были обнаружены в церастодерме съедобной. Далее исследователь подсадил мидий из района о. Пил к тапесам, собранным в водах Бильера, и выявил заметное увеличение паразитов в них. Вернувшись в Бильер, Г. Джеймсон вскрыл синьгу, которая оказалась сильно заражена *Lecithodendrium somateriae* (сейчас это — *Gymnophallus somateriae*). Поскольку и синьга, и гага питаются исключительно мидиями, а личинки из этого моллюска чрезвычайно похожи на мариит из названных птиц, доказать их идентичность, по мнению цитируемого автора, несмотря на некоторые различия в размерах червей (взрослые трематоды вдвое меньше метацеркарий: 0.2 – 0.55 против 0.45 – 0.75 мм), вполне реально без эксперимента. В этой же статье Г. Джеймсон подробно описал процесс формирования жемчужины вокруг внедрившейся в мантию мидии личинки.

Однако, по мнению Т. Однера (Odhner, 1905), в материале Г. Джеймсона из мидий не мог быть *Gymnophallus somateriae*, поскольку взрослые особи данного вида в два раза мельче метацеркарий, описанных этим автором. Т. Однер полагает, что крупные личинки, паразитирующие в мидиях и вызывающие в них образование жемчуга, по своей морфологии полностью идентичны *Gymnophallus bursicola* Odhner, 1900.

На этом публичное обсуждение статьи Г. Джеймсона (Jameson, 1902) не закончилось. Французский исследователь А. Жиар (Giard, 1907), анализируя работы по трематодам, провоцирующим образование жемчуга в двустворчатых моллюсках, сообщил, что встречающиеся в мидиях из Вимерё (Булонь-сюр-Мер) черви, названные Г. Джеймсоном *Lecithodendrium somateriae* (= *Gymnophallus somateriae*), возможно, являются стадией в жизненном цикле *G. bursicola*. Иными словами, А. Жиар согласился с мнением Т. Однера. При этом он подчеркнул, что гимнофаллиды, найденные в этом же районе в других двустворках, отличаются от тех, что обитают в ми-

диях, но похожи по описанию на *Gymnophallus somateriae*. Критический анализ работ Г. Джеймсона, А. Жиара и ряда других, посвящённых изучению гимнофаллид, развивающихся в моллюсках, продолжил Р. Дольфю (Dollfus, 1912). В обширной статье, посвящённой жемчугообразующим метацеркариям из *Donax vittatus*, он детально описывает тех под названием *Gymnophallus somateriae* var. *strigata*. Этот вид позднее перевели в род *Meiogymnophallus* Ching, 1965 как синоним у *M. strigatus* (Lebour, 1908) Bartoli, 1983. В настоящее время род *Meiogymnophallus* относят к числу синонимов *Parvatrema* Cable, 1953.

Установить точное число видов гимнофаллид, зарегистрированных в мидиях, довольно сложно, если не невозможно, поскольку систематика данной группы всё ещё далека от завершённости, многие виды и роды сведены в синонимы, и зачастую довольно трудно выяснить, о каком же виде идёт речь в том или ином случае, особенно в публикациях начала прошлого столетия. Дабы не быть голословной, приведу несколько примеров. В одном из заливов на атлантическом побережье Канады на поверхности мантии мидий и мии (*Mya arenaria*) были обнаружены гимнофаллидные метацеркарии размером 0.078 x 0.056 мм (Stafford, 1912). Метацеркарии были похожи на трематоду, описанную из гаги в том же районе (речь идёт о *Gymnophallus somateriae* – АГ), но отличались размерами от более крупных гимнофаллидных церкарий (0.138 x 0.082 мм), найденных в этом же заливе у мии. На этом основании автор заключил, что они не могут принадлежать к одному и тому же виду (но какому?). К слову, в Ванкувере (тихоокеанское побережье Канады) спороцисты и метацеркарии *G. somateriae* действительно паразитируют у *Macoma balthica* (= *M. inconspicua*) (Ching, 1973).

В ходе многолетнего мониторинга распространения паразитов и патологий у двустворчатых моллюсков вдоль обоих берегов США исследователи (Kim, Powell, 2007; стр. 1121) отметили повсеместное распространение во внутренних органах мидий – мантии, висцеральной соединительной ткани, ноге, биссусовой железе, жабрах – инкапсулированных метацеркарий, как они пишут, «по-видимому, гимнофаллид (presumably gymnophallids)». При этом в большинстве случаев какой-либо заметной реакции хозяина на паразита не наблюдалось.

Имеет смысл отметить также, что до сего времени существуют разночтения в определении таксономического статуса ряда гимнофаллид, отмеченных у моллюсков многие десятилетия назад, а у части церкарий / метациркарий он вообще не установлен. Например, к числу видов неясного систематического положения (sp. inquir.) относят *Metacercaria (Gymnophallus) megacoela* Palombi, 1934 (рис. 15), описанного от средиземноморского моллюска *Ruditapes decussatus* (= *Tapes decussatus*), у которого метациркарии располагались между раковиной и мантией. Подобные примеры будут приведены ниже при описании соответствующих видов гимнофаллид.

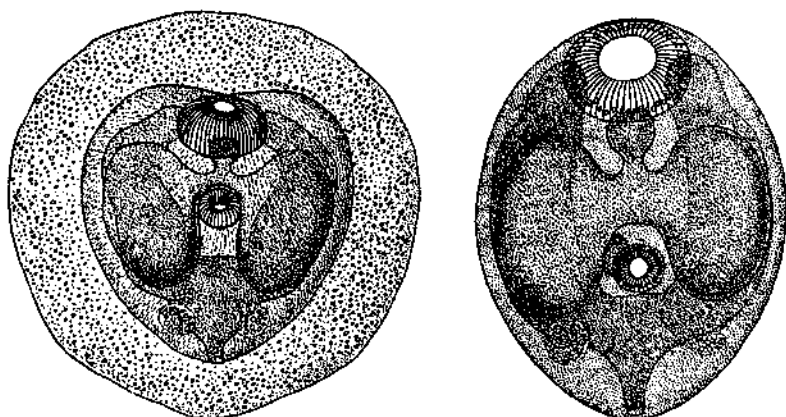


Рис. 15 Метациркария *Metacercaria (Gymnophallus) megacoela*: А – личинка в желатиноподобной цисте; Б – метациркария, извлечённая из цисты (из: Palombi, 1934)

Необходимость детальной ревизии гимнофаллид иллюстрирует и следующий пример. В 1980-е годы было высказано предположение (Lauckner, 1983), что в мидиях могут встречаться метациркарии трематоды *Gymnophallus gibberosus* Loos-Frank, 1971, в качестве промежуточных хозяев которой известны моллюски родов *Macoma* и *Cerastoderma*. В частности, церкарий и метациркарий *G. gibberosus* из макомы балтийской описывает М. Пеккаринен (Pekkarinen, 1987), при этом подчёркивая их сходство с *G. somateriae*. Действительно, в дальнейшем метациркарий *G. gibberosus* нашли у мидий, обитающих у побережья Германии в Северном море (Thielt-

ges et al., 2006). И, наконец, *G. gibberosus* указан среди паразитов гаги североморского побережья Германии (Gottschalk, Prange, 2011). Напомню, что по таксономической сводке WoRMS-2014 этот вид является синонимом *G. somateriae*².

К слову, метацеркарии многих гимнофаллидных видов, даже если они валидны, внешне очень похожи, а для неопытного начинающего исследователя визуально вообще трудно различимы; в равной степени могут быть похожими и их церкарии. В разное время на это обращали внимание многие специалисты. Иными словами, видовая идентификация гимнофаллид на стадии личинки заслуживает доверия только в случае получения взрослой формы паразита в экспериментальных условиях. Видимо, по этой причине некоторые исследователи (Kim, Powell, 2007), сообщая о встречаемости у мидий подобных метацеркарий, предпочитают указывать только на их сходство с гимнофаллидами.

Однако попытки вырастить в эксперименте взрослых трематод не всегда оказываются удачными. К примеру, обнаружив у мидий гимнофаллидных метацеркарий (из 78 моллюсков заражёнными оказались 32, при этом в них было найдено 64 личинки), исследователи (Jameson, Nicoll, 1913) попытались заразить ими синьгу. Птице было скормлено около 1000 мидий, в контрольных пробах, как мы видим, заражённых этими паразитами на 40 %. При вскрытии подопытной птицы гимнофаллид в ней не обнаружили, тогда как в Англии и Нидерландах у синьги в те годы было известно 6 видов этого семейства. Возможно, что в данном случае скормленные птице метацеркарии ещё не достигли инвазионного состояния, при котором они способны развиваться в половозрелую форму. Столь же безуспешно закончились эксперименты по заражению гимнофаллидными церкариями мидий, помещённых в одну ёмкость с инвазированными ими моллюсками *Ruditapes decussata* (Jameson, Nicoll, 1913) и *Cerastoderma edule* (Nicoll, 1906).

С подобной ситуацией пришлось столкнуться и мне при попытке получить половозрелую форму гимнофаллиды, чьи метацеркарии поражают черноморских мидий. При скормливании метацер-

² Gibson D. I. 2013. *Gymnophallus* Odhner, 1900. – Accessed through WoRMS at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=108703>.

карий голубям заразить тех не удалось, однако в двух цыплятах, которым в течение четырёх дней скармливали кусочки гонады и мантии мидий с метацеркариями, была получена половозрелая форма *Parvatrema dubousi* (описана тогда мною как *Parvatrema timondavidi* Bartoli, 1963) (Гаевская, 1973) (см. далее).

Итак, тема поражения мидий гимнофаллидами весьма актуальна и находится в центре внимания исследователей уже более 100 лет, что во многом связано с практической значимостью их паразитирования в моллюсках, и в том числе с провоцируемым ими образованием жемчуга. О том, сколь велик интерес к этой проблеме, свидетельствуют видовые названия гимнофаллид (*perla*, *perligena*), описываемых от моллюсков, включая мидий.

Впервые о встречаемости жемчуга в мидиях стало известно ещё в 17-м веке. Уже упомянутый выше А. Жиар (Giard, 1907), изучавший жемчугообразующих трематод рода *Gymnophallus*, привёл информацию о том, что ещё в 1655 г. некий Olaus Worm писал в «Museum Wormiarum» о жемчужных образованиях в мидиях, обитающих в водах Копенгагена. В публикации 1872-го года Р. Гарнер (Garner, 1872), обнаруживший жемчуг в мидиях у берегов Англии, писал, что тот формируется в результате реакции моллюска на мелких дистом, живущих на его мантии. По информации Р. Дюбуа (Dubois, 1901), у берегов Франции мидия была так сильно поражена жемчугообразующими гимнофаллидами, что это исключало возможность её использования в пищу. Э. Линтон (Linton, 1915) сообщает о встречаемости вдоль края мантии, в мантии и ноге мидий из вод Вудс-Хола (атлантическое побережье США) цист, часть из которых содержали жемчужины. Размеры цист колебались от 0.5 до 2.5, диаметр жемчужин — от 0.3 до 1.12 мм. Автор предположил, что образование цист и жемчуга вызвано трематодами. При этом он подчеркнул отсутствие у мидий спороцист и церкарий, что, по его мнению, весьма любопытно, поскольку два других вида моллюсков — нассариус и морской гребешок, — исследованных им в этом же районе, были поражены несколькими видами церкарий.

Литература, посвящённая проблеме жемчугообразования у моллюсков, очень обширна. Изложить, даже кратко, содержание всех источников не представляется возможным по многим причинам, в том числе из-за риска превратить данную монографию в объ-

ёмную книгу, посвящённую только одному объекту. Для этого достаточно взглянуть на почти 700-страничный труд Д. Кунца и С. Стевенсона (Kunz, Stevenson), посвящённый жемчугу, как таковому, процессу его образования в моллюсках и т.д., выдержавший 3 издания, причём последнее из них уже в нынешнем столетии – в 2001-м году.³

В целом же в общих чертах процесс жемчугообразования в моллюсках можно описать следующим образом. Церкария обычно проникает в область между мантией и раковиной, а уже затем в соединительную ткань мантии, где принимает сферическую форму и хорошо видна в виде желтоватого пятнышка диаметром около 0.5 мм (Jameson, 1902). Реагируя на инородное тело, моллюск начинает продуцировать эпителий, который обволакивает пространство вокруг червя, в результате чего образуется своеобразный «жемчужный мешок». В конечном итоге заключённый в «мешок» паразит погибает, а клетки его тела образуют бесструктурную массу, некоторое время сохраняющую форму тела личинки, благодаря плотности тегумента. В этой массе возникают один или несколько центров кальцинирования, и она пропитывается известковым материалом. Процесс идёт до тех пор, пока личинка не превратится в этакий желвак со сферической структурой известковых отложений. Эпителий «мешка» начинает строить кутикулу из конхиолина, и с этого момента процесс жемчугообразования протекает по тем же законам, что и рост внутреннего покрытия раковины. Образовавшаяся в мидии жемчужина состоит из слоёв арагонита, секретируемого эпителием мантии, и представляет, по сути, нормальный процесс формирования раковины моллюска.

Наличие крупных, более 1 мм в диаметре, и многочисленных – их число может превышать тысячи шт. – жемчужин в мантии ми-

³ Kunz G. F., Stevenson C. H. The book of the pearls: its history, art, science, and industry. – Dover Publ., 2001. – Dover republ. edit. publ. by the Century Co., N. Y., 1908. – 672 pp. На сайте (gemology.se/.../The_Book_Of_The_Pearls_NYC_Edition_George_F_Kunz) доступно первое издание книги 1908-го года: Kunz G. F., Stevenson C. H. The Book of the Pearls: its History, Art, Science, and Industry of the Queen Gems. – Century Co., N. Y., 1908. К сожалению, в издании 2001 г. многие цветные иллюстрации даны в чёрно-белом варианте.

дий может иметь серьёзное экономическое значение, поскольку резко ухудшает коммерческую ценность таких моллюсков.

И, наконец, гимнофаллиды могут влиять на физиологическое состояние моллюсков, правда, чаще всего на стадии партенит и церкарий. К примеру, у митилиды *Modiolus barbatus* из восточной части Адриатического моря паразитирование спороцист *Gymnophallus* sp. вызвало задержку гаметогенеза, некроз соединительной ткани и гемоцитную инфильтрацию (Mladineo, Peharda, 2005). А. Зеликман (1962) наблюдала в кишечнике гимнофаллидных метацеркарий, паразитирующих в беломорской мидии, множество яиц и спермиев моллюска, а также обрывки его мантии.

. К моменту работы над данной монографией у мидий были зарегистрированы представители двух гимнофаллидных родов – *Gymnophallus* и *Parvatrema* Cable, 1953.

Род *Gymnophallus* Odhner, 1900

Синонимы: *Cestotrema* Morozov, 1960 (pre-occupied)

Kamchatkinella Caballero et Bravo-Hollis, 1972

Paragymnophallus Ching, 1973

С характерными чертами семейства (Cremonte et al., 2008; Scholz, 2002). Черви небольших размеров. Ротовая присоска без выростов. Вентральная впадина отсутствует. Кишечные ветви не расширены, обычно заканчиваются близко к переднему краю брюшной присоски⁴. Семенной пузырь 2-, редко 3-частичный. Простатический проток удлинённый, изогнут постеро-вентрально, окружён многочисленными простатическими клетками, которые открываются в проксимальную часть семяизвергательного канала. Яичник перед семенниками. Семяприемник отсутствует. Половое отверстие незаметное, обычно на передней губе брюшной присоски. Желточники компактные или фолликулярные, в двух группах. Экскреторный пузырь Y-образный, с длинным стволом и ветвями. Формула пламенных клеток, в тех случаях, когда она известна, – $2 [(2 + 2 + 2) + (2 + 2 +$

⁴ Приводимые ниже описания и рисунки кишечника у метацеркарий некоторых видов *Gymnophallus* не всегда соответствуют данному определению.

2)] = 24. Паразиты жёлчного пузыря и фабрициевой сумки водоплавающих птиц. Типовой вид – *Gymnophallus deliciosus* (Olsson, 1893).

У мидий зарегистрировано от 9 до 13 видов *Gymnophallus*. В ряде случаев точное систематическое положение найденных метацеркарий не установлено, и авторы описывают их как *Gymnophallus* sp. (см. далее).

***Gymnophallus deliciosus* (Olsson, 1893) Odhner, 1900 (рис. 16)**

Синоним: *Distoma deliciosus* Olsson, 1893

Х о з я и н: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная.

Л о к а л и з а ц и я: экстрапаллиальная полость (Ching, 1963, 1991), пищеварительная железа (Куликов и др., 1970), гонада (Рыбаков, 1986).

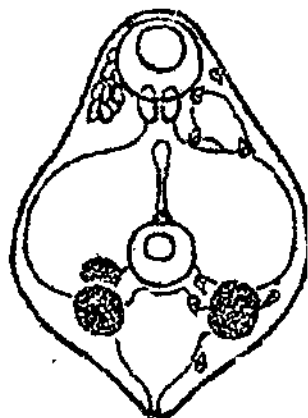
Р а й о н о б н а р у ж е н и я: тихоокеанское побережье Канады (Ванкувер), залив Петра Великого Японского моря, о. Парамушир (Курильские о-ва) (Куликов и др., 1970; Рыбаков, 1983, 1986; Ching, 1963, 1991).

Историческая справка. А. В. Рыбаков (1986) обнаружил у мидии обыкновенной в заливе Петра Великого три вида гимнофаллидных метацеркарий, один из которых он определил (под вопросом) как *Gymnophallus* sp. (*deliciosus*?). Ранее метацеркарий *G. deliciosus* от 6 видов двустворчатых и брюхоногих моллюсков из Белого моря описала Э. А. Зеликман (1962), причём в мидиях она их не нашла.

Описание (по: Зеликман, 1962).

Метацеркарии подвижные, особенно растяжим задний конец тела. Тело покрыто довольно длинными шипиками. Ротовая присоска в 2 – 2.5 раза крупнее брюшной.

Рис. 16 *Gymnophallus* sp. (*deliciosus*?), метацеркария из мидии обыкновенной залива Петра Великого (из: Рыбаков, 1986)



Ветви экскреторного пузыря достигают ротовой присоски, содержат многочисленные тёмные конкреции. Кишеч-

ные ветви вздутые, часто почти шарообразные. Имеются зачатки семенников, яичника и желточников. Длина тела личинок 0.85 – 0.93, ширина 0.46 – 0.62, диаметр ротовой присоски 0.248, брюшной 0.108, фаринкса 0.083, размеры семенников 0.124 x 0.046, яичника 0.093 – 0.077 мм.

Биология, экология, распространение. На Дальнем Востоке в заливе Петра Великого метацеркарии *G. deliciosus* встречены у 0.1 % мидий (Рыбаков, 1986), на литорали о. Парамушир (Курильские о-ва) – у 13.3 %, по 1 – 5 экз. в моллюске (Куликов и др., 1970).

Первый промежуточный хозяин *G. deliciosus* на литорали о. Парамушир – морское блюдечко *Lottia pelta* (= *Actaea cassis*), в котором были найдены спороцисты и церкарии данного вида (Куликов и др., 1970).

Окончательные хозяева *G. deliciosus* в основном чайки – морская, серебристая, сизая, средиземноморская, бургомистр, доминиканская, хохотунья (её называют также каспийской чайкой, желтоногим мартыном), клуша (Куклин, 2008; Álvarez et al., 2006; Hoberg, 1984; Sanmartín et al., 2005; Threlfall, 1967). На Баренцевом море, к примеру, *G. deliciosus* встретился у 35.5 % особей чайки морской, 35.2 % чайки серебристой и 6.5 % бургомистра (Куклин, 2008), а в районе Антарктического п-ова (архилелаг Палмер) – у 60 % ржанки белой, 76 – 85 % чайки доминиканской, 15 % поморника южнополярного (Hoberg, 1984). По данным последнего из цитируемых авторов, интенсивность инвазии птиц *G. deliciosus* заметно разнится, причём более всего заражены сидящие на гнёздах особи, у которых обнаружены и метацеркарии и незрелые черви. Учитывая то значение, которое в питании чаек данного района имеет моллюск *Nacella polaris*, автор предположил, что именно он может быть промежуточным хозяином *G. deliciosus* в антарктическом регионе.

Ареал *G. deliciosus* весьма обширен – его регистрируют у птиц от Баренцева моря на севере до антарктических вод на юге, а также вдоль тихоокеанского побережья Азии и Северной Америки. И всё же, несмотря на столь широкое распространение трематоды, фактически являющейся космополитом, у мидий метацеркарии этого вида обнаружены только вдоль западного и восточного побережий Тихого океана.

Синоним: *Parvatrema australis* (Szidat, 1962) Szidat, 1965

Х о з я и н: *Mytilus edulis platensis* – мидия аргентинская.

Ло к а л и з а ц и я: мантия.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: Аргентина (акватория близ Буэнос-Айреса, Патагонский шельф) (Cremonte et al., 2008; Figueras, Novoa, 2012; Szidat, 1962, 1965).

Историческая справка. Вид впервые описан как *Gymnophallus australis* по редии, церкариям, метацеркариям и зародышевым шарам, найденным в марте 1962 г. в мидии из побережья Буэнос-Айреса (Аргентина) (Szidat, 1962), но затем этим же автором переведён в род *Parvatrema*. Впоследствии Л. Шидат, по его словам, вскрыл в этом же регионе сотни мидий, но данного паразита более не встретил ни разу.

В последующем этих личинок нашли в мидиях на Патагонском шельфе (Cremonte et al., 2008). Половозрелые формы были выращены из метацеркарий *in vitro* в физиологическом растворе при 39°C в течение 18 – 20 ч, при этом 80 % червей уже содержали яйца. На основании морфологических особенностей *Parvatrema australis* возвращён в род *Gymnophallus*, в котором изначально был описан (Cremonte et al., 2008)⁵. Авторы цитируемой статьи внесли некоторые уточнения в диагноз рода *Gymnophallus*.

Описание (по: Szidat, 1962, 1965) (рис. 17 – 21). Трематода характеризуется аберрантным жизненным циклом. В редиях, содержащих зародышевые шары, развиваются бесхвостые церкарии (рис. 17), которые покидают её и выходят в ткани моллюска. Редии достигают в длину 0.3 мм, размер фаринкса 0.05 x 0.03 мм. У развивающихся в них церкарий ротовая присоска достигает в диаметре 0.015, брюшная 0.006 мм. Покинувшие редию церкарии первоначально развиваются в типично гимнофаллидных, но неинцистированных метацеркарий (рис. 18). Длина их тела составляет 0.29 мм, ротовая при-

⁵ Согласно таксономической сводке WoRMS-2014, этот вид всё ещё числится в составе рода *Parvatrema* (см.: Gibson D. I. 2013. *Parvatrema* Cable, 1953. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=108707>).

соска размером 0.08 x 0.05, брюшная 0.04 x 0.025, диаметр фаринкса 0.025 мм.

Рис. 17 Редия *Gymnophallus australis* из мидии аргентинской (из: Szidat, 1962)

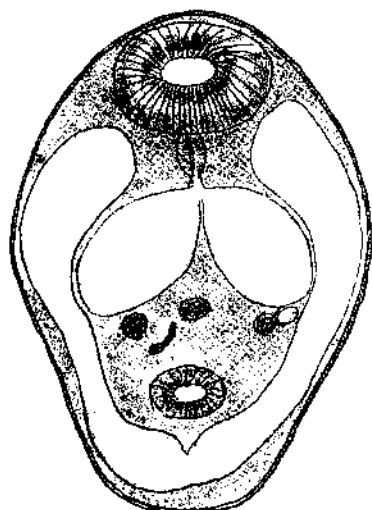
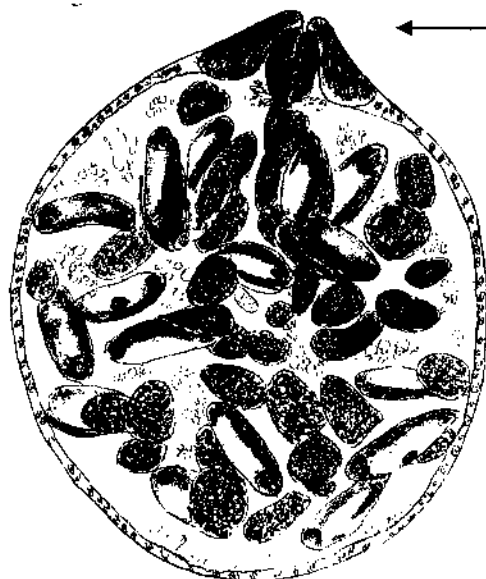
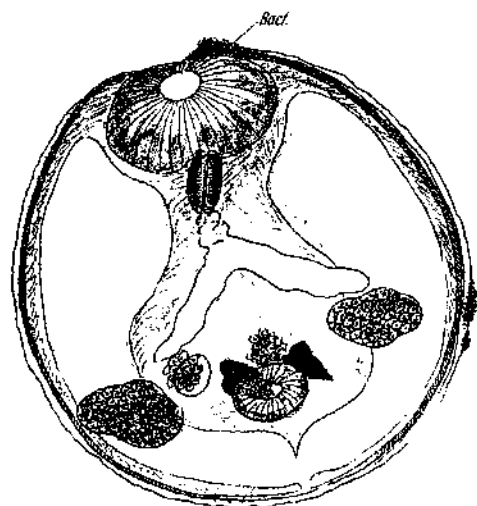


Рис. 18 Метацеркария *Gymnophallus australis* из мидии аргентинской (из: Szidat, 1962)



Эти метацеркарии на некоторое время инцистируются, при этом присоски несколько сжимаются, и их ширина слегка превышает длину (рис. 19).

Рис. 19 Инцистированная метацеркария *Gymnophallus australis* из мидии аргентинской; отмечены скопления бактерий на поверхности цисты (из: Szidat, 1962)

Метацеркарии длиной 0.28 мм, ротовая присоска 0.06 x 0.12, брюшная 0.035 x 0.045, диаметр фаринкса 0.04, зачаток семенника 0.06 x 0.035 мм. Сквозь прозрачную желатиноподобную стенку цисты чётко просвечивают широкие ветви экскреторного пузыря, достигающие переднего края тела (Figueras, Novoa, 2012).

Затем стенка цисты растворяется (возможно, бактериями; их, кстати, автор отмечает на рисунке – *Bact.*), а метацеркарии проходят процесс партеногенетического размножения (рис. 20), продуцируя новое поколение церкарий внутри собственной паренхимы. На первой стадии партеногенеза метацеркария имеет в длину 0.35 и ширину 0.25 мм, сильно сокращённая ротовая присоска достигает 0.08 мм в диаметре, брюшная присоска 0.035, фаринкс 0.03 мм (рис. 20, А)

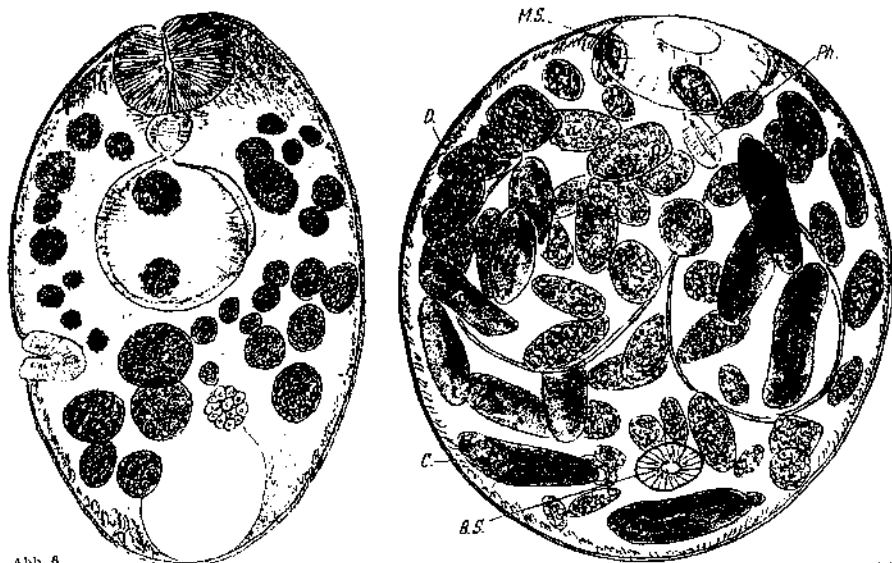


Abb. 6

Рис. 20 Метацеркарии *Gymnophallus australis* из мидии аргентинской: А – с зародышевыми шарами; Б – с церкариями и зародышевыми шарами (M.S. – ротовая присоска; B.S. – брюшная присоска; Ph – фаринкс; C. – церкария) (из: Szidat, 1962)

У метацеркарии исчезают оба семенника и закладки желточников, сохраняются лишь яичник, фаринкс и раздвоенные кишечные ветви. Яичник начинает продуцировать партеногенетические яйца

без скорлупы, выходящие прямо в паренхиму тела метацеркарии (рис. 20 Б). Из яиц формируются зародышевые шары, а из тех – обладающие эфемерным хвостом церкарии, чья форма копирует в миниатюре метацеркарию, от которой они произошли (рис. 21). Длина

тела церкарии 0.07, диаметр ротовой присоски 0.025, брюшной 0.0125 мм.

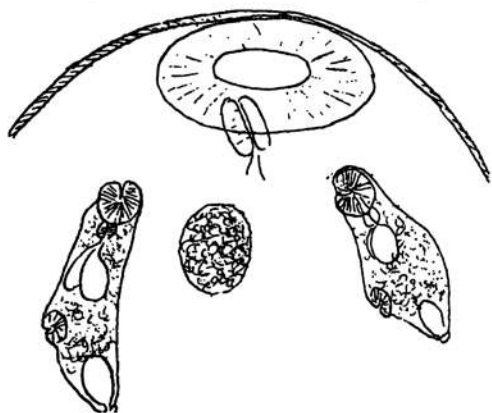


Рис. 21 Метацеркарии *Gymnophallus australis* из мидии аргентинской с церкариями (из: Szidat, 1962)

. Иными словами, зародышевые шары, имеющие все анатомические черты церкарий / метацеркарий /

взрослого поколения, свидетельствуют о том, что все генерации в жизненном цикле у *G. australis* являются гомологичными. В принципе, подобное явление известно у ряда видов гимнофаллид, например, у *Parvatrema rebunense* (Shimazu, 1975) или же *P. margaritense* (Galaktionov, 2006).

Патогенное влияние на мидий. На внутренней поверхности створки заражённой мидии обнаруживаются многочисленные мелкие уродливые вздутия (рис. 18), вызванные реакцией моллюска на паразитов (Figueras, Novoa, 2012; Szidat, 1965).

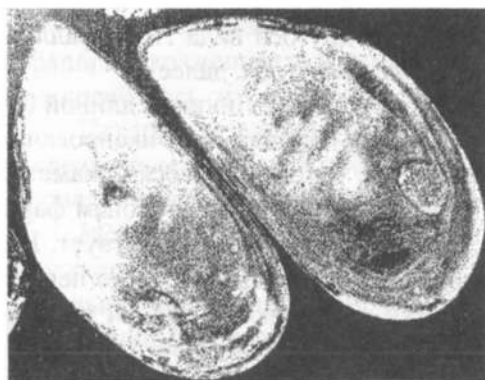


Рис. 22 Уродливые вздутия на внутренней поверхности раковины мидии, вызванные паразитированием *Gymnophallus australis* (из: Szidat, 1965)

Синоним: *Gymnophallus bilis* Brinkmann, 1956 (гетеротипный синоним)

Х о з я и н: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная.

Ло к а л и з а ц и я: мантия, стенка тела.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: атлантическое побережье США (зал. Мэн, Массачусетс) (Lutz, 1978; Stunkard, Uzmann, 1958), Ирландское море (Jameson, 1902 – см. стр. 49).

Историческая справка. У мидий, обитающих в водах штата Массачусетс (США), были найдены гимнофаллидные метацеркарии, которых в течение 10 дн. скармливали птенцам гаги, начиная с первого дня их жизни (Stunkard, Uzmann, 1958). В результате в кишечнике одной птицы были обнаружены половозрелые черви, которых, с определённой оговоркой, отнесли к *Gymnophallus bursicola*. Такие же черви, но не достигшие половозрелого состояния, были получены в кишечнике хомьяка через 7 дн. после заражения (рис. 23).

Возможно, что метацеркарии этого же вида были найдены в заливе Мэн у мидий естественных поселений и выращиваемых в хозяйстве (Lutz, 1978). Цитируемый автор отмечает, что найденные им метацеркарии морфологически очень похожи на жемчугообразующую дистому, описанную европейскими авторами как *G. bursicola*.

В середине прошлого столетия Т. Огата (Ogata, 1944) заразил котят и мышь гимнофаллидными метацеркариями, извлечёнными из нескольких видов двустворчатых моллюсков, и получил в тех взрослую форму, которую определил как *Gymnophallus bursicola*. Однако Т. Эндо и Т. Хосина (Endo, Hoshina, 1974) утверждают, что Т. Огата экспериментировал с метацеркариями другого вида гимнофаллид – *Parvatrema duboisi* (= *Parvatrema timondavidi*) (см. далее).

Описание (по: Stunkard, Uzmann, 1958). Личинки длиной 0.4 – 0.6, шириной 0.2 – 0.3 мм. Тегумент с шипиками. Фиксированные экземпляры размером 0.45 x 0.275 мм, ротовая присоска диаметром 0.088, брюшная 0.078 x 0.07, фаринкс 0.003 мм. По сторонам фаринкса располагаются головные железы. Префаринкс отсутствует. Имеется короткий пищевод. Кишечные ветви протягиваются до переднего края брюшной присоски. Зачатки семенников в задней половине тела, зачаток яичника непосредственно впереди левого семенника. Половое отверстие у переднего края брюшной присоски. Половой

атриум, если имеется, трубчатый. Экскреторный пузырь Y-образный, его ветви достигают уровня фаринкса.

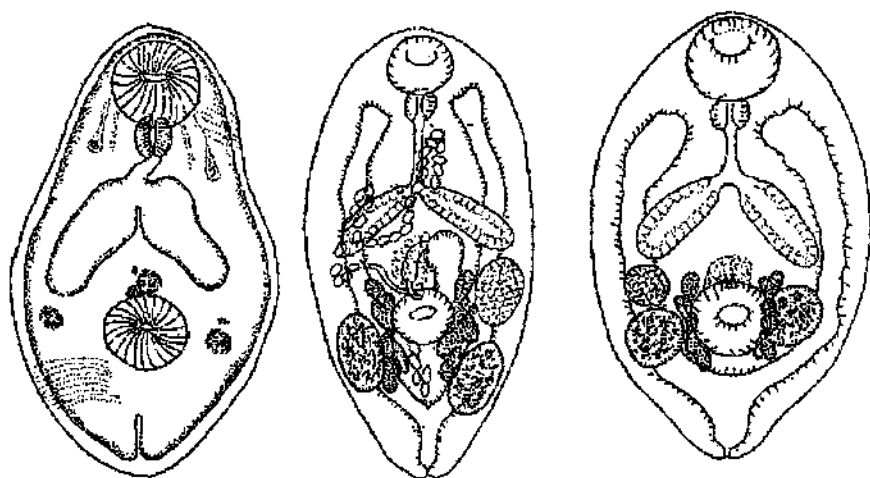


Рис. 23 *Gymnophallus bursicola*, слева направо: метацеркария из мантии мидии (длина тела 0.46 мм); незрелый червь, обнаруженный в хомяке через 7 дн. после экспериментального заражения (длина червя 0.43 мм); взрослый, но не полностью зрелый червь, найденный в птенце гаги через 10 дн. после заражения (длина 0.72 мм); (из: Stunkard, Uzman, 1958).

Биология, экология, распространение. У атлантического побережья США (Массачусетс) *G. bursicola* поражает около 20 % мидий, при невысокой интенсивности инвазии — от 1 до 10 червей в моллюске (Stunkard, Uzman, 1958).

Взрослые трематоды найдены у гаги на Ньюфаундленде и Лабрадоре. Заражённость птиц достигала 60 %, а интенсивность инвазии колебалась от 1 до 635 экз. (Bishop, Threlfall, 1974).

Патогенное влияние на мидий. Метацеркарии вызывают повреждения в мантии, в которые может откладываться известковый материал, что в конечном итоге ведёт к образованию жемчуга.

Между количеством жемчуга в мидии и возрастом моллюска наблюдается положительная корреляция, т.е. чем старше моллюск, тем больше жемчужин в нём может быть обнаружено (Lutz, 1978). Во избежание заражения мидий гимнофаллидами и, следовательно, возможного формирования жемчуга в них цитируемый автор реко-

мендует выращивать моллюсков в толще воды на плотках, простоявших в воде менее 5 лет. Это гарантирует отсутствие в моллюсках жемчуга даже в том случае, когда его в больших количествах отмечают в том же районе в мидиях естественных поселений.

***Gymnophallus choledochus* Odhner, 1900 (рис. 24 – 26)**

Синонимы: *Cercaria fulbrighti* Hutton, 1952

Gymnophallus fulbrighti (Hutton, 1952)

Х о з я и н: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная.

Ло к а л и з а ц и я: в основном мантийная полость, мантия.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: Кельтское (побережье Ирландии) и Белое моря, залив Петра Великого Японского моря (Зеликман, 1950, 1962, 1966; Рыбаков, 1983, 1986; Morgan, 2013).

Историческая справка. В 1962 г. Э. А. Зеликман опубликовала статью, посвящённую личинкам трематод семейства *Gymnophallidae*. Среди прочих хозяев гимнофаллид в работе указана и беломорская мидия, у которой эти метацеркарии, как сообщает автор, оказались самыми распространёнными паразитами: в частности мидии с каменистой фракции литорали были заражены ими на 100 %.

При описании мидиевых метацеркарий (рис. 24) Э. А. Зеликман предположила их принадлежность к *G. choledochus* на основании морфологической идентичности с трематодами, обнаруженными ею же у погибшего 1.5-месячного птенца гаги. В жёлчном пузыре и его протоках у птенца было найдено 36 экз. как разновозрастных метацеркарий, так и половозрелых особей *G. choledochus*. «Судя по ряду переходов от молодых метацеркарий к половозрелым червям, можно сказать с большой долей вероятности, что это были личинки *G. choledochus*» (Зеликман, 1962; стр. 188) (рис. 25). И далее читаем: «... окончательное решение вопроса об идентичности личинок из мидий было бы преждевременным» (там же; стр. 190). Через несколько лет в работе 1966 г. этот же автор уже определённо называет метацеркарий из мидий *G. choledochus* (Зеликман, 1966; стр. 37). Замечу, что экспериментального подтверждения данной точки зрения автор не приводит. Видимо, поэтому не все исследователи согласны с подобным определением. К примеру, в монографии «Diseases of Marine Animals» читаем: «...larvae from between the mantle and shell of *Myti-*

lus edulis, identified as *G. choledochus* by Selikman (1962), cannot be attributed to this species» (Lauckner, 1983; стр. 680) и далее на стр. 720: «Selikman (1962) found metacercariae <...> but erroneously misidentified these as larval *G. choledochus*.».

А. В. Рыбаков (1986) обнаружил неинцистированных метацеркарий *G. choledochus* на внешней поверхности мантии мидии в заливе Петра Великого. К сожалению, автор не привёл рисунка трематоды из мидий, но проиллюстрировал этого паразита, встреченного им в том же заливе в мактре китайской (*Macra chinensis*) (рис. 26).

Метацеркарии *G. choledochus* фигурируют также в одной из выполненных в Ирландии диссертационных работ, в которой в частности рассматриваются проблемы влияния паразитов на организм моллюсков, в том числе и мидий (Morgan, 2013).

Описание (по: Зеликман, 1962). Наиболее молодая из найденных цитируемым автором метацеркарий достигала в длину 0.06 мм и была лишена шипиков.

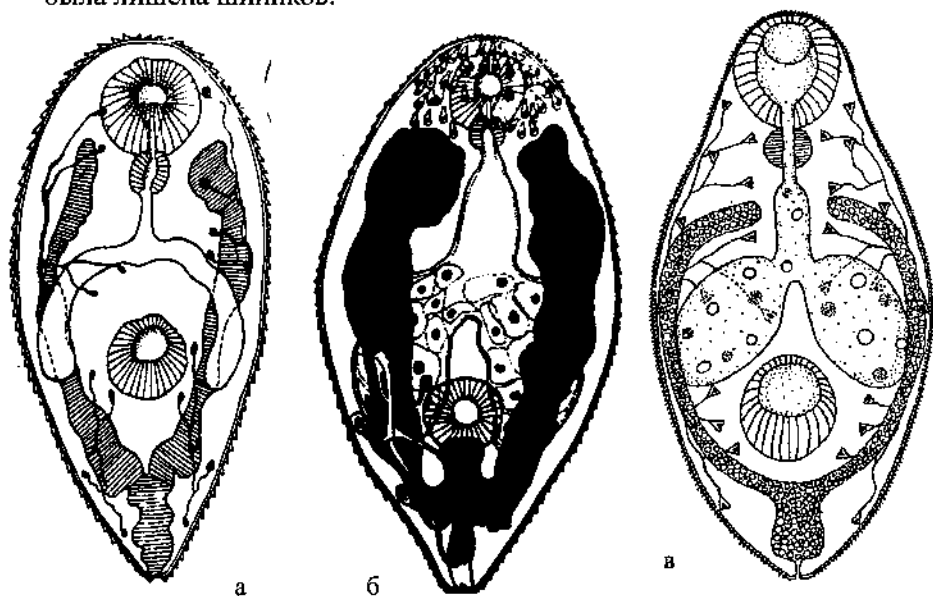


Рис. 24 Метацеркария *Gymnophallus* sp. (*sic!* у автора) из мидии: а – выделительная система молодой личинки; б – инвазионная метацеркария (из: Зеликман, 1962) Для сравнения: в – отбросившая хвост церкария *Cercaria fulbrighti* Hutton, 1952 – син. у *Gymnophallus choledochus* (из: Hutton, 1952).

На месте глотки располагались скопления мелких клеток, просвет кишки отсутствовал, брюшная присоска представляла собой неясно отграниченный валик, имелся только зачаток экскреторного пузыря. По мере формирования внутренних органов метацеркарии достигают 0.26 в длину и 0.163 мм в ширину, диаметр ротовой присоски 0.035, брюшной 0.032 – 0.035, фаринкса 0.009, длина пищевода 0.052, кишечных ветвей 0.091 мм.

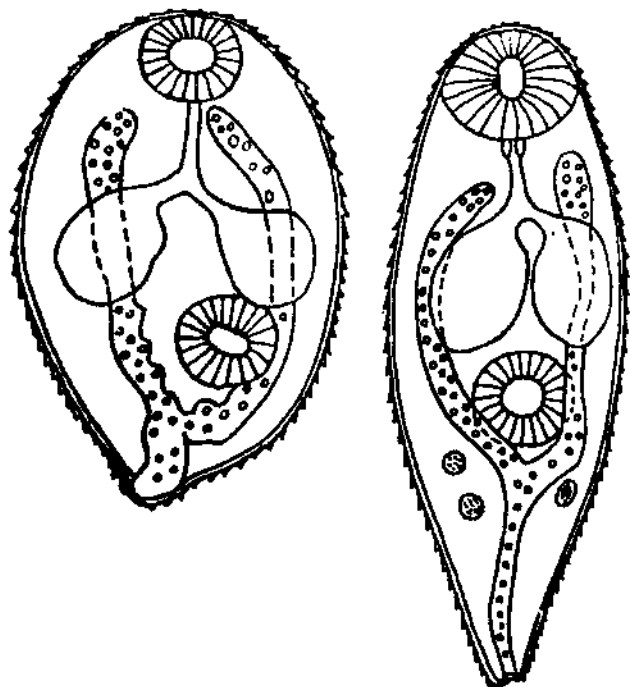
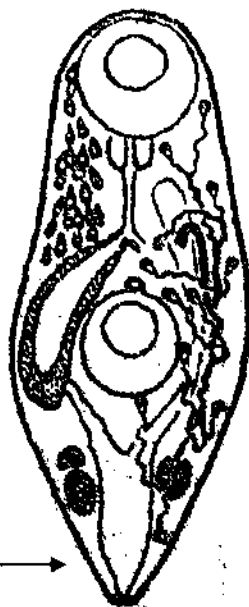


Рис. 26 Метацеркария *Gymnophallus choledochus* от *Macra chinensis* из залива Петра Великого (из: Рыбаков, 1986)

Рис. 25 *Gymnophallus choledochus* (sic! у автора): развитие и рост метацеркарии (из: Зеликман, 1962)



У инвазионной личинки экскреторный пузырь характерной Y-образной формы с двумя заднебоковыми и одним срединным выступами, который располагается под и несколько позади брюшной присоски. Стенки вздутых кишечных ветвей выстланы оранжевыми плоскими многоугольными клетками с крупны-

ми ядрами. Длина тела инвазионной метацеркарии 1.33, ширина 0.697, диаметр ротовой присоски 0.165, брюшной 0.170 мм.

Биология, экология, распространение. Э. А. Зеликман (1962) отмечает, что уровень заражения мидий метацеркариями гимнофаллид на Белом море зависит не только от глубины их обитания и гидрологического режима конкретного участка, но также от размера моллюсков, плотности их поселения и частоты посещения этих поселений птицами. Мидии размерами менее 2 см гимнофаллидами не заражены, а интенсивность их инвазии в целом пропорциональная размерам тела (Зеликман, 1950). Помимо того, по мнению автора, метацеркарии способны покидать одного моллюска и переползть в другого. Об этом свидетельствуют не только находки личинок на краях сифонов и раковине мидий (однажды две инвазионные метацеркарии были обнаружены даже на слоевище фукуса), но и высокая экстенсивность поражения мидий при отсутствии в её биоценозе каких-либо иных носителей гимнофаллидных церкарий.

В заливе Петра Великого метацеркарии *G. choledochus* встретились у 0.4 % мидий (Рыбаков, 1986), а в Кельтском море на двух станциях у южных берегов Ирландии – в среднем у 12.6 ± 8.9 и 36.2 ± 15.59 % при невысокой интенсивности инвазии – соответственно 1.2 ± 0.95 и 2.2 ± 1.08 экз (Morgan, 2013).

Первый промежуточный хозяин *G. choledochus* – церастодерма съедобная, или обыкновенная, *Cerastoderma edule* (Culurgioni et al., 2013; Gam et al., 2008; Hutton, 1952; Lauckner, 1983; Loos-Frank, 1969a, 1971b), основной второй промежуточный – также *C. edule*. Метацеркарии найдены у этого хозяина в Северном море у побережья Германии (Lauckner, 1971; Loos-Frank, 1971a, 1971b), в Кельтском море у берегов Ирландии (Morgan, 2013), а также у *Ruditapes decussatus* (1.8 %) в Средиземном море в одной из лагун на юге Сардинии (Culurgioni et al., 2006). В летние месяцы паразитирующие в гонаде моллюска подвижные спороцисты продуцируют фуркоцеркарий, выходящих во внешнюю среду и проникающих в моллюсков, а также в полихет, в которых они развиваются в бесхвостых неинцистированных метацеркарий. Оставшиеся в спороцистах церкарии зимой продолжают расти, отбрасывают хвост и, не покидая спороцисту, трансформируются в инвазионную метацеркарию (Loos-Frank, 1969a).

Весьма интересна информация о паразитировании этих метацеркарий у полихеты *Diopatra neapolitanica* в эстуарии реки Авейро, Португалия (Rangel, Santos, 2009). Обследованные диопатры оказались заражены на 100 %, а количество метацеркарий в одной полихете достигало 202 ± 139 экз., что резко негативно сказывалось на их подвижности, делая более доступными для питающихся ими птиц. Диопатру, видимо, следует рассматривать как основного дополнительного хозяина в жизненном цикле *G. choledochus* в этом регионе.

В Средиземном море в жизненный цикл *G. choledochus* в качестве второго промежуточного хозяина также включена полихета, но другого рода – *Hediste diversicolor* (Bartoli, 1974b).

Окончательные хозяева *G. choledochus* – чайка серебристая (Frank, 1969), клуша (Gottschalk, Prange, 2011), гага (Зеликман, 1962; Bishop, Threlfall, 1974; Skirnisson, Jónsson, 1996), кряква, нырок красноголовый (Смогоржевская, 1976) и другие околотовные птицы (Loos-Frank, 1971b). Паразит вызывает патологические отклонения в жёлчном пузыре птиц, в том числе утолщение стенок (Frank, 1969).

Gymnophallus dapsilis Nicoll, 1907

В 1907 г. была опубликована статья У. Николла по трематодам птиц Британии с описанием нового вида гимнофаллид – *Gymnophallus dapsilis* Nicoll, 1907 из фабрициевой сумки двух видов утиных – синьги и турпана (Nicoll, 1907b). Упоминается этот вид и в следующей статье данного автора, посвящённой вопросам строения и классификации трематод (Nicoll, 1909). Впрочем, новой информации по *G. dapsilis* в ней не содержится.

В одной из работ П. Бартоли (Bartoli, 1965) *G. dapsilis* указан среди синонимов *Gymnophallus bursicola*, однако в таксономической сводке WoRMS-2014 этот вид пока отмечен как имеющий право на самостоятельное существование (accepted taxon).

Останавливаюсь на данном виде по одной причине. В статье 1907-го года У. Николл предположил, что описываемый им *G. dapsilis* является взрослой стадией личинок, паразитирующих в мидии обыкновенной, у которой они вызывают процесс жемчугообразования («This species has some claim to be considered as the adult of the pearl-forming Trematode of *Mytilus edulis*») (Nicoll, 1907b; стр. 265).

Предположение вполне вероятно, но требует экспериментального подтверждения.

Трематоды овальной формы с округлыми концами, длиной 0.84 – 1.13 (в среднем около 1) мм. Незрелые черви длиной 0.68 мм. Максимальная ширина на уровне брюшной присоски, 0.45 – 0.8 (в среднем 0.63) мм. Тегумент полностью покрыт шипиками. Округлая ротовая присоска до 0.21 мм в диаметре, брюшная несколько меньше, 0.14 – 0.17 мм; у незрелых особей присоски почти равны. Фаринкс диаметром 0.068 – 0.087 мм, пищевод примерно такой же длины, короткие кишечные ветви заканчиваются выше уровня брюшной присоски. Семенники на уровне заднего края брюшной присоски или несколько впереди него. Округлый яичник слегка крупнее семенников, располагается на уровне переднего края брюшной присоски. Симметричные желточники состоят из многочисленных фолликул и находятся выше и дорсально от брюшной присоски. Экскреторный пузырь Y-образный, его бифуркация ближе к брюшной присоске.

При описании данного вида У. Николл подчёркивает, что он близко напоминает *G. bursicola*, но, тем не менее, отличается от него, по меньшей мере, дюжиной особенностей. Напомню, что метациркарии *G. bursicola* отмечены у мидий атлантического побережья США (Stunkard, Uzman, 1958). Вполне возможно, что они встречаются и у мидий в Англии и именно их в своё время изучал Г. Джеймсон (Jameson, 1902).

И всё же, на мой взгляд, относить к конкретному виду личинок гимнофаллид без экспериментального получения взрослой формы достаточно рискованно. Сказанное наглядно подтверждает дискуссия, развернувшаяся вокруг определения гимнофаллидных метациркарий из моллюсков, в том числе мидий, которых разные авторы определяли как *Gymnophallus somateriae* (см. стр. 50 – 52).

***Gymnophallus gibberosus* Loos-Frank, 1971 (рис. 27)**

Х о з я и н: (?) *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная.

Л о к а л и з а ц и я: мантия.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: североморское побережье Германии (Thieltges et al., 2006).

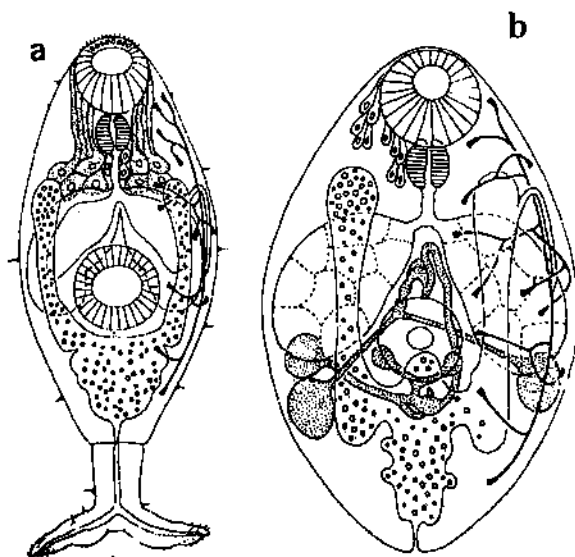
Историческая справка. Краткая информация об истории описания *G. gibberosus* изложена на стр. 53 – 54. Остаётся добавить, что при описании данного вида его автор (Loos-Frank, 1971a, 1971b) подчёркивает отсутствие этих метацеркарий в мидиях, добытых на тех же участках, где были собраны церастодермы и макомы, заражённые церкариями данной трематоды. Тем не менее, в 1980-е годы было высказано предположение, что в акватории о. Зюльт (Северо-Фризские о-ва в Северном море) метацеркарии *G. gibberosus* с большой долей вероятности могут быть обнаружены и в мидиях (Lauckner, 1983). И, наконец, *G. gibberosus* действительно отметили в числе прочих паразитов у мидии обыкновенной вдоль североморского побережья Германии (Thieltges et al., 2006).

Учитывая сказанное, приведу краткое описание метацеркарий *G. gibberosus*, которые были зарегистрированы у *Macoma balthica* в Балтийском море в естественных популяциях, а также выращены из церкарий в эксперименте (Pekkarinen, 1987).

Описание (по: Pekkarinen, 1987). Метацеркарии розового цвета, очень подвижные и сократимые, поэтому могут принимать шарообразную форму.

Рис. 27 *Gymnophallus gibberosus* из *Macoma balthica*: а – церкария; б – метацеркария (из: Pekkarinen, 1987).

Длина тела метацеркарий варьирует между 260 и 372 μm . Тегумент с острыми шипиками, степень заострённости и толщина которых варьируют в зависимости от участка поверхности тела. Передняя часть тела с многочисленными железистыми клетками. Соотношение размеров присосок 1.1 –



1.6 : 1. Фаринкс округлый. Кишечные ветви с зернистым содержанием, длинные, могут протягиваться ниже заднего края брюшной присоски. Яичник несколько меньше семенников. Желточники овальные или округлые, видны не у всех метацеркарий. Половая пора незаметная, открывается медианно у переднего края брюшной присоски. Ветви экскреторного пузыря достигают уровня пищевода или фаринкса. Ствол пузыря длинный, обычно с маленькими боковыми выростами. Пузырь заполнен экскреторными гранулами диаметром до 4.5 μm . Формула пламенных клеток $2 \times [(2 + 2) + (2 + 2) + (2 + 2)] = 24$.

***Gymnophallus perligena* Palombi, 1940 (рис. 28)**

Х о з я и н: *Mytilus galloprovincialis* – мидия средиземноморская.

Ло к а л и з а ц и я: мантия.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: залив Таранто, Италия (Cerruti, 1948; Palombi, 1940).

Историческая справка. Метацеркарии описаны А. Паломби (Palombi, 1940) по экземплярам, которые предоставил ему проф. А. Cerruti, обнаруживший паразитов в мантии мидий из залива Таранто (Италия). Позднее А. Черрути (Cerruti, 1948) опубликовал собственную статью по личинкам трематод, паразитирующим в мидиях в водах Италии, куда включил и *Gymnophallus perligena*. Существует предположение (Lauckner, 1983), что этот вид в действительности относится к *Parvatrema duboisi* (см. далее). Однако не думаю, что это соответствует действительности, поскольку слишком уж велика разница в соотношении размеров присосок у метацеркарий сравниваемых видов: 6 : 1 у *G. perligena* против 2.2 – 2.6 : 1 у *P. duboisi*.

В таксономической сводке WoRMS-2014 вид *Gymnophallus perligena* значится как валидный, однако в сводке «insects.tamu.edu/research/...Gymnophallidae.text» отнесён к числу видов «incertae sedis».

Описание (по: Palombi, 1940). Стенка цисты очень толстая, желатиноподобная. Тело овальной или почти сферической формы. Наибольший диаметр 0.16 мм. Тегумент с маленькими шипиками. Ротовая присоска 0.06 мм в диаметре. Брюшная присоска исключительно маленькая, примерно 1/6 диаметра ротовой, расположена в

задней половине тела между кишечными ветвями. Многочисленные одноклеточные железы окружают ротовую присоску и открываются в неё. Префаринкс отсутствует. Фаринкс относительно крупный, его диаметр больше диаметра брюшной присоски. Пищевод короткий. Кишечные ветви крупные и вздутые, занимают среднюю часть тела. Экскреторный пузырь Y-образный, с очень маленьким стволом и широкими длинными боковыми ветвями, достигающими уровня ротовой присоски. Незрелые семенники овальные, располагаются лате-

рально возле задне-боковых краёв тела, ниже кишечника. Маленький незрелый яичник лежит слева и перекрыт брюшной присоской. Половое отверстие открывается непосредственно впереди брюшной присоски.

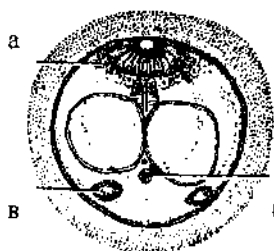


Рис. 28 *Gymnophallus perligena*, метацеркария: а – головные железы; б – брюшная присоска; в – семенник (из: Palombi, 1940)

Патогенное влияние на мидий. Мантия заражённых моллюсков была сплошь покрыта инцистированными метацеркариями, чьё присутствие провоцировало отложение кальциевого материала вокруг них.

Gymnophallus sp. Tschubrik, 1966 (рис. 29, 30)

Х о з я и н: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная.

Л о к а л и з а ц и я: экстрапаллиальная полость, между створкой раковины и мантией.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: литораль Баренцева моря, залив Петра Великого Японского моря (Рыбаков, 1986; Чубрик, 1966).

Историческая справка. Г. К. Чубрик (1966) сообщает об обнаружении ею у мидий, населяющих баренцевоморскую литораль, метацеркарий гимнофаллид, которых она определила только как *Gymnophallus* sp., подчеркнув, что «...видовое определение найденных <...> метацеркарий невозможно без экспериментального заражения ими птиц» (стр. 120). К этому же «виду» отнёс А. В. Рыбаков (1986) одну из гимнофаллидных личинок, обнаруженных им у мидии обыкновенной в заливе Петра Великого.

Описание. Метациркрии неинцистированные, свободно перемещаются в тканях хозяина. Личинки овальной формы, довольно толстые в поперечнике. Тегумент толстый, с многочисленными шипиками по всему телу. Присоски крупные, ротовая больше брюшной. Около ротовой присоски имеются округлые одноклеточные железы с хорошо заметным светлым ядром. Фаринкс крупный, мускулистый.

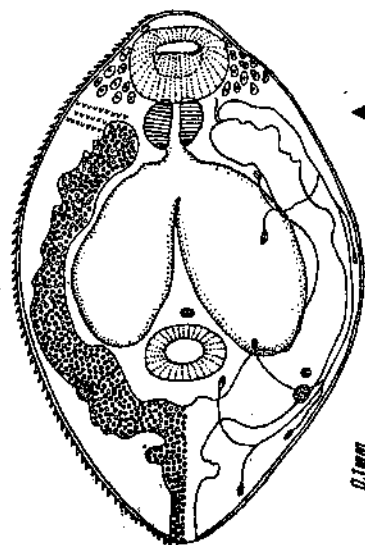


Рис. 29 Метациркария *Gymnophallus* sp. из мидий, гребешков и модиолярий (из: Чубрик, 1966)

Рис. 30 Метациркария *Gymnophallus* sp. Tschubrik, 1966 из *Mytilus edulis* залива Петра Великого (из: Рыбаков, 1983)



Пищевод короткий. Кишечные ветви сильно вздутые, коричневатого цвета, их окончания находятся на уровне брюшной присоски. В задней части тела по бокам небольшие зачатки семенников. Экскреторный пузырь очень большой, с широкими боковыми ветвями, достигающими уровня фаринкса. Полость пузыря заполнена непрозрачными округлыми гранулами, из-за чего в проходящем свете пузырь кажется чёрным. С каждой стороны тела по 8 пламенных клеток. Длина тела метациркий 0,4 – 0,76, ширина 0,27 – 0,42, диаметр ротовой присоски 0,09 – 0,15, брюшной 0,09 – 0,13, глотки 0,04 – 0,06, длина кишечника 0,21 – 0,23 мм.

Распространение. В Баренцевом море метациркрии зарегистрированы в среднем у 12,7 % мидий, а их количество в одном моллюске колебалось от 1 до 12 (в среднем 2 – 3 экз.) (Чубрик, 1966).

В 1938 г. от сердцевидок, собранных на побережье Уэльса (Англия), был описан новый вид церкарий, которому автор (Cole, 1938) дал название *Cercaria cambrensis*, отнеся его при этом к роду *Gymnophallus*. Сердцевидки, собранные как вместе с мидиями, так и на других участках, оказались поражены описываемым паразитом на 100 %.

Дифференцируя новый вид, автор отметил его сходство с *Cercaria margaritae*, которую ранее находили в этом же регионе и у этого же хозяина, а также у тапесов (Jameson, 1902; Jameson, Nicoll, 1913; Lebour, 1911). Одновременно он обнаружил в мидиях (сердцевидки, кстати, частично были собраны в этом же районе, где и заражённые мидии) метацеркарий, которые, по его мнению, не идентичны жемчугообразующей трематоды из мидии в описании Г. Джеймсона (Jameson, 1902).

Длина тела метацеркарий достигала 0.71, диаметр ротовой присоски 0.17, брюшной 0.16 мм. Расстояние от брюшной присоски до переднего конца тела составляло немногим более $\frac{3}{4}$ длины тела. Диаметр фаринкса 0.05 мм, экскреторных гранул 5 – 7 μm .

Gymnophallus spp.

В эту группу мною включены обнаруженные у мидий метацеркарии гимнофаллид, указанные авторами как *Gymnophallus* sp. (за исключением *Gymnophallus* sp. Tschubrik, 1966), чьё описание в источниках отсутствует. Вполне вероятно, что некоторые из них могут даже принадлежать другим родам гимнофаллид.

Так, В. Г. Кулачкова и Г. В. Муравьёва (1980) отмечают у мидии обыкновенной в Кандалакшском заливе Белого моря метацеркарий *Gymnophallus* sp., которые локализовались в мантийной полости или между мантией и раковиной. Трематоды были зарегистрированы у 7.0 – 34.6 % моллюсков, по 1 – 12 экз. В этом же районе В. А. Крапивин и К. В. Шунькина обнаружили гимнофаллидных метацеркарий между мантией и внутренней поверхностью раковины или же непосредственно в мантийной полости у 0 – 50 % мидий по 1 – 24 экз. (Крапивин, 2012; Крапивин, Шунькина, 2012). Некоторые личинки были частично окружены тонким слоем перламутра.

Под таким же названием – *Gymnophallus* sp. – отмечены метацеркарии, паразитирующие у мидии в водах южной Австралии (Pregenzer, 1983). Автор подчёркивает приуроченность данного паразита к более холодным водам.

Род *Parvatrema* Cable, 1953

Синоним: *Meiogymnophallus* Ching, 1965⁶

С характерными чертами семейства (Scholz, 2002). Мелкие черви. Ротовая присоска с боковыми выростами. Брюшная впадина отсутствует. Уникальной морфологической чертой видов *Parvatrema* является наличие крупной, щелеподобной половой поры непосредственно впереди брюшной присоски (Cable, 1953). Кишечные ветви расширены. Семенной пузырёк неразделённый. Простатический проток овальный. Половое отверстие обычно широкое, на удалении впереди брюшной присоски. Яичник перед семенниками. Желточные фолликулы в виде компактной грозди. Экскреторный пузырь V-образный. Паразиты кишечника водоплавающих птиц. Типовой вид – *Parvatrema boringueñaе* Cable, 1953.

В настоящее время род *Parvatrema* включает 14 видов (Chung et al., 2010), один из которых – *Parvatrema polymedosa* Ching, 1995 – пока известен только по спороцистам, церкариям и метацеркариям, обнаруженным во Флориде у моллюска *Polymedosa maritima* (Ching, 1995b).

Parvatrema duboisi (Dollfus, 1923) (рис. 31 – 45)

Синонимы: *Adolescарia perla* Sinitzin, 1911

Gymnophallus duboisi Dollfus, 1923

Gymnophallus perla (Sinitzin, 1911)

Parvatrema timondavidi Bartoli, 1983

Х о з я и н: *Mytilus galloprovincialis* – мидия средиземноморская.

⁶ Уместно заметить, что не все исследователи согласны с подобной синонимикой и продолжают использовать родовое название *Meiogymnophallus* для отдельных видов гимнофаллид, встречаемых в двустворчатых моллюсках (см., напр., Chai et al., 2007; Russel-Pinto et al., 2006 и др.).

Локализация: в основном в мантии и в экстрапаллиальной полости под макушкой раковины, реже в жабрах и гепатопанкреасе; в мантии максимальная концентрация цист наблюдается обычно у основания жабр, ближе к ротовому отверстию, иногда в ротовых лопастях (собств. наблюд.). Метацицеркарии локализуются в моллюске поодиночке или же группами по 2 – 900 особей.

Район обнаружения: моря Средиземноморского бассейна – Чёрное, Тирренское, Адриатическое, Средиземное (Гаевская, 1973; Гаевская, Мачкевский, 1989; Гаевская и др., 1989, 1990а, 1990б; Дольгих, 1964, 1965б, 1965г, 1969; Мачкевский и др., 1993; Рыбаков, Холодковская, 1987; Синицын, 1911; Холодковская, 2003; Bartoli, 1963, 1974а; Dollfus, 1923; Dubois, 1901, 1903, 1907; Gaevskaja, Machkevsky, 1996b; Özer, Güneydağ, 2014; Palombi, 1924).

Историческая справка. В начале 20-го столетия Р. Дюбуа (Dubois, 1903), обнаружив у мидий, добытых у берегов Прованса (Франция), гимнофаллидных метацицеркарий, предположил, что они не идентичны личинкам, описанным им же от мидий атлантического побережья Франции из района Бильера под названием *Gymnophallus margaritarum* (Dubois, 1901). Однако позже (Dubois, 1907) изменил своё мнение и отнёс метацицеркарий из мидий Средиземного моря к тому же виду – *G. margaritarum*. Р. Дольфю (Dollfus, 1923) изучил метацицеркарий из средиземноморских мидий, описанных Р. Дюбуа (Dubois, 1903), отметил их отличие от типичного *G. margaritarum* и назвал эту трематоду в честь первооткрывателя *Gymnophallus duboisi* Dollfus, 1923. Черви достигали в длину 0.23 – 0.27 мм, ротовая присоска по своим размерам в 2 раза превышала брюшную. В своей статье Р. Дольфю отметил сходство нового вида с *Adolescарia perla* Sinitzin, 1911⁷ и другими подобными личинками, которых он находил между мантией и раковиной у *Venerupis corrugata* (= *Tapes pullastra*) в Ла-Манше. Кстати, Д. Ф. Синицын (1911) описал *A. perla* (рис. 31) от мидии из акватории Севастополя (Чёрное море).

⁷ *Adolescарia perla* Sinitzin, 1911 в таксономической сводке (insects.tamu.edu/research/.../FamilyGymnophallidae.txt) рассматривается в составе рода *Gymnophallus* как *Gymnophallus perla* (Sinitzin, 1911) insertae sedis.

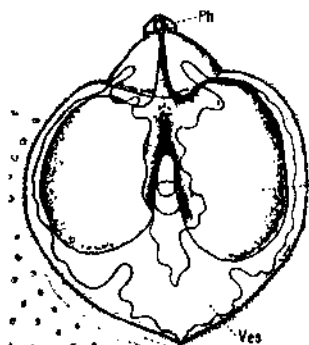


Рис. 31 *Adolescaria perla*: Ph – фаринкс; Ves – экскреторный пузырь (из: Синицын, 1911)

Здесь уместно вспомнить ещё одну работу начала 1920-х годов (Palombi, 1924), автор которой поддержал точку зрения Р. Дюбуа о принадлежности паразитирующих в средиземноморских мидиях гимнофаллюсов к *Gymnophallus margaritarum* и даже предположил, что *Gymnophallus duboisi* Dollfus, 1923, а также *Adolescaria perla* Sinitzin, 1911 являются синонимами этого вида (по поводу нынешнего статуса *G. margaritarum* см. сноску 1 на стр. 50).

При описании паразита А. Паломби указал на наличие в мантии заражённого моллюска плотной массы спороцист, в каждой из которых содержалось, по меньшей мере, 30 церкарий, а их максимальное количество доходило до 100 (рис. 32, 33). На этом основании он предположил, что развитие паразита, начиная от проникшего в моллюска мирацидия и до инвазионной метацеркарии, имеет место внутри его мантии.

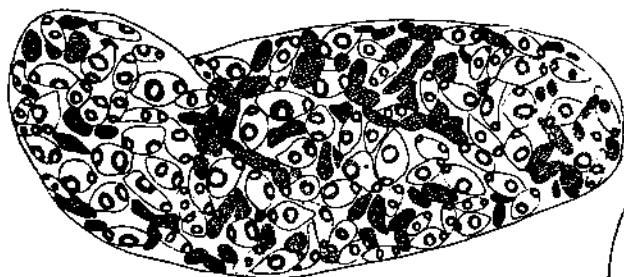


Рис. 32 Спороциста «*Gymnophallus margaritarum*», извлечённая из мантии мидии (по: Palombi, 1924)

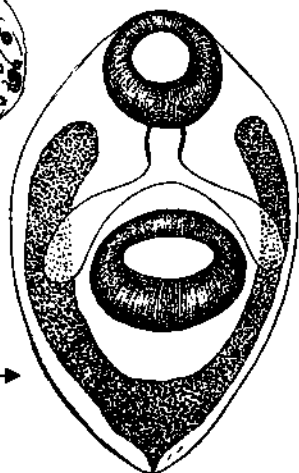


Рис. 32 Церкария «*Gymnophallus margaritarum*» из мидии (по: Palombi, 1924)

По моему мнению, церкарии, описанные А. Паломби, соотношением размеров присосок и формой кишечника менее всего похожи на *Parvatrema duboisi*.

Многую (Долгих, 1964, 1965б) метацеркарии *P. duboisi* были найдены у мидий в районе Севастополя и первоначально отнесены к *Gymnophalloides macroporus*, а затем на основании полученной в эксперименте половозрелой формы – к *Parvatrema timondavidi* Bartoli, 1963 (Гаевская, 1973; Долгих, 1969). Обе цитируемые работы содержали также некоторую информацию о биологии и экологии метацеркарий данного вида.

В 1974 г. П. Бартоли (Bartoli, 1974a) перевёл описанный им вид *P. timondavidi* в синонимы к *Parvatrema duboisi* (Dollfus, 1923). Особое внимание он обратил на тот факт, что, несмотря на наличие в мидиях многочисленных метацеркарий, спороцисты этого вида не найдены им ни в мидиях, ни в других моллюсках, обследованных в этом же районе.

В последующие годы паразитирующие у черноморских мидий метацеркарии *P. duboisi* неоднократно упоминались в работах многих исследователей, работавших на Чёрном море, причём этих личинок находили не только в водах близ Севастополя, но и вдоль западного побережья Крыма, в бухте Ласпи, у мыса Опук, в Керченском проливе (собств. неопубл. данные; Гаевская, Мачкевский, 1989; Гаевская и др., 1989, 1990а, 1990б; Мачкевский и др., 1993; Холодковская, 2003; и т. д.).

В настоящее время *P. duboisi* регистрируют и у других видов моллюсков, как в Чёрном и Средиземном морях, так и в водах Кореи, Японии.

Описание. Метацеркарии некрупные, очень подвижные, от чего форма их тела постоянно меняется (рис. 34). Тело личинки окружает очень толстая студнеобразная циста диаметром до 0.5 мм (рис. 35). Д. Ф. Синицын (1911) указывает больший диаметр цисты – до 0.8 мм. Ротовая присоска мощная, с небольшими трудно различимыми лопастями (рис. 36), крупнее брюшной более чем в 2 раза (табл. 2). У ротовой присоски располагается 8 одноклеточных головных желез, протоки которых открываются по её переднему краю. Кишечные ветви короткие, пузыреобразные. Репродуктивная систе-

ма представлена зачатками овальных, расположенных почти симметрично семенников, яичника и желточников (рис. 37).

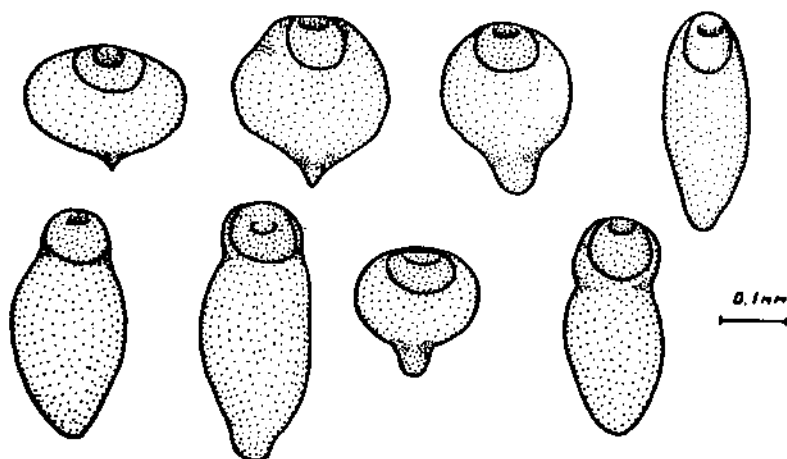
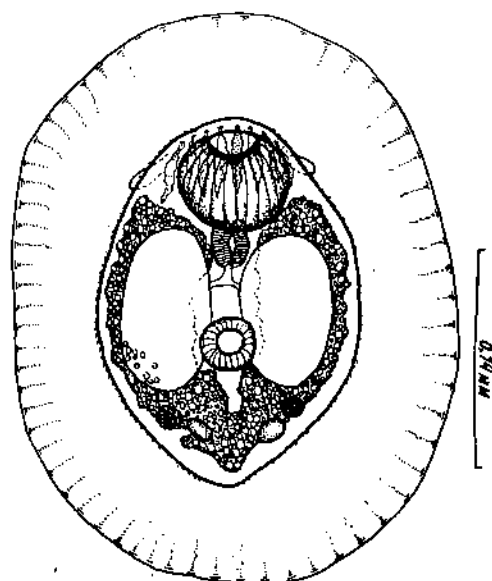


Рис. 34 Очертания тела метацеркарий *Parvatrema duboisi* в живом состоянии (из: Долгих, 19656)



Экскреторный пузырь Y-образный (Д. Ф. Синицын описывает его как V-образный), с очень коротким стволом и широкими, извитыми ветвями, доходящими до ротовой присоски. Пузырь и его ветви заполнены тёмным содержимым, что чрезвычайно затрудняет изучение внутреннего строения личинок.

Рис. 35 Метацеркария *Parvatrema duboisi* (из: Гаевская и др., 1990а)

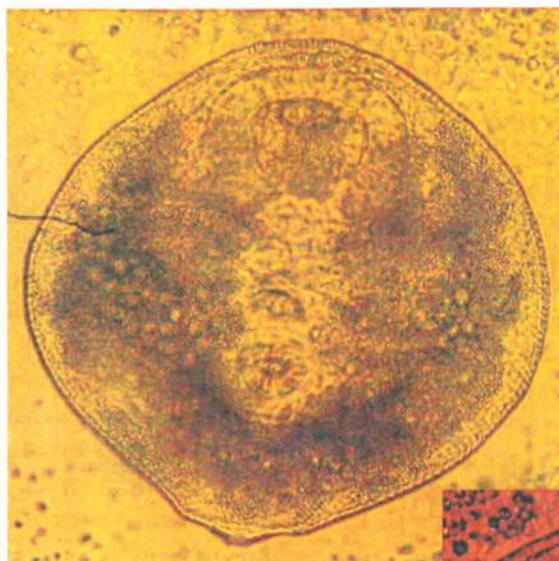


Рис. 36 Метацеркария *Parvatrema duboisi*, живые личинки; стрелкой показаны «ушки» на ротовой присоске (ориг)

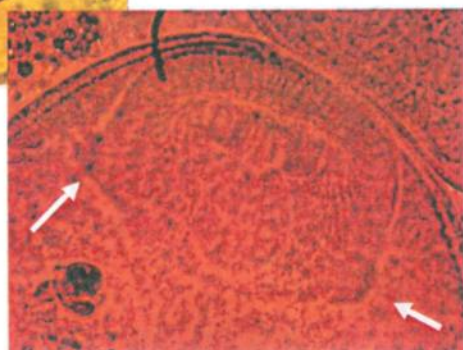
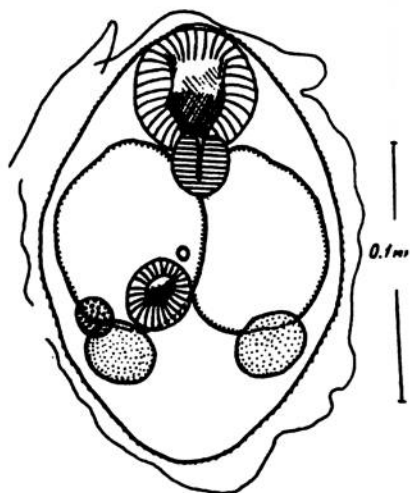


Рис. 37 Метацеркария *Parvatrema duboisi*, постоянный препарат (из: Долгих, 19656)

По данным Е. В. Холодковской (2003), в водах Болгарии метацеркарии *P. duboisi* поражают 100 % мидий. Найденные ею личинки имели размеры $0.205 - 0.287 \times 0.150 - 0.241$, а диаметр ротовой присоски составлял 0.068×0.088 мм.

Табл. 2 Морфометрические признаки метацеркарий *Parvatrema duboisi*, в μm (в скобках среднее значение)

Признаки	1* — как <i>Gymnophallus bursicola</i>	2 — как <i>Parvatrema timondavidi</i>	3 — как <i>P. timondavidi</i>	4 — как <i>P. duboisi</i>	5 — как <i>P. timondavidi</i>
Длина тела	420–440	310–348	180–254	110–154 (130)	290–330 (312)
Ширина тела	240–280	142–256	140–202	62–95 (87)	190–220 (202)
Ротовая присоска	90–100х100–110	75–81х90–92	62–78	28–34х34–39 (31х37)	63–70х78–83 (67х80)
Брюшная присоска	37–38х42–43	29–37х36–46	31–34	14–19 (16)	30–33х33–38 (31х36)
Соотношение размеров присосок	2.43–2.63:1	2.2–2.6:1	2.2:1	2.3:1	2.16:1
Фаринкс	28х40	27–36х25–32	24–31х22–37	10х8–14 (14х10)	30–35х25–27 (32х27)
Семенники				13–17 х16–21 (15х18)	33–43х28–41 (38х35)

* По: 1 – Ogata, 1944; 2 – Bartoli, 1963; 3 – Гаевская, 1973; 4 – Рыбаков, Холодковская, 1987; 5 – Yu et al., 1993

Биология, экология, распространение. Метацеркарии *P. duboisi* локализуются преимущественно в мантии, при этом их наибольшая концентрация наблюдается у основания жабр, ближе к ротовому отверстию, а иногда и в ротовых лопастях. В поле размещения гонад метацеркарии встречаются реже, но при этом они травмируют и разрушают часть ацинусов, сдавливая и замещая их.

Исследуя особенности локализации метацеркарий в мидии, мы обратили внимание на своеобразные скопления личинок, которые можно разделить на две группы (Гаевская и др., 1990а). В мантии регулярно встречаются комплексы из 2 – 35 личинок, плотно прижатых своими цистами, причём зачастую окружённых хорошо различимой общей оболочкой (рис. 38).

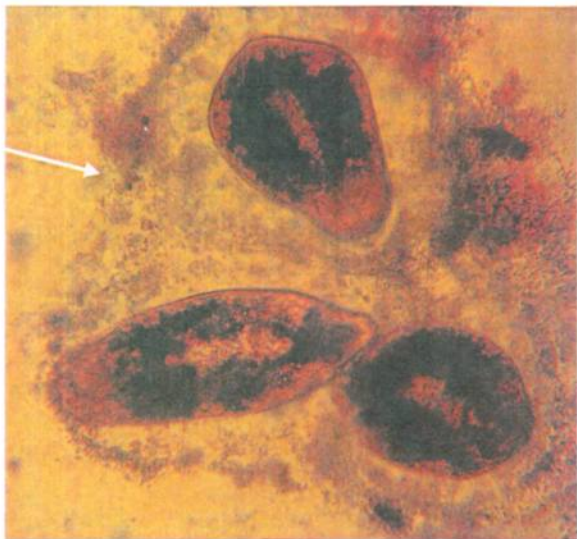


Рис. 38 Скопления метацеркарий *Parvatrema duboisi* в тканях мидии (хорошо видна общая оболочка вокруг скопления личинок) (ориг.)

Известно, что церкарии некоторых гимнофаллид способны превращаться в метацеркарий, не покидая партенит (см., напр., Bartoli, 1974a). Однако выполнявшие нами на протяжении несколь-

ких лет круглогодичные наблюдения за гемипопуляцией *P. duboisi* в скаловом поселении мидий не выявили партенит у данного паразита.

В экстрапалиальной полости под макушкой каждой из створок мидии обычно встречаются более крупные друзоподобные скопления метацеркарий – до 900 шт., но объединяющей мембраны в них не обнаружено.

Обследуя фауну паразитов и комменсалов мидии, обитающей вдоль черноморского побережья Крыма, мы обратили внимание на исключительно неравномерное распределение *P. duboisi* в регионе. Так, у западного побережья заражённость мидий не превышала 3 – 14 % (в основном не более 3 – 4 %), а в одном моллюске находилось по 1 – 5 личинок. При этом паразиты встречались у мидий на глубинах от 0.5 до 20, как правило, 0.5 – 5 м. У южного (за исключением бухты Ласпи, где паразит встретился всего несколько раз), юго-восточного и восточного побережья Крыма метацеркарии у мидий не были обнаружены. Однако в акватории Севастополя, с его исключительно изрезанной береговой линией и многочисленными полузакрытыми бухтами, в которых зимуют сотни и тысячи водоплавающих и околоводных птиц, мидии заражены *P. duboisi* на 60 – 100 % с рекордной – до 3 тыс. экз. – интенсивностью инвазии. Это позволяет

выделить район Севастополя как очаг распространения паразита в регионе.

Кстати, Е. В. Холодковская (2003) сообщает о 100 % заражённости парватремой мидий, обследованных ею у берегов Болгарии (к сожалению, характеристика биотопа, в котором были добыты моллюски, в статье отсутствует), а у побережья Синопа (Турция) *P. duboisi* обнаружена только у 4.54 % мидий (Özer, Güneydağ, 2014).

Вместе с тем, даже в пределах одной акватории можно выделить участки, где парватрема практически не встречается. В августе 1962 г. мною обследовались мидии, добытые на глубине 1.5 м в двух участках Севастопольской бухты: первый из них – коса между бухтами Старо-Северная и Матюшенко (в те годы там не было причала), второй – причал в бухте Инкерман, где постоянно, и по сей день, швартуются катера городской линии. Моллюски из первого района были заражены на 67 %, во втором оказались свободными от паразита. В октябре того же года обследовались мидии, добытые на уже упомянутой косе, а также с причала в бухте Константиновская, где в те годы также базировались катера. Получен аналогичный результат: парватрема была обнаружена только у мидий, обитающих на косе.

О том, какую роль в распределении парватермы по акватории играет приуроченность птиц к тому или иному участку свидетельствует и следующий пример. В 1980-е годы на правом берегу Карантинной бухты (Севастополь) был сооружён волнолом, что вкупе с функционирующим здесь выпуском канализационного стока обусловило скопление близ него большого количества водоплавающих птиц, особенно в зимний период. В результате интенсивность инвазии мидий метацеркариями *P. duboisi* на этом участке резко увеличилась (Гаевская, Мачковский, 1989).

Общеизвестный факт: возраст хозяина – один из определяющих факторов в распределении трематод в популяции хозяина. Не является в этом отношении исключением и мидия, заражение которой метацеркариями *P. duboisi* начинается по достижении моллюском в длину всего 4 мм. По мере роста мидий степень их инвазии увеличивается, в результате большая часть гемипопуляции метацеркарий оказывается локализованной в моллюсках старших возрастов. Однако с глубиной подобная закономерность возрастного увеличения заражённости мидий выражена менее отчётливо и в целом за-

метно уменьшается в сравнении с плотностью гемипопуляций личинок у моллюсков, обитающих на глубине 0 – 0.3 м.

Помимо мидий, в дальневосточных морях метацеркарии *P. duboisi* обнаружены у других моллюсков, прежде всего, рода *Ruditapes*, в частности солоноватоводного *R. philippinarum*. В Корее это – один из наиболее обычных морепродуктов, продаваемых в торговой сети. При обследовании рудитапесов, купленных на рыбном рынке в Сеуле, во всех особях были обнаружены многочисленные гимнофаллидные метацеркарии (Yu et al., 1993). Личинок скормили 10 мышам, каждая из которых получила по 100 метацеркарий. Через 7, 10 и 14 дн. после заражения те были исследованы. В содержимом кишечника подопытных животных находились взрослые черви (рис. 39).

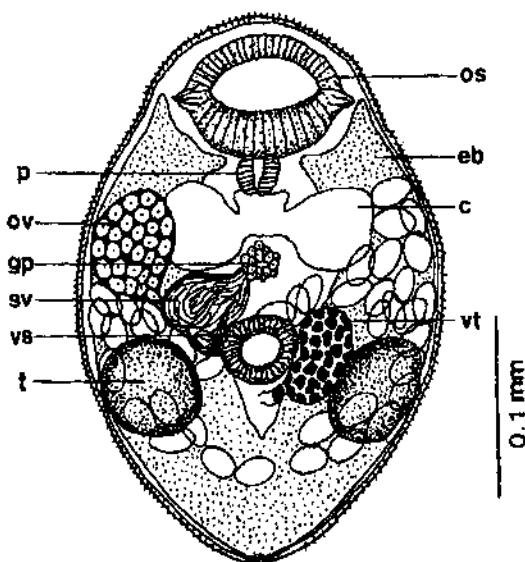


Рис. 39 *Parvatrema duboisi*, 10-дневная марита: с. – кишечник; eb – экскреторный пузырь; gr – половая пора; os – ротовая присоска; ov – яичник; p – фаринкс; sv – семенной пузырёк; t – семенник; vs – брюшная присоска; vt – желточник (из: Yu et al., 1993, как *Parvatrema timondavidi*)

От общего количества скормленных личинок во взрослые формы развилось в среднем 20.1 %. Черви имели овальное тело, крупную ротовую присоску с боковыми выступами на губе, гроздевидные желточники, у них отсутствовала брюшная впадина (пит), а половое отверстие располагалось на удалении от брюшной присоски. Все эти особенности, по мнению исследователей, соответствовали таковым *Parvatrema timondavidi* (= *Parvatrema duboisi*) (Yu et al., 1993). На южном побережье Кореи метацеркарии *P. duboisi* обнаружены у 73.3 % *R. philippinarum* (Sohn et al., 1996).

В Японии похожих метацеркарий впервые описал Т. Огата (Ogata, 1944), обнаружив их в Токийском заливе у 3 видов моллюсков (мидий среди них не было), в том числе у *R. philippinarum*. Вырастив из метацеркарий взрослых трематод, он определил их как *Gymnophallus bursicola*. По мнению последующих исследователей (Endo, Hoshina, 1974), Т. Огата в действительности экспериментировал с *Parvatrema timondavidi*, т.е. *P. duboisi*. Однако размеры трематод, а также соотношение размеров присосок, которые приводит Т. Огата (Ogata, 1944), заставляют усомниться в правильности перевода описанных им особей в *P. duboisi* (табл. 3).

Табл. 3 Размеры взрослых форм *Parvatrema duboisi*, выращенных в экспериментах, в μm

Признаки	1* – как <i>Gymnophallus bursicola</i>	2 – как <i>Parvatrema timondavidi</i>	3 – как <i>P. timondavidi</i>	4 – как <i>P. timondavidi</i>
Длина тела	440	300	157 и 185	300–320 (313)
Ширина тела	270		116 и 96	179–220 (190)
Присоски:	200 x 120		50 x 63 и 59 x 56	73 – 83 x 85 – 95 (78 x 89)
ротовая				
брюшная	47 x 44		26 x 30 и 23 x 30	35 – 50 x 38 – 45 (41 x 42)
соотношение	4.25 : 1	2.5 – 2.8 : 1	2.5 : 1 (по Bartoli, 1963: 2.2 – 2.6 : 1)	1.9 : 1
Фаринкс	33 x 36			25 – 28 x 20 – 30 (26 x 25)
Семенники	64 x 42			37 – 58 x 32 – 39 (46 x 37)
Яичник				38 – 56 x 32 – 46 (50 x 40)
Яйца	22 – 26 x 11 – 15		20 x 13 (по: Bartoli, 1963: 18 – 20 x 9 – 14) (по Chung et al., 2010: 25 x 17.5)	27 – 30 x 17 – 20 (28 x 19)

* По: 1 – Ogata, 1944; 2 – Endo, Hoshira, 1972; 3 – Гаевская, 1973; 4 – Yu et al., 1993

В Японии этого паразита нашли также в озере Хамана и также у *R. philippinarum* (Shimura et al., 1982). Цитируемые авторы подчеркнули, что метацеркарии вызывают процесс отложения известкового материала в мантии моллюска.

В одном из внутренних морей Японии – Ariake Sea – в жизненном цикле *Parvatrema duboisi* роль первого и второго промежуточного хозяина играет моллюск *R. philippinarum* (Yanagida et al., 2009). Метацеркарии из этого моллюска были скормлены мышам и получена взрослая форма трематоды.

И, наконец, в Чёрном море у западного побережья Крыма на глубине 12 м нами этот паразит обнаружен у моллюска *Modiolus adriaticus*.

Как видно из приведённой информации, видовую принадлежность метацеркарий, паразитирующих в мидиях и других моллюсках, исследователи часто устанавливали в результате экспериментального выращивания взрослых червей (Гаевская, 1973; Bartoli, 1974a, 1974b; Yanagida et al., 2009; Yasuraoka et al., 1974; Yu et al., 1993) (рис. 39, 40).

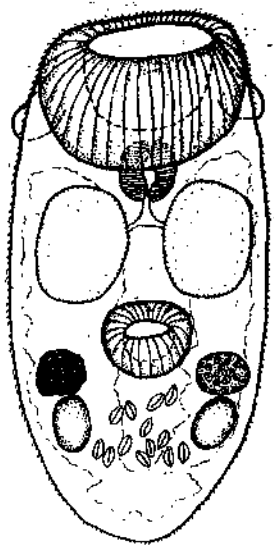


Рис. 40 *Parvatrema duboisi*, экспериментально выращенная 4-суточная марита (из: Гаевская, 1973, как *Parvatrema timondavidi*)

Для успешного эксцистирования метацеркарий их рекомендуют выдерживать в течении 8 ч в простом растворе соли (0.85 % стерильная NaCl и pH 7.1) при 37°C; при этом эксцистируется 70 – 80 % червей (Yasuraoka et al., 1974). Для получения взрослых форм метацеркариями заражают птиц (Гаевская, 1973) или мелких млекопитающих, например, мышей (Yasuraoka et al., 1974; Yu et al., 1993). Половозрелые черви развиваются в мышах через 3 – 7 дн., однако яйца в них появляются уже через 36 ч. При этом черви быстрее растут при температуре 41°C, которая соответствует температуре тела их окончательного хозяина – птиц, чем при 37°C.

Мариты внешне похожи на метацеркарий (Гаевская, 1973). Однако у них становятся отчётливо заметными маленькие, напоминающие «ушки» лопасти на ротовой присоске, кишечные ветви менее объёмные и не достигают уровня брюшной присоски (рис. 38 – 41).



Рис. 41 *Parvatrema duboisi*, взрослая форма из кишечника песочника большого. Хорошо видны желточные фолликулы (VF) в виде единой массы. OS – ротовая присоска; VS – брюшная присоска; GP – половая пора; O – яичник; T – семенник. Масштабная линейка = 30 μm (из: Chung et al., 2010; доступно: <http://synapse.koreamed.org/DOIx.php?id=10.3347/kjp/2010/48.3.271&vmode=PUBREADER>)

Изображённый на рис. 41 взрослый червь из кишечника песочника большого имел в длину 0.289 мм. Соотношение размеров ротовой и брюшной присосок составляло 2 : 1 (Chung et al., 2010).

Окончательные хозяева *P. duboisi* – околотовные птицы, в том числе чайки, кулики, бекасовые (Bartoli, 1974a; Chung et al., 2010). В наших исследованиях паразит обнаружен у чайки озёрной и лысухи в бухтах в районе Севастополя, по 14 – 120 экз. в птице (Гаевская и др., 1990a).

Учитывая, что в эксперименте мариты *P. duboisi* успешно развиваются у самых разных птиц и даже млекопитающих (Гаевская, 1973; Bartoli, 1974a; Yanagida et al., 2009; Yasuraoka et al., 1974; Yu et al., 1993), а также тот факт, что трематоды рода *Parvatrema* известны и у человека, трематоду *P. duboisi* можно рассматривать как потенциально опасную для здоровья людей.

Патогенное влияние на мидий. Паразитирование метацеркарий *P. duboisi* в мидиях сопровождается образованием жемчуга, локализуемого в мантийных складках, включая дорсальную область,

а также блистеров в подмакушечной части раковины (Гаевская и др., 1990а). На это обстоятельство указывают многие авторы, изучавшие последствия паразитирования этих личинок в моллюсках [Синицын, 1911 (см. рис. 42); Shimura et al., 1982 и др.].

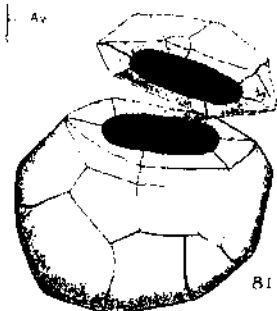
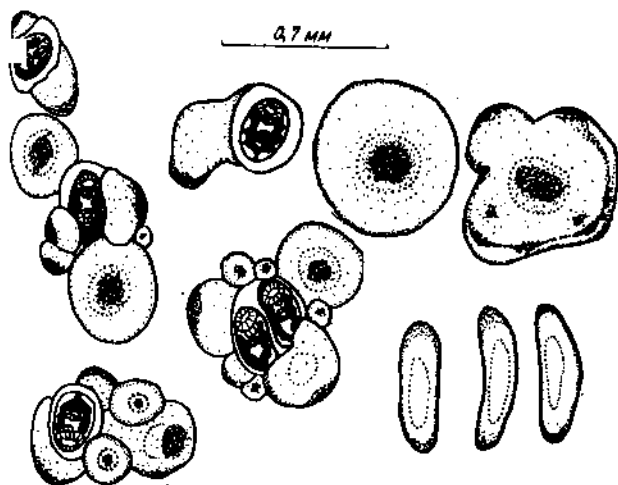


Рис. 42 Срез через обызвествлённую цисту *Adolescariaperla* Sinitzin, 1911 (из: Синицын, 1911)

Жемчуг имеет не только различные размеры, но и форму: чаще встречаются округлые, неправильной формы, реже – чечевицеобразные и плоские (рис. 43).

Рис. 43 Образование жемчуга в мидиях, поражённых *Parvatrema duboisi* (из: Гаевская и др., 1990а)



В небольшой жемчужине сквозь прозрачные известковые слои иногда хорошо видна личинка, благодаря крупному тёмному

экскреторному пузырю, но у более крупных жемчужин в середине просвечивает лишь тёмное ядро. Из таких жемчужин при раздавливании удавалось извлечь паразита. Некоторые из них всё ещё сохраняли форму тела, но большинство были уже сморщенными. Кроме изоляции отдельных личинок, в мидиях можно наблюдать друзы из разноразмерных жемчужин со светлым ядром. Поверхность жемчужины, прилегающей к цисте, сферически вогнута.

Общее количество жемчужин прямо пропорционально интенсивности заражения мидий и их размеру. В крупных моллюсках

их может насчитываться несколько сотен. В наших сборах доля мидий с жемчужинами в выборке составляла в среднем 58 %, а среди крупных особей – 100 %. Самая маленькая мидия, в которой были обнаружены подобные включения, имела в длину всего 10 мм.

При исследовании встречаемости жемчуга в черноморских мидиях в зависимости от присутствия в них паразитов и комменсалов, а также особенностей процесса жемчугообразования (Мачковский и др., 1993) установлено, что наличие свободного жемчуга и блистеров в моллюсках связано с паразитированием в них двух видов трематод – *P. duboisi* и *Proctoeces maculatus* (см. далее). Наиболее часто (до 90 %) жемчуг образуется в мидиях, заражённых *P. duboisi*. В местах локализации метацеркарий интерстициальные соединительно-тканые клетки мантийной стромы меняют свою морфологию: прилегающий к телу паразита слой клетки приобретает вид столбчатого эпителия, образуя капсулу вокруг червя. Формирование этого слоя происходит в результате изменения функций пузырчатых (запасающих) и зернистых (экскреторных) клеток стромы на секреторные. Второй слой капсулы формируется свободными клеточными элементами крови.

Тело жемчужины, инициирующим агентом которой является личинка *P. duboisi*, разделяется на два отдела. Отдел, прилегающий к червя, представляет собой замещённый гликокаликс, продуцируемый паразитом. Образование жемчужин, значительно превышающих по своим размерам червя, может свидетельствовать о несбалансированном характере процесса накресации как защитного механизма моллюска.

Многочисленные блистеры, встречающиеся с внутренней поверхности макушки раковины, как правило, имеют тёмные ядра. Здесь же в перламутровый слой полностью или частично вмурованы отдельные метацеркарии.

На основании сказанного напрашивается естественный вывод: паразитирование метацеркарий *P. duboisi* в мидиях резко снижает их товарную ценность, делая абсолютно непригодными к употреблению в пищу.

Метацеркарии *Gymnophallidae*

На юго-востоке Северного моря близ о. Гельголанд у 3 из 45 мидий встретились гимнофаллидные метацеркарии, не отнесённые автором находки к конкретному виду (роду) (Loos-Frank, 1971b).

Метацеркарии (рис. 44) локализовались в мантии в количестве 1, 7 и 1 экз. Размеры их тела $0.170 - 0.300 \times 0.090 - 0.120$ мм, ротовая присоска $57 - 64 \times 55 - 60$, фаринкс $22 - 24 \times 18$, пищевод $22 - 24$, брюшная присоска $37 - 55$, центр брюшной присоски от переднего конца тела в $143 - 168$ μ m. На брюшной присоске 6 папилл. Экскреторный пузырь Y-образный. Формула пламенных клеток $2 [(2 + 2 + 2) + (2 + 2 + 2)] = 24$. Зачатки половых органов не развиты.

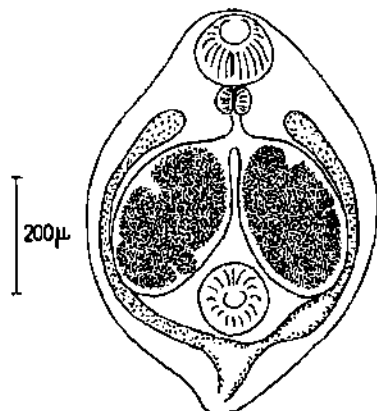


Рис. 44 Гимнофаллидная метацеркария из мидии (рисунок скомбинирован по 6 червям) (из: Loos-Frank, 1971b).

Второй вид гимнофаллид, описанный в этой же работе (Loos-Frank, 1971b), получен из мидий, собранных в районе о. Зюльт.

Размеры тела $0.613 - 0.736 \times 0.509 - 0.520$ (в среднем 0.684×0.514) мм. Тело короткоовальное (рис. 45). Ротовая присоска $11 - 128 \times 134 - 143$ (138), брюшная $11 - 127$ (121) μ m. Соотношение размеров присосок $1.12 : 1$. Центр брюшной присоски от переднего конца тела в $443 - 502$ (482) μ m. Кишечные ветви $196 - 336 \times 163 - 196$ (281 $\times$ 186) μ m. Экскреторный пузырь Y-образный. Зачатки половых органов не развиты.

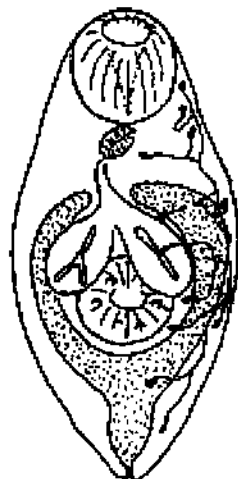


Рис. 45 Гимнофаллидная метацеркария из мидии (рисунок скомбинирован по 5 червям) (из: Loos-Frank, 1971b).

Семейство Fellodistomidae Nicoll, 1909

Черви от мелких до крупных размеров, форма тела от удлинённой до округлой. Тегумент обычно без шипиков, но у ряда форм вооружённый. Ротовая присоска субтерминальная, шарообразная, брюшная расположена в середине или передней половине тела. Префаринкс короткий, может отсутствовать. Фаринкс от удлинённого до шарообразного. Пищевод или имеется, или отсутствует. Кишечные ветви узкие или широкие, заканчиваются у семенников или ниже. Семенников два, цельнокрайные или дольчатые, лежат в передней или задней половине тела, обычно ниже яичника. Сумка цирруса овальная или дубинкообразная, как правило, хорошо развита, у некоторых форм отсутствует; содержит семенной пузырь, простатическую часть, простатические клетки и семяизвергательный проток. Семенной пузырь чаще состоит из двух частей, иногда шарообразный или в виде свёрнутой трубки. Половой атриум от короткого до длинного. Половая пора вентральная, обычно синистральная, в середине или задней половине передней части тела. Яичник от цельнокрайного до лопастного. Лауреров канал имеется. Маточный семяприемник имеется, у некоторых форм есть и каналикулярный семяприемник. Петли матки обычно ниже семенников. Яйца многочисленные, мелкие, с крышечкой. Желточники фолликулярные, располагаются в двух латеральных полях, у некоторых форм в виде двух овальных масс. Экскреторный пузырь Y- или V-образный, ветви пузыря достигают уровня фаринкса. Экскреторная пора терминальная. Паразиты пищеварительного тракта, жёлчных протоков и жёлчного пузыря морских, редко пресноводных костистых рыб; взрослые формы иногда встречаются в моллюсках. Типовой род – *Proctoeces* Odhner, 1911.

У мидий зарегистрированы представители родов *Proctoeces*, *Oceroma* Cribb et al., 2014 и *Tergestia* Stossich, 1899.

Род *Proctoeces* Odhner, 1911

Синоним: *Xenopera* Nicoll, 1915

Complexobursa Oshmarin et Mamaev, 1963

С характерными чертами семейства (Bray, Gibson, 1980). Тегумент невооружённый. Семенной пузырь трубчатый. Наружный семенной

пузырёк отсутствует. Семязизвергательные протоки соединяются или у основания сумки цирруса или близко к ней. Хорошо развита мускулистая мужская половая папилла. Половой атриум отчётливый, удлинённый. Лауреров канал открывается впереди. Маточный семяприемник имеется. Паразиты пищеварительного тракта морских костистых рыб; взрослые формы иногда встречаются в моллюсках. Типовой вид – *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901).

Жизненный цикл трематод рода *Proctoeces* триксенного типа, но может быть сокращён даже до моноксенного, и в таком случае паразит достигает половозрелости в моллюсках. Первый промежуточный хозяин – двустворчатые моллюски, в том числе мидии, второй промежуточный, или дополнительный, – моллюски, иглокожие, аннелиды. Взрослые особи *Proctoeces* паразитируют у рыб тропических, субтропических и умеренно тёплых вод. Известны также у двустворчатых и брюхоногих моллюсков, и даже у осьминогов, но в этом случае их обычно трактуют как прогенетические формы (Bray, Gibson, 1980).

Вместе с тем, Б. Лоос-Франк (Loos-Frank, 1969b), описавшая из почек североморских моллюсков два вида *Proctoeces* – *P. scrobiculariae* и *P. buccini*, рассматривает их именно взрослыми трематодами. Своё мнение она аргументирует в частности тем, что в водах Северной Европы, где эти виды найдены у моллюсков, отсутствуют окончательные хозяева трематод рода *Proctoeces* – спаровые и губановые рыбы. Заражённость североморских моллюсков была высока. Так, в одной особи *Buccinum undatum* насчитывалось до 180 экз. *P. buccini*, но при невысокой экстенсивности инвазии (5.3 %), а в одной особи *Scrobicularia plana* – по 1 – 4 экз. *P. scrobiculariae*, однако заражённость моллюсков достигала 62 %. Кстати, к одному из новых видов – *P. scrobiculariae* – Б. Лоос-Франк отнесла трематоду, описанную ранее (Freeman, Llewellyn, 1958) от *S. plana* из Эссекса (Англия) как *Proctoeces subtenuis* (Linton, 1907).

Мнения исследователей относительно статуса половозрелых форм *Proctoeces*, регистрируемых у моллюсков, противоположны, причём зачастую применительно к одному и тому же виду: одни авторы рассматривают их как прогенетических метацеркарий, другие – как истинно взрослые формы. Так, С. Симура и С. Эгуса (Shimura et Egusa, 1979; стр. 1252), описавшие половозрелые особи *P. ichiharai*

Shimura et Egusa, 1979 из почек гастроподы *Turbo cornutus* (= *Batillus cornutus*), относят их к категории взрослых червей («a true adult»), тогда как Т. Симазу (Shimazu, 1984) – к прогенетическим метацеркариям. Упомянутые С. Симура и С. Эгуса, а также В. Лэнг и Э. Деннис (Lang, Dennis, 1976), обнаружившие у мидий партенит и взрослые формы *P. maculatus*, рассматривают моллюсков альтернативными окончательными хозяевами в жизненных циклах соответствующих видов трематод («a final host»). К такому же выводу пришли исследователи, встретившие метацеркарий, неинцистированные ювенильные особи и марит *P. maculatus* в гастроподе *Crepidula convexa* из Нью-Йоркской бухты (Aitken-Ander, Levin, 1985).

***Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) Odhner, 1911 (рис. 46 – 53)**

Синонимы (из: Bray, 1983):

- Cercaria tenuans* Cole, 1935
- Cercaria milfordensis* Uzman, 1953
- Cercaria brachidontis* Hopkins, 1954
- Proctoeces subtenuis* (Linton, 1907) Hanson, 1950
- Proctoeces progeneticus* Dollfus, 1969
- Proctoeces scrobiculariae* Loos-Frank, 1969
- Proctoeces buccini* Loos-Frank, 1969

Перечислены синонимы только тех видов *Proctoeces*, которые описаны из моллюсков. Всего Р. Брэй (Bray, 1983) отнёс к синонимам *Proctoeces maculatus* 21 вид, фактически сделав род *Proctoeces* монотипичным. В таксономической сводке WoRMS-2014 [Gibson D. (2013). *Proctoeces* Odhner, 1911. Accessed through: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=108698K>] практически все указанные синонимы числятся в качестве принятых («accepted») видов, и только в отношении *Proctoeces major* Yamaguti, 1938 сделана оговорка о его возможной синонимизации с *Proctoeces maculatus* («probably a synonym of *Proctoeces maculatus*»).

В свете сказанного хочу обратить внимание на недавнюю публикацию (Markowitz et al., 2014), авторы которой попытались использовать молекулярно-генетический метод для определения видовой принадлежности спороцист «*Proctoeces maculatus*», обнаруженных ими у мидий в водах Лонг-Айленда (атлантическое побережье США). На основании полученных результатов они пришли к выводу, что *P. maculatus* представляет собой комплекс видов («...current se-

quencing results cannot confirm the parasite as *Proctoeces maculatus*, and may support classification of *Proctoeces maculatus* as a species complex»). Кстати, ими отмечена очень высокая заражённость мидий: на 100 мм² ткани моллюска насчитывалось до 350 спороцист.

Х о з я е в а: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная, *M. galloprovincialis* – мидия средиземноморская, *M. edulis* / *M. galloprovincialis* – гибрид мидий обыкновенной и средиземноморской (в природе и хозяйствах).

Л о к а л и з а ц и я: гепатопанкреас, гонада, мантия, кровеносные сосуды, почки, нога, биссусная железа, экстрапаллиальная жидкость между мантией и раковинной.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: Северное, Кельтское, Средиземное, Балеарское, Лигурийское, Адриатическое, Ливийское, Эгейское и Чёрное моря, Керченский пролив, Венецианская лагуна, Триестский залив, лагуна Бизерта, юг Сардинии, Ла-Манш, атлантическое побережье Франции, Испании, Португалии, США (Гаевская, Мачкевский, 1989, 1996; Гаевская, Мордвинова, 1993; Гаевская и др., 1989, 1990а, б; Долгих, 1965б, как *Cercaria milfordensis*; Долгих, 1967а; Ковальчук, 1986; Кудинский, Холодковская, 1990; Мачкевский, 1984; Мачкевский, Гаевская, 2008; Рыбаков, Холодковская, 1987; Холодковская, 1986, 1989; Щепкина, 1985; D'Alba et al., 1986, как *Cercaria tenuans*; Atkins, 1931 – вид не назван; Biavati, Manera, 1991, 1992, как *C. tenuans*; Bray, 1983; Brisinello et al., 1986, как *C. tenuans*; Canzonier, 1972, как *C. tenuans*; Ceschia et al., 1991, как *C. tenuans*; Cole, 1935, как *C. tenuans*; Culurgioni et al., 2006b, 2013; Da Ros, Massignann, 1985, как *C. tenuans*; Dennis et al., 1974; Dias, Serrano, 1972, как *C. tenuans*; Dumitrescu et al., 1998; Dumitrescu, Zaharia, 1993; Dupouy, Martinez, 1973; Durfort et al., 1996; Feng, 1988; Ferrer, 1981, 1983а, б, 1986; Franz, Feng, 1967, как *C. milfordensis*; Gaevskaja, Machkevsky, 1996а; Galinou-Mitsoudi et al., 2003; Gargouri Ben Abdallah et al., 2012; Gutiérrez, 1978, как *C. tenuans*; Karagiannis et al., 2013; Lang, Dennis, 1976; Le Breton, Lubet, 1992; Le Breton et al., 1989; Lopez et al., 1990; Markowitz et al., 2014; Martinez, 1973; Munford et al., 1981, как *C. tenuans*; Pascual et al., 1987; Prévôt, 1965, как *C. milfordensis*; Rayyan et al., 2003, 2004; Robledo et al., 1994а, б; dos Santos, Coimbra, 1995; Sigovini et al., 1986, как *C. tenuans*; Stunkard, Uzman, 1959; Sypek,

1979; Tiscar et al., 1990, 1992; Tripp, Turner, 1978; Uzmamn, 1953, как *C. milfordensis*; Villalba et al., 1997; Wardle, 1980; White, 1970, как *Proctoeces subtenuis*).

Историческая справка. Пожалуй, не будет преувеличением сказать, что *Proctoeces maculatus* – один из наиболее изученных представителей трематодофауны мидий. Различным аспектам его биологии, экологии, распространения, патогенному влиянию на организм мидий и значению в аквакультуре посвящены десятки работ во многих странах мира. Описание только одного этого гельминта может составить содержание полноценной монографии.

Впервые церкарии *P. maculatus* описаны от мидий из района Уэльса (Англия) под названием *Cercaria tenuans* Cole, 1935. Вызываемое ими у моллюсков заболевание автор назвал «оранжевой болезнью» («orange sickness») (Cole, 1935). Несколькими годами ранее о подобном состоянии примерно у 2 % мидий в эстуарии Кэмл (Корнуэлл, Англия) сообщила Д. Аткинс (Atkins, 1931).

В 1953 г. появилась публикация с описанием нового вида микроцеркозных церкарий – *Cercaria milfordensis* Uzmamn, 1953, поражающего 4.3 – 7.7 % мидий в водах Лонг-Айленда и Коннектикута (атлантическое побережье США) (Uzmamn, 1953). Какого-либо сравнения описываемой им личинки с *C. tenuans* автор не сделал. Одновременно с церкариями в мидиях были встречены неинцистированные прогенетические метацеркарии, которых автор отнёс к роду *Proctoeces*. Спустя несколько лет на основании обнаружения в мидии прогенетической стадии *Cercaria milfordensis*, а также переходных стадий от церкарии до взрослой формы эта личинка была отнесена к *Proctoeces maculatus* (Stunkard, Uzmamn, 1959).

В Чёрном море у обитающей здесь мидии средиземноморской церкарии *P. maculatus* впервые были найдены мною в период работы над кандидатской диссертацией, посвящённой личинкам трематод, паразитирующим у моллюсков крымского побережья, и описаны тогда под названием *Cercaria milfordensis* (Долгих, 1965б). Подробное описание церкарий, но уже под названием *P. maculatus*, было опубликовано двумя годами позже (Долгих, 1967а).

В дальнейшем *P. maculatus*, паразитирующий у черноморских мидий, стал объектом исследования двух соискателей кандидатской степени. В. К. Мачкевский (1984) обнаружил трематоду в Егорлыц-

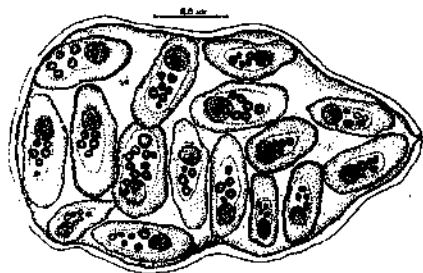
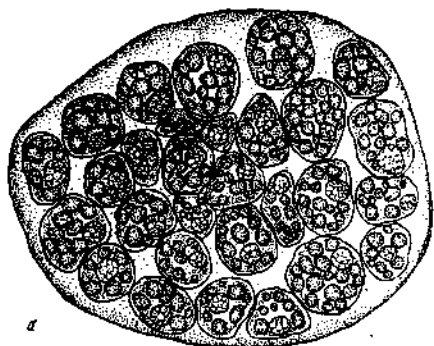
ком заливе (северо-западное побережье Крыма) и детально описал особенности её жизненного цикла, а Е. В. Холодковская (1989) изучила патогенное влияние паразита на организм хозяина. Материалы всех диссертационных работ вошли в коллективную монографию по паразитам и болезням черноморской мидии (Гаевская и др., 1990а).

В настоящее время *P. maculatus* отмечают у мидий как естественных поселений в морях Средиземноморского бассейна, у атлантических берегов США и континентальной Европы, так и выращиваемых в хозяйствах Франции, Испании, Португалии, Италии, Греции (речь идёт о регистрации трематоды у мидий только рода *Mytilus*). Кстати, выявленные у мидии в Греции на северо-западе Эгейского моря феллодистомидные церкарии явно относятся к этому же виду (Galinou-Mitsoudi et al., 2003).

Описание (обобщённое по разным авторам). Мирацидии не крупные, размером 0.078 – 0.120 мм, обладают хорошо развитым локомоторным аппаратом, комплексом желез и генеративным зачатком.

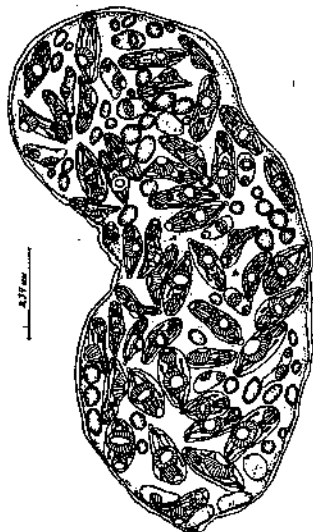
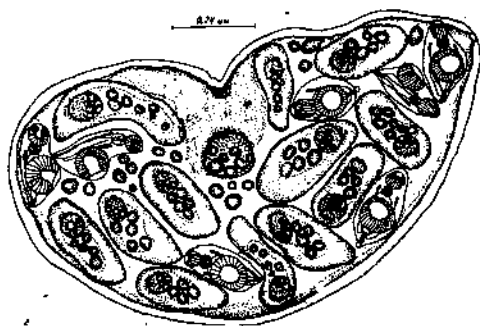
Спороцисты (рис. 46) простые, сосиско- или мешкообразные, обладают хорошо развитой поперечной мускулатурой, в результате сокращения которой форма тела постоянно изменяется. Особенно подвижна передняя часть, вытянутая в виде хоботка. Молодые спороцисты белые, но по мере развития постепенно приобретают яркую жёлто-оранжевую окраску, из-за чего поражённые ткани моллюска также становятся оранжевыми. Родильная пора открывается терминально на переднем конце тела. В толще паренхимы имеются многочисленные железистые клетки, секрет которых не является мукоидным, поскольку не окрашивается ни альциановым синим, ни паральдегид-фуксином. Размеры спороцист (суммируя данные всех исследователей) 0.45 – 2.34 (1.10) × 0.25 – 0.68 (0.48) мм. В одной спороцисте могут быть только зародышевые шары, только церкарии, а также одновременно и те и другие.

В течение года наблюдается определённая изменчивость состава и численности микрогемипопуляции спороцист в моллюске. Достаточно наглядно демонстрируют сказанное несколько иллюстраций (рис. 46 – 48), заимствованных из упомянутой монографии (Гаевская и др., 1990а; рисунки из диссертационной работы В. К. Мачкевского, одного из соавторов данной монографии, предоставившего их для оформления текста).



б

Рис. 46 *Proctoeces maculatus*: а – молодая материнская спороциста; б – материнская спороциста с дочерними спороцистами первой генерации (из: Гаевская и др., 1990а)



а

б

Рис. 47 *Proctoeces maculatus*: а – дочерняя спороциста со смешанным составом внучатого поколения – «зимняя» популяция; б – дочерняя спороциста, продуцирующая церкарий (из: Гаевская и др., 1990а)

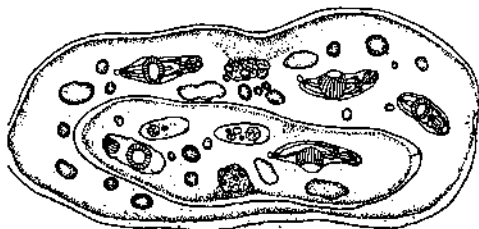


Рис. 48 *Proctoeces maculatus*: дочерняя спороциста со смешанным «внучатым» и «правнучатым» поколениями (из: Гаевская и др., 1990а)

Тело церкарий прозрачное, бесцветное, удлинённо-овальной формы, с закруглённым передним и конусовидно суженным задним концами (рис. 49).

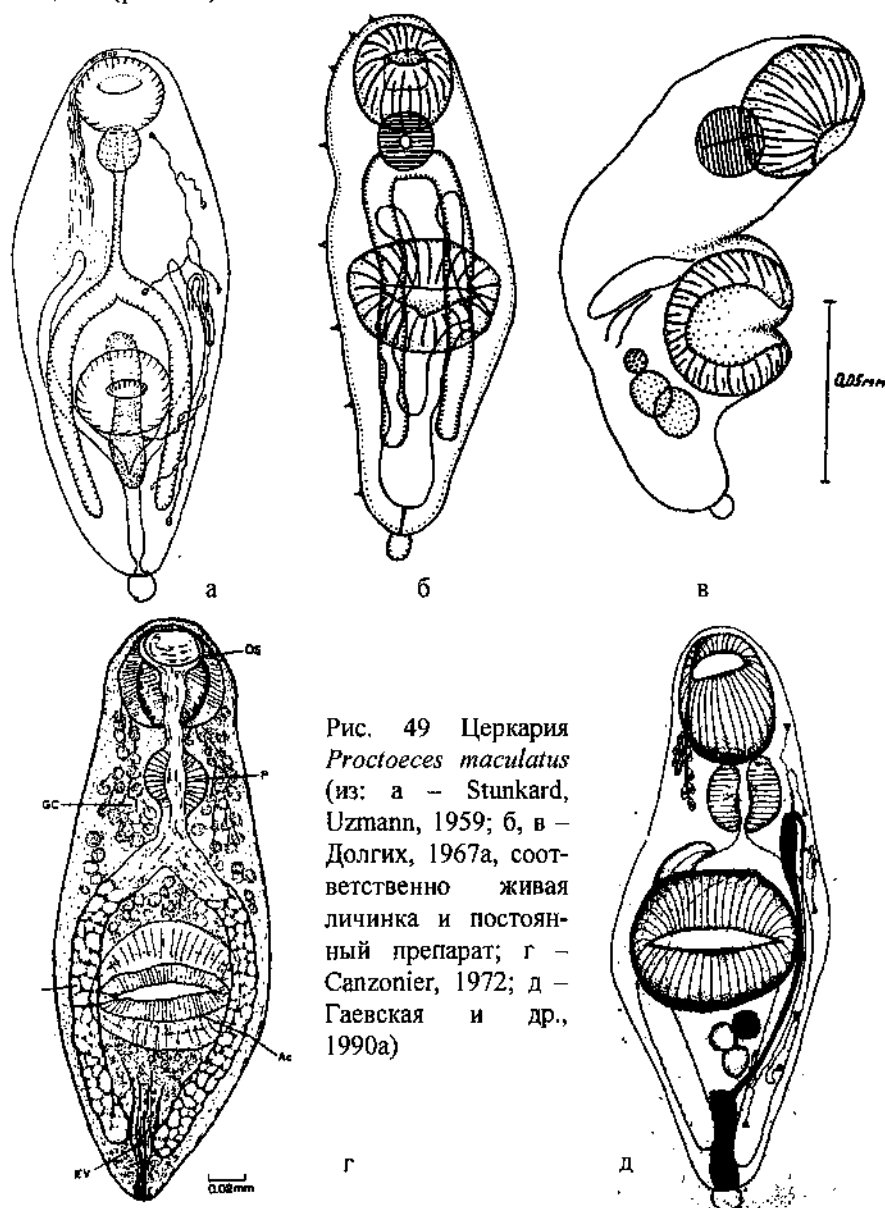


Рис. 49 Церкария *Proctoeces maculatus* (из: а – Stunkard, Uzman, 1959; б, в – Долгих, 1967а, соответственно живая личинка и постоянный препарат; г – Sanzonier, 1972; д – Гаевская и др., 1990а)

Максимальная ширина тела на уровне брюшной присоски. Тегумент тонкий, с сосочками, на которых располагаются чувствительные щетинки. Эти сосочки более многочисленны в передней части тела, по боковым краям их по 7 – 8 с каждой стороны (Долгих, 1967а). Ротовая присоска субтерминальная, несколько меньше брюшной (табл. 4), которая находится в начале второй половины тела.

Табл. 4 Морфометрические признаки церкарий *Proctoeces maculatus*, в μm (по разным авторам)

Признаки	1*	2	3 (препарат)	4	5	6
Длина тела, в мм	0.3 или <	0.15– 0.53 (живые) 0.22– 0.28 (фикс.)	0.162–0.215 (в среднем 0.188)	0.185 (живые) 0.16– 0.23 (фикс.)	0.238– 0.385 (0.296)	0.269 (0.19 – 0.34)
Ширина тела, в мм	0.09	0.072– 0.084 (живые)	0.040–0.086 (0.059)	0.11 (живые) 0.1 (фикс.)	0.084– 0.112 (0.086)	0.132 (0.07– 0.175)
Ротовая присоска	50 (диа- метр)	43 x 38	38–53x33–46 (43x36)	39x36	44–61 (47)	
Брюшная присоска	70	48	45–63x40–66 (51x50)	45x43	66–86 x48–75 (70x50)	
Фаринкс		20 x 24	18–23x13–23 (21x18)	21x19	24–35 (27)	
Хвостовой отросток			7–11x7–10 (8x8)		11–18 (15)	

* – По: 1 – Cole, 1935; 2 – Uzmann, 1953; 3 – Долгих, 1967а; 4 – Canzonier, 1972; 5 – Рыбаков, Холодковская, 1987; 6 – Abdallah et al., 2012

Мускулатура брюшной присоски состоит из радиальных и кольцевых волокон (Ferrer, 1983). Префаринкс очень короткий, часто его не видно. Фаринкс в два раза меньше присосок. Пищевод длинный, бифурцирует значительно выше брюшной присоски. Кишечные

ветви тянутся до середины пост-тестикулярной области или за неё. Кишечные ветви чётко просматриваются при окраске церкарий нейтральным красным. В кишечнике церкарий различают 3 типа клеток: два из них образуют слой, а 3-й, отростковое продолжение эпителия пищевода, – в виде безъядерного цитоплазматического пласта (Ferrer, 1986). Имеется 6 пар желез проникновения. По другим данным, у церкарий 5 пар желез проникновения, которые «оптически пусты» и виды неотчетливо, а их протоки видны хорошо, на каждой стороне тела они направляются вперед двумя группами и открываются на переднем конце ротовой присоски» (Рыбаков, Холодковская, 1987; стр. 25). В покровах церкарий беспорядочно располагаются многочисленные мелкие железистые клетки с мукоидным секретом. Мозговой ганглий гантелеобразной формы, расположен на уровне фаринкса. Экскреторный пузырь Y-образный, с коротким основным стволом и длинными ветвями, простирающимися параллельно кишечным ветвям до уровня пищевода или его бифуркации, где оканчиваются небольшими вздутиями. Экскреторная пора терминальная. Формула пламенных клеток $2 [(2 + 2) + (2 + 2)] = 16$. На постоянных препаратах у церкарий можно обнаружить зачатки половых органов: яичника и семенников, расположенных один позади другого, и половой бурсы, лежащей дорсально от брюшной присоски (рис. 49).

Церкарии обладают маленьким кнопкообразным рудиментарным хвостом, который может отсутствовать. Хвост не несёт своих обычных функций и вполне возможно, что у церкарий данного вида он редуцируется. Об этом свидетельствует и тот факт, что бесхвостые церкарии характеризуются той же степенью развития, что и обладающие хвостом.

Биология, экология, распространение. Разовая порция яиц, вымётываемых взрослой особью *P. maculatus*, составляет 20 – 30 шт. Попавшее в воду яйцо содержит мирацидия, который не покидает его и сохраняет жизнеспособность при температуре 20°C в течение 3 сут, а при 5°C – 1.5 мес. Мидии заражаются, заглатывая яйца вместе с отфильтрованной пищей. Вылупившийся из яйца мирацидий через стенку пищеварительного тракта моллюска проникает в его ткани, где превращается в мешковидной формы материнскую спороцисту (рис. 46 а), в которой формируется дочернее поколение спороцист. Партениты обнаруживаются у мидий уже в возрасте до 5 мес., при-

чём, по данным многих авторов, с возрастом моллюсков их численность заметно увеличивается.

Вышедшие в воду церкарии или остаются в мидиевой друзе, или падают на дно. Весьма ограниченные локомоторные способности церкарий компенсируются довольно высокой продолжительностью их жизни: при 21°C она составляет 3 сут, а при 5°C – 30 сут (Мачкевский, 1984).

Заражённость мидий партенитами *P. maculatus* резко различается по регионам, о чём свидетельствуют многочисленные литературные данные и что весьма наглядно иллюстрирует несколько приведённых ниже примеров.

Из 1512 мидий, исследованных мною в 1960-е годы вдоль крымского побережья Чёрного моря от Евпатории до Керчи, церкарии встретились только однажды – у 1 из 111 моллюсков, собранных с коллекторов, выставленных в Керченском проливе (Долгих, 1965б). Однако по устным сообщениям сотрудников ЮгНИРО (Керчь), этих церкарий довольно часто отмечают у мидий, выращиваемых в этом районе. В озере Донузлав (западное побережье Крыма) спороцисты *P. maculatus* были обнаружены только в естественных поселениях, в одном моллюске насчитывалось до 400 спороцист; коллекторные мидии оказались свободны от заражения (Гаевская, Мордвинова, 1993).

В природных популяциях в Джарылгачском заливе (северо-западная часть Чёрного моря) мидии заражены на 2.6 % (Холодковская, 1986) или же 1.3 – 13.6 % (Ковальчук, 1986), в Егорлыцком – на 10.3 % (Гаевская, Мачкевский, 1989; Холодковская, 1986) или же 3.7 – 23.1 % (Ковальчук, 1986), в Тендровском – на 4.25 – 9.3 % (Ковальчук, 1986). Летом 1979 г. заражённость моллюсков на коллекторах в Егорлыцком заливе составляла в среднем 24 %, в январе 1980 г. понизилась до 7.8 %, а в апреле – мае упала до 0.7 % (Рыбаков, Холодковская, 1987). В 1980-е годы встречаемость трематоды у мидий, выращиваемых в этом заливе в искусственных лагунах и железобетонных бассейнах, достигала соответственно 45 и 33 % (Гаевская, Мачкевский, 1989; Мачкевский, 1984). А. М. Щепкина (1985) пишет о 30 % заражённости мидий, собранных ею в январе 1981 г. в Егорлыцком заливе (были ли это коллекторные моллюски или мидии из естественных поселений, в статье не сообщается).

У черноморских берегов Румынии в заливе Мамайя паразит был зарегистрирован у 5 – 10 % мидий (Dumitrescu et al., 1998; Dumitrescu, Zaharia, 1993).

На северо-западе Эгейского моря в Греции в двух районах выращивания мидий церкарий находили только в августе (у 1.5 % моллюсков), в остальное время года они не встречались (Galiniou-Mitsoudi et al., 2003). Практически о столь же низкой встречаемости (0.8 %) паразита на севере Эгейского моря в зал. Термайкос сообщают и другие авторы (Rayuan et al., 2003, 2004).

В Средиземном море в Марсельском заливе *P. maculatus* отмечен у 2.5 % мидий естественных поселений (Prévôt, 1965), а на юге Сардинии в лагуне St. Gilla – у 1.2 – 9.4 % (в среднем 4.1 %) (Culurgioni et al., 2006b, 2013). Примечательно, что коллекторные мидии в этой лагуне, как и в упомянутом выше заливе Донузлав (Чёрное море), оказались свободны от инвазии.

В лагуне Бизерта заражённость мидий варьировала от 0.52 % осенью до 0.45 % зимой и 0.25 % весной и летом (Gargouri Ben Abdallah et al., 2012). При этом поражены были моллюски размерами от 3.83 до 6.08 см, хотя обследовались особи от 2.43 до 7.58 см. Количество спороцист в одном хозяине достигало 1000 экз., а каждая из них содержала до 80 церкарий.

На северо-западе Испании в Галисии, где активно функционируют хозяйства по выращиванию моллюсков, в 1980-е годы *P. maculatus* обнаруживали всего у 1 % мидий, но количество спороцист в одном моллюске достигало 1000 экз. (Ferrer, 1983). В 1990-е годы встречаемость *P. maculatus* в мидиевых поселениях в Испании несколько повысилась (максимально до 7.14 % в отдельные месяцы), однако в целом составляла менее 1/1000 (Robledo et al., 1994a, b). На этом основании авторы заключили, что хотя паразит и вызывает у моллюска серьёзные нарушения процесса гаметогенеза, его низкая встречаемость не представляет реальной угрозы для мидиевой индустрии. Этой же точки зрения придерживались и другие исследователи, отмечавшие низкую поражённость мидий *P. maculatus*: например, 4 % – в Испании и Венецианской лагуне (Canzonier, 1972). В середине 1990-х в Галисии в 5 хозяйствах по выращиванию мидий заражённость моллюсков проявлялась на второй год культивирования и колебалась от 0.2 до 1.8 %, составляя в среднем 0.7 %, в зависимости от

района расположения хозяйства. По месяцам максимальная заражённость изменялась от 3.3 до 10 %. Интенсивность инвазии варьировала от лёгкой, когда в моллюске насчитывалось всего несколько спороцист, до сильной, когда ткани гонады и гепатопанкреаса были замещены спороцистами и церкариями (Villalba et al., 1997).

В 1970-е годы на западном побережье Португалии от менее 1.0 до 15.5 % мидий было заражено 2 видами личинок – *C. tenuans* и *Bucephalus mytili* (суммированные данные по обоим видам) (Dias, Serrano, 1972). В этом же регионе в прибрежной лагуне в устье реки Вога (Vouga) в ходе 8-летнего (1980 – 1987 гг.) мониторинга распространения *P. maculatus* у выращиваемых здесь мидий самую высокую поражённость моллюсков выявили с сентября 1982 по ноябрь 1983 гг., с пиком в апреле – мае 1983-го (dos Santos, Coimbra, 1995).

При обследовании 10-месячных мидий, выращиваемых на северо-западе Франции на побережье п-ова Котентин (Ла-Манш), у 1.43 – 14.08 % из них было зарегистрировано поражение *P. maculatus* (Le Breton et al., 1989). При этом заражённость самок превышала таковую самцов в 4 раза. Характерно, что даже при столь низкой встречаемости паразита, как 1.4 %, среди больных мидий погибала каждая третья особь (Le Breton, Lubet, 1992).

Распространение *P. maculatus* на атлантическом побережье США также проявляет значительную географическую изменчивость. К примеру, в Коннектикуте на рифе о. Рам в среднем было заражено 33 % мидий (Feng, 1988), в Милфорде и Бриджпорте – только 6.6 – 7.7 % (Uzmann, 1953), в Вудс-Холе – 0.5 % (Stunkard, Uzmann, 1959), а в эстуарии Нью-Джерси – менее 2 % (Canzonier, 1972). По другим данным, в зависимости от местоположения станций у берегов Нью-Джерси в среднем заражено 16.4 и 19.9 % моллюсков (Lang, Dennis, 1976). По информации последних из цитируемых авторов, изучавших встречаемость паразита у мидий в течение года, пик поражённости моллюсков приходился на позднее лето (август – сентябрь), а самые низкие показатели наблюдались зимой. В одном и том же моллюске могли находиться спороцисты и живые взрослые черви, спороцисты и погибшие взрослые особи, только спороцисты или же только взрослые трематоды.

В Делаваре спороцисты были обнаружены в перикардиальной полости у 20 – 80 % (в среднем 36.3) мидий, при этом в осенние ме-

сяцы наблюдалась тенденция увеличения заражённости, с наступлением же холодной погоды инвазия резко снижалась. Летом её уровень был низким (Tripp, Turner, 1978).

В целом информацию о сезонных колебаниях встречаемости у мидий спороцист и взрослых особей *P. maculatus* можно найти в работах многих исследователей.

Подмечено также, что на пространственное распределение партенит *P. maculatus* в популяции хозяина, влияют подвижность водных масс и глубина поселения моллюсков. К примеру, в Егорлыцком и Каркинитском заливах Чёрного моря наибольшее число микрогемипопуляций партенит приурочено к глубинам 0 – 5 м. Причиной такого распределения паразита может служить предпочтительное обитание окончательных хозяев трематоды – губановых рыб в прибрежной 5-метровой толще вод.

Некоторые публикации содержат данные об обнаружении спороцист *P. maculatus* у моллюсков, принадлежащих к другим родам и даже семействам. Например, в Егорлыцком заливе Чёрного моря паразит найден у 9 % *Mytilaster lineatus*¹ (семейство мидиновых) (Рыбаков, Холодковская, 1987), в заливе Галвестон (Техас) – у *Ischadium recurvum* (семейство мидиновых) и *Mytilopsis leucophaeata* (семейство дрейссеновых) (Wardle, 1980), в эстуарии на побережье Луизианы – у *I. recurvum* (Turner, 1986).

В качестве второго промежуточного хозяина в жизненном цикле *P. maculatus* участвуют двусторчатые моллюски, включая мидий, а также гастроподы, полихеты, иглокожие; незрелые формы найдены даже в осьминогах (Abdul-Salam et al., 2003; Bray, 1983; Lang, Dennis, 1976; Stunkard, 1983; Tripp, Turner, 1978 и др.). К примеру, в Марсельском заливе метацеркарии данного вида встретились в ноге мидий (у 6 – 20 %, в среднем 9 %; по 1 – 12 экз.), а также у полихет *Nereis caudata* (около 10 %, по 1, реже 2 и исключительно редко 3 экз.) и *Hydroides norvegicus*, у моллюсков *Patella caerulea* и *Acanthochitona discrepans* (= *Acanthochites discrepans*) (Prévot, 1965).

¹ У берегов Крыма мною вскрыто более 200 экз. митилястера, но, за исключением партенит *Vuccephalus marinus*, другие виды трематод у этого моллюска не встретились. Не обнаружила *P. maculatus* у митилястера и моя аспирантка Ю. Белоусова, вскрывшая около 600 особей данного вида, добытых у крымского побережья.

Половозрелую форму *P. maculatus* цитируемый автор получил экспериментально в рыбах, которым скормил прогенетических метацеркарий, извлечённых из мидий и полихет.

На средиземноморском побережье Франции метацеркарий *P. maculatus* обнаружили в полихете *Nereis caudata* (Martinez, 1972), а в Бизертской лагуне (Тунис) – в *Neptonereis glauca* (Gargouri Ben Abdallah et al., 2012). Возможное участие черноморских полихет в жизненном цикле *P. maculatus* экспериментально подтвердил В. К. Мачкевский (1984). По его данным, проникшие в *Hediste diversicolor* и *Alitta succinea* (= *Nereis succinea*) церкарии локализовались в целоме нереид, причём в одну полихету в течение 3 ч проникало до 80 личинок. Часть из них со временем погибала, остальные развивались, но в прогенетическую форму не превращались.

В Чёрном море среди хозяев метацеркарий *P. maculatus*, помимо мидии (кстати, встречаются у неё здесь крайне редко), – гастроподы *Rissoa splendida*, *R. labiosa*, *Tricollia pulla*, *Hydrobia acuta* и полихета *H. diversicolor* (Белоусова, 2013; Долгих, 1965а, 1967б; Мачкевский, 1984).

В организме многих промежуточных хозяев, и прежде всего, моллюсков, метацеркарии могут достигать половозрелого состояния и даже продуцировать яйца, содержащие мирацидия. При этом молодые половозрелые трематоды могут локализоваться в самых различных органах и тканях мидий. Вместе с тем, имеются данные, свидетельствующие о том, что среди половозрелых червей *P. maculatus*, обнаруженных в мидиях, часто встречаются бесплодные особи, что, по мнению авторов находки, отражает ненормальные условия для их развития в нетипичном хозяине – моллюске (Stunkard, Uzman, 1959).

Описание взрослых особей (?прогенетических метацеркарий) *P. maculatus* от моллюсков, включая мидий (рис. 50 – 52; табл. 5), составлено мною по публикациям разных авторов. Тело удлинённо-овальной формы, суженное к переднему и заднему концам, с наибольшей шириной на уровне брюшной присоски. Тегумент лишён шипиков. Изучение ультраструктуры тегумента неинцистированных метацеркарий *P. maculatus* из полости почек гастроподы *Priotrochus obscurus* показало, что его поверхность сжата серией концентрически расположенных складочек и покрыта секреторными пузырьками и экзогенными глобулами (Abdul-Salam et al., 2003). Синтициум тегу-

мента толстый, плотно заполнен тремя типами секреторных включений, продуцируемых одной субтегументальной клеткой. Цитируемые авторы полагают, что тегумент метацеркарии выполняет защитную функцию, противодействуя влиянию различных химических и физических факторов, создаваемых в почках хозяина, и, очевидно, вносит небольшой вклад в питание паразита.

Ротовая присоска субтерминальная, относительно круглая, мускулистая брюшная присоска располагается в начале средней трети длины тела. Хорошо развитый фаринкс по своим размерам почти равен ротовой присоске. У живых червей в глотке мне приходилось наблюдать кусочки печени моллюска, к которой трематода плотно прикреплялась при помощи обеих присосок. Пищевод короткий. Длинные довольно широкие кишечные ветви несколько не доходят до заднего конца тела, где слепо заканчиваются.

Округлые цельнокрайные семенники лежат слегка наискось в середине задней части тела. Выше находится яичник, очертания которого варьируют от цельнокрайного до трёхлопастного². Половая бурса крупная, располагается позади брюшной присоски, содержит простатическую часть, сильно извитой трубчатый семенной пузырьёк и циррус (рис. 52 в). Половое отверстие почти на уровне бифуркации кишечника, слегка сдвинуто влево от медианной линии тела. Желточники фолликулярные, слабо развиты, располагаются латерально на уровне половых желез. Матка сильно развита, проходит дорсально от выделительного пузыря и кишечных стволов и заполняет практически всю часть тела от брюшной присоски до заднего конца. У полностью зрелых трематод из-за огромного количества яиц вторая половина тела бывает непомерно вздута. Яйца удлинённо-овальные, желтоватые, содержат подвижного реснитчатого мирацидия. Ветви Y-образного экскреторного пузыря заканчиваются на уровне пищевода.

² В своё время обнаружение взрослой особи *Proctoeces* с трёхлопастным яичником у моллюска *Rissoa splendida* в Чёрном море в районе Севастополя послужило основанием для её описания как *Proctoeces major* (Долгих, 1965а). В последующие годы я неоднократно находила у этого же хозяина, обследованного у берегов не только Крыма, но и Кавказа, зрелые особи *Proctoeces* как с округлым, так и с трёхлопастным яичником, иногда даже в одном и том же моллюске.

Табл. 5 Мерные признаки взрослых особей *Proctoeces maculatus* от мидии обыкновенной (*Mytilus edulis*) (атлантическое побережье США) (в мм)

Признаки	Вудс-Хол	Нью-Джерси	Род-Айленд
	1*	2	3
Длина тела	2.4 – 3.2 (2.74) **	1.75 – 3.8 (2.65)	1.09 – 1.6
Ширина тела	0.6 – 0.92 (0.81)	0.63 – 1.15 (0.9)	0.6 – 0.67
Отношение длины тела к длине его передней части			1 : 0.23 – 0.28
Ротовая присоска	0.21 – 0.32 (0.24 x 0.30)	0.15 – 0.23 x 0.14 – 0.31 (0.2 x 0.21)	0.13 – 0.15 x 0.16 – 0.2
Брюшная присоска	0.35 – 0.46 (0.38 x 0.43)	0.31 – 0.45 x 0.31 – 0.46 (0.36 x 0.38)	0.24 – 0.31 x 0.32 – 0.39
Соотношение размеров присосок			1:1.9 – 2.0
Фаринкс	0.16 – 0.20 (0.18)	0.11 – 0.18 x 0.11 – 0.18 (0.16 x 0.17)	0.1 – 0.13 x 0.13 – 0.15
Сумка цирруса			0.33 – 0.38 x 0.08 – 0.1
Семенники	0.15–0.20 (0.18); 0.16–0.23 (0.19)	0.11–0.21 (0.19); 0.14–0.34 (0.22)	0.13 – 0.2 x 0.09 – 0.15
Яичник	0.16 – 0.22 (0.19)	0.11 – 0.24 (0.20)	Округлый до неправильного 0.1 – 0.2 x 0.15 – 0.17
Яйца, μm	55 x 26	48 – 56 x 28 – 32 (53 x 30)	38 – 52 x 22 – 26

* Данные из публикаций: 1 – Stunkard, Uzman, 1959; 2 – Lang, Dennis, 1976; 3 – Bray, 1983; ** в скобках – средняя величина

Табл. 6 Мерные признаки взрослых особей *Proctoeces maculatus* от черноморской *Rissoa splendida* (в мм)

Признаки	Севастополь	Севастополь	Туапсе (живые черви)	Туапсе (постоянный препарат)
	1*	2	3	4
Длина тела	1.101	1.215	0.575–1.553	0.510–1.125
Ширина	0.248	0.465	0.201–0.645	0.195–0.360
Ротовая присоска	0.112x0.109	0.140	0.066–0.172х 0.076–0.178	0.066–0.156х 0.079–0.135
Брюшная присоска	0.208x0.192	0.248x0.254	0.092–0.244х 0.109–0.321	0.099–0.185х 0.116–0.244
Соотношение размеров присосок	0.54:1	0.56:1		
Фаринкс	0.102x0.09	0.124x0.115	0.050–0.162х 0.066–0.129	0.056–0.109х 0.053–0.099
Длина пищевода	0.057			
Семенники	0.140x0.080 0.142x0.096	0.140x0.124 0.149x0.140		0.066–0.139х 0.056–0.116 0.066–0.129х 0.056–0.112
Яичник	округлый 0.146x0.087	трёхлопастной 0.192x0.211	От округлого до 3-лопастного	0.040–0.149х 0.040–0.115
Яйца, μm	45 – 47 х 22 – 25	43 – 48 х 22 – 24		46 – 50 х 23 – 27

* Данные из: 1 – 2 – Долгих, 1967а; 3 – 4 – собств. неопубл. данные

Рис. 50 *Proctoeces maculatus* из *Mytilus edulis*: А – общий вид червя; В – половая система. Условные обозначения: Cs – сумка цирруса; Eb – экскреторный пузырь; Hd – гермафродитный проток; I – кишечник; Lc – Лауреров канал; Мр – мышечная папилла; Od – яйцевод; Os – ротовая присоска; Ot – оотип; Ov – яичник; Ph – фаринкс; Sv – семенной пузырёк; Т – семенник; U – матка; Vd – желточный проток; Ve – семяизвергательный канал; Vs – брюшная присоска (из: Lang, Dennis, 1976)

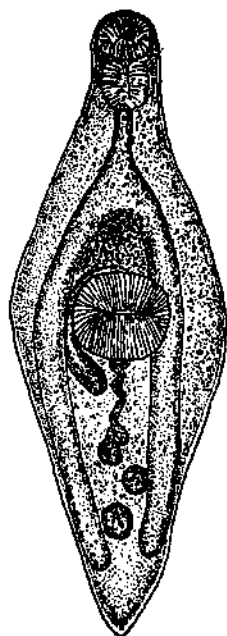
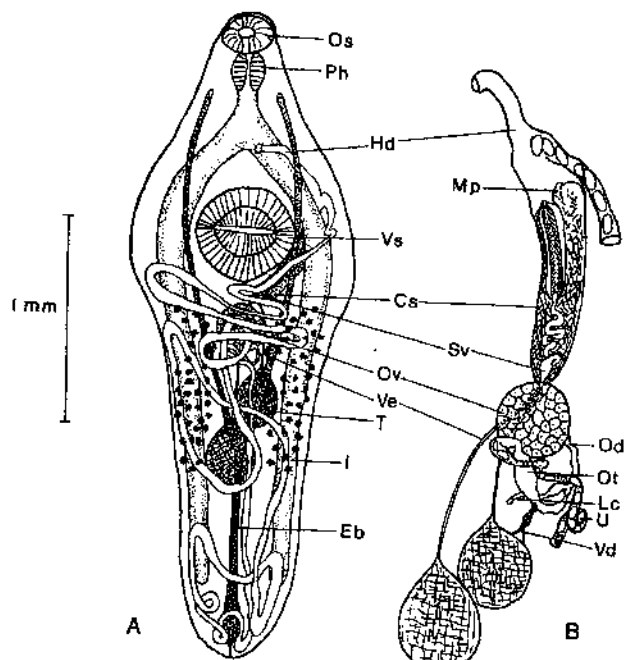
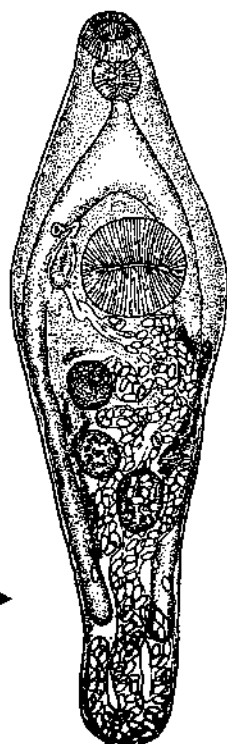


Рис. 51 *Proctoeces maculatus*
из мидии обыкновенной:
слева – ювенильная особь
длиной 1.2 мм, справа – по-
ловозрелый червь с яйцами,
содержащими нормальных
мирацидиев; длина червя
2.62 мм (из: Stunkard,
Uzmann, 1959)



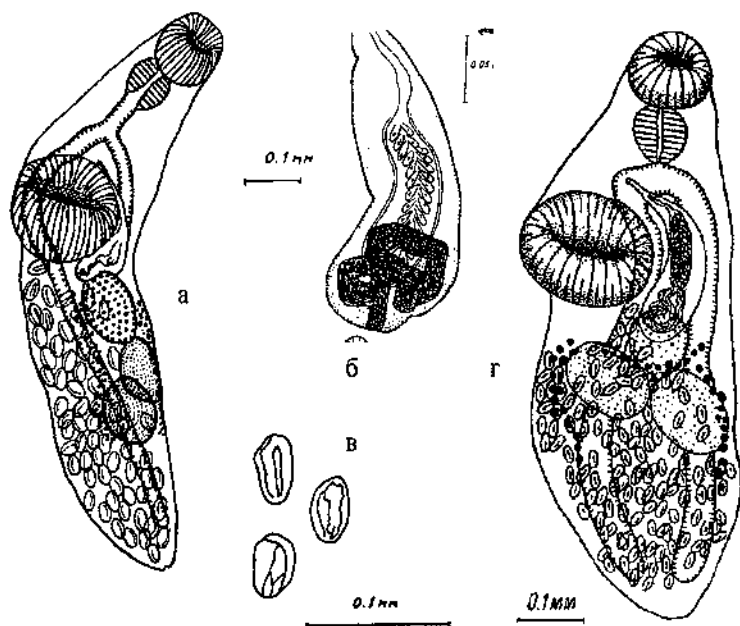


Рис. 52 *Proctoeces maculatus* (постоянный препарат) от *Rissoa splendida* из Чёрного моря: а, г – взрослые черви; б – половая бурса; в – яйца (ориг.)

Заканчивая описание взрослых особей *P. maculatus*, регистрируемых у моллюсков, и сравнивая их с червями, паразитирующими в рыбах, не могу не обратить внимания на тот факт, что размеры червей из моллюсков, даже если они и содержат зрелые яйца, как правило, в два и более раз меньше особей, встречаемых в рыбах. У «рыбьих» особей более развита задняя часть тела, заполненная маткой с многочисленными яйцами, а потому брюшная присоска как бы сдвинута в переднюю половину тела. Что касается размеров яиц, указываемых для этого вида, то в разных публикациях наблюдается весьма широкий диапазон приводимых величин: у трематод из рыб длина яиц варьирует от 40 до 74, ширина от 17 до 30, из моллюсков – соответственно от 38 до 55 и от 17 до 32 μm .

Как отмечено выше, среди моллюсков – хозяев прогенетических (взрослых) форм *P. maculatus* известны не только мидии, но и

другие представители двустворчатых, а также брюхоногие и даже головоногие. К примеру, неинцистированные метацеркарии, похожие, по мнению авторов, на *P. maculatus*, были обнаружены в гонаде устрицы *Crassostrea virginica* у берегов Флориды (Winstead et al., 2004). Не содержащие яиц метацеркарии *P. maculatus* зарегистрированы у гастроподы *Priotrochus obscurus* (52.9 %, по 1 – 12 (1.7 ± 2.5) экз.) в Кувейте, причём заражённость моллюсков не зависела от их размера (Abdul-Salam et al., 1997). Кстати, цитируемые авторы детально изучили особенности строения наружных покровов тела этих метацеркарий. В частности показано, что тегумент лишён шипиков, обладает концентрическими складочками, внутри ротовой присоски имеются маленькие папиллы, в полости которых видны глобулы секреторного материала, а брюшная присоска, половое отверстие и экскреторная пора лишены сенсорных папилл.

Очень интересные результаты дало изучение встречаемости взрослых особей *P. maculatus* у гастроподы *Nucella lapillus* вдоль атлантических берегов США (Pondick, 1983). Оказалось, что к северу от мыса Код ($41^{\circ}41'$ с. ш.) паразит у этого моллюска не обнаруживается, тогда как к югу от него у берегов Род-Айленда и Коннектикута у 0.2 – 4.7 % нуцелл выявлены зрелые особи с яйцами и без них, а также незрелые черви и метацеркарии. При этом заражённость моллюсков не зависела от их пола и размеров. К северу от мыса Код партениты и взрослые особи *P. maculatus* не встретились также и у обитающей там мидии. Следовательно, более холодные воды к северу от названного мыса являются своеобразным барьером, препятствующим распространению данного паразита в более высокие широты.

В заключение этого подраздела отмечу, что наиболее типичными окончательными хозяевами *P. maculatus* являются морские рыбы – губановые и спаровые. Если же согласиться с предлагаемыми синонимами этой трематоды (Брай, 1983), то круг её окончательных хозяев значительно расширится за счёт представителей семейств серрановых, ставридовых, барабулевых, терапоновых, собачковых, камбаловых, солевых и других. Ареал вида ограничен тропическими, субтропическими и умеренно-тёплыми водами.

Патогенное влияние на мидий. Паразитирование *P. maculatus* у мидий вызывает у тех заболевание, именуемое проктэккозисом. Течение болезни в значительной степени зависит от численности спо-

роцист в моллюске, которая, как известно, может достигать нескольких тысяч экз. При сильном заражении спороцисты располагаются в мантии, висцеральной массе, гонаде, в экстрапаллиальной жидкости между мантией и раковиной, в мышцах ноги, биссусной железе, т.е. практически замещают все ткани моллюска. Внешне заболевание проявляется наличием крупных масс оранжевых пятен – признаки так называемой «оранжевой болезни» (orange sickness) (Cole, 1935; Culurgioni et al., 2006b; Ferrer, 1983) – на фоне плохого состояния моллюска (Villalba et al., 1997). У таких мидий при их извлечении из воды створки не захлопываются, как это обычно имеет место у здоровых особей (собств. наблюдения).

Ослабление смыкания створок является следствием автолиза отдельных мышечных пучков самой крупной мышцы – заднего аддуктора, запирающего раковину, и мышц – ретракторов ноги. В результате такие ослабленные моллюски легко опадают с коллекторов, а при транспортировке в торговую сеть быстро теряют влагу и погибают, тем самым резко ухудшая коммерческую ценность поступившей партии мидий.

К числу внешних признаков проявления проктекозиса относится также необычный вид раковины моллюска. Негативное влияние партенит на раковинообразующую функцию мантии отражается в характерных клинических признаках и образовании блистеров на внутреннем перламутровом слое створки (Gargouri Ben Abdallah et al., 2012). Раковины гиперинвазированных моллюсков становятся более хрупкими, их края нередко обломаны. Снижение эластичности раковины может быть вызвано дистрофичностью периостракума, состоящего из белка конхиолина, а также уменьшением содержания конхиолина, в который «упакованы» кристаллы призматического слоя. Это, в свою очередь, может быть следствием нарушения, как метаболических реакций организма, так и функции мантии в образовании раковины. Видимо, последнее обстоятельство и вызывает искривление заднего края раковины у поражённых мидий, наблюдаемое нами (Гаевская и др., 1990б). Кстати, подобные дефекты внешнего вида раковин, как и наличие крупных блистеров на внутренней поверхности створок, не могут не оказать отрицательного влияния на товарный вид выращенных моллюсков.

Итак, наиболее характерными клиническими признаками проктэкзозиса являются:

- неплотное смыкание створок у ослабленных моллюсков;
- опадание заражённых мидий с носителей;
- гнилостный запах у сильно поражённых мидий;
- укорачивание колец прироста, которые как бы надвигаются друг на друга, вследствие чего поверхность створок выглядит подчёркнуто рифлёной (такое явление именуют эффектом «старческого роста»);
- менее прочная, более тонкая и хрупкая раковина, края створок которой нередко уродливо искривлены или же обломаны;
- меньший вес заражённых мидий в сравнении с одновозрастными незаражёнными особями.
- недоразвитость органов и их частей у большинства заражённых моллюсков;
- утолщение участков мантии, содержащих партениты, которые имеют неровную поверхность и внешне как бы посыпаны мелкой крупой. Более светлая окраска, чаще белесо-жёлтая, в ряде случаев ярко-оранжевая поражённых участков мантии резко отличает их от соседних непоражённых участков. Иногда скопления партенит локализируются в виде сплошных полей с изменённой окраской в той части мантии, которая прилегает к основанию жабр;
- при локализации паразитов в ноге и крае мантии тёмная пигментация этих органов выцветает или исчезает, а их поверхность приобретает характерную рельефность в виде вздутий и бугорков;
- при локализации в периферических участках печени спороцисты слабо просвечивают сквозь её пленку и выступают над поверхностью в виде бугристых вздутий.

Перечисленные признаки заболеваний мидий вошли в запатентованный нами совместно с В. К. Мачкевским «Способ диагностики проктэкзозиса и мер борьбы с ним» (Патент 82302 С2).

Многие исследователи сообщают о негативном влиянии партенит и церкарий *P. maculatus* на репродуктивные способности мидий вплоть до паразитарной кастрации хозяина. У моллюсков, в гонаде которых насчитывается менее сотни спороцист, гонада обычно присутствует, при более сильном поражении – от сотни до десятка тысяч спороцист – наблюдается частичная или полная паразитарная кастрация. В северо-западной части Чёрного моря подобное явление

зарегистрировано в 58.6 ± 9.2 % случаев проктэкзозиса, выявленного здесь у черноморской мидии (Кудинский, Холодковская, 1990). С увеличением количества спороцист те оккупируют мантию, препятствуя развитию гонады, сдавливают ацинусы, закупоривают кровеносные сосуды и половые протоки, механически разрушают окружающие ткани. Заражение фактически превращает мантию в тонкую, прозрачную плёнку, лишённую запасных питательных веществ и зародышевых клеток (Gargouri Ben Abdallah et al., 2012). При высокой численности партенит пол у таких мидий определить фактически невозможно (собств. данные; Ковальчук, 1986; Villalba et al., 1997).

На атлантическом побережье США на рифе о. Рам в случае сильной инвазии у 6 – 11 % мидий нормальный гаметогенез или был значительно ухудшен или вообще отсутствовал (Feng, 1988). Напомним, что паразит обнаружен здесь у 33 % мидий. Об атрофии репродуктивных органов мидии при заражении спороцистами *P. maculatus* пишут и другие исследователи (Galinou-Mitsoudi et al., 2003; Robledo et al., 1994a, b).

В этой связи обратимся к статье, авторы которой (Dupouy, Martinez, 1973) изучали действие спороцист *P. maculatus* на развитие гонады мидии. С той целью они обследовали 2160 здоровых и заражённых моллюсков, добытых из одного биотопа. У большинства заражённых особей наблюдались нормальные половые циклы, независимо от количества спороцист, и только некоторые моллюски в ноябре задержались на начальной стадии развития гонад. По данным цитируемых авторов, кастрация у мидий наблюдалась редко и зависела от времени проникновения мирацидия в моллюска. Если максимум заражённости приходился на нулевую стадию, то имела место «локальная» кастрация. Начиная с первой стадии развития гонад, кастрация у мидий не возникала.

М. Трип и Р. Тёрнер (Tripp, Turner, 1978) также пишут, что паразитирование спороцист *P. maculatus* не влияло на репродуктивный потенциал мидий, и даже при значительном числе партенит заметной клеточной реакции у хозяина не наблюдалось. Другие исследователи отмечают у заражённых моллюсков инкапсуляцию паразита, иными словами, в данном случае имеет место защитная реакция хозяина (dos Santos, Coimbra, 1995). По мнению ряда авторов (Karagiannis et al., 2013), сильный гемолиз, наблюдаемый ими у ми-

дий, содержащих спороцисты *P. maculatus*, направлен на инкапсуляцию и разрушение последних.

По мнению некоторых исследователей (Canzonier, 1972), для мидиевых хозяйств *P. maculatus* представляет минимальную опасность вследствие его низкой встречаемости у выращиваемых моллюсков. Тем не менее, полагает цитируемый автор, возможность эпизотического значения трематоды полностью исключать нельзя. Более того, учитывая, что сильно заражённые мидии могут быть ослаблены, а потому менее живучими в условиях стресса, данное обстоятельство следует учитывать при сборе урожая и последующей поставке моллюсков в торговую сеть.

И всё же имеется достаточное количество зарегистрированных случаев гибели мидий в результате их поражения партенитами *P. maculatus*. К примеру, данный паразит стал виновником массовой гибели мидий в Венецианской лагуне зимой 1980/1981 гг. (Munford et al., 1981). Спороцисты тогда были обнаружены у 32.8 % моллюсков на ферме и 7.7 % – в природе. В эти же 1980-е годы в Егорлыцком заливе Чёрного моря до 30 % выращиваемых здесь мидий опадали с коллекторов и погибали в результате их поражения партенитами и церкариями *P. maculatus*. На северо-западе Франции на побережье п-ова Котентин (Ла-Манш) среди 10-месячных мидий, поражённых проктэкзисом, погибала каждая третья особь (Le Breton, Lubet, 1992).

В противоположность известным данным о летальности паразита, у моллюсков, выращиваемых в Испании и заражённых *P. maculatus*, скорее, наблюдалось ограничение развития гонад, чем высокая смертность (dos Santos, Coimbra, 1995). Авторы предположили, что возможная причина этого – в приспособленности хозяина к паразиту.

Что касается молодых половозрелых трематод, которых находили в самых различных органах и тканях мидий, то, за исключением перикардиальной полости, какой-либо реакции со стороны хозяина не наблюдалось (Tripp, Turner, 1978). В перикардиальной полости, в которой наиболее часто встречалось по 1 – 3, иногда 10 – 12 и даже 25 экз. трематод, активность зрелых червей обычно вызывала у хозяина резкую ответную реакцию со стороны клеток крови, которые обнаруживались в просвете кишечника трематоды на разной стадии некроза. Взрослые неполовозрелые черви окружались гемокцитами и

подвергаются дегенерации. Яйца, выделившиеся из трематоды, могут довольно длительное время сохраняться в массе кровяных клеток, окружающей погибающую трематоду.

По другим данным, паразит часто провоцирует воспалительную реакцию со стороны хозяина с образованием гранулоцитов, в которых находятся инкапсулированные и обычно разрушенные трематоды (Villalba et al., 1997).

Для того чтобы понять механизм влияния трематоды на организм моллюсков следует обратиться к результатам биохимических и физиологических исследований мидий, заражённых *P. maculatus* и свободных от него.

При круглогодичном изучении содержания углеводов и аминокислот в гемолимфе мидий, заражённых *P. maculatus* и свободных от паразита, были выявлены заметные временные вариации данного показателя с пиком концентрации в июле. При этом магнитуа пика у больных моллюсков была намного больше, чем у здоровых. У заражённых мидий протеины гемолимфы уменьшались относительно такового у нормальных особей. Содержание свободных аминокислот у моллюсков обеих групп было сходным, но у здоровых особей концентрации некоторых из аминокислот (таурина, аланина, глицина, серина) проявляли существенные колебания, тогда как у заражённых мидий они оставались на более постоянном уровне (Mulvey, Feng, 1981).

В годовом цикле содержания гликогена у мидий, заражённых *P. maculatus* и свободных от него, не выявлено каких-либо различий: содержание гликогена увеличивалось с января и достигало максимальных показателей в июне, а затем резко уменьшалось до минимума в декабре. Голодание мидий при температуре, способствующей высокой метаболической активности червей, привело к быстрому уменьшению содержания гликогена у заражённых моллюсков в первую неделю голодания, тогда как у голодающих незаражённых особей оно оставалось на стабильном уровне в течение 4 недель (рис. 53). Распространение кислой фосфатазной активности в тканях мидий и паразита было больше, чем щелочной, тогда как в гемолимфе мидий, заражённых взрослыми особями *P. maculatus*, наблюдалось увеличение щелочной фосфатазной активности (Dennis et al., 1974).

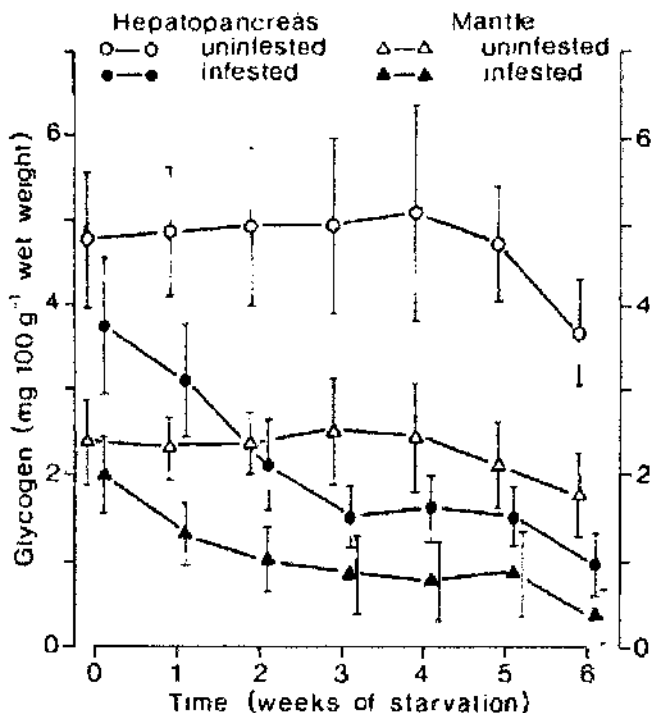


Рис. 53 Содержание гликогена в мантии и гепатопанкреасе мидий (моллюски собраны в феврале), не заражённых (uninfested) и заражённых (infested) *Proctoeces maculatus*, в условиях 6-недельного голодания при температуре 8°C (вертикальные линии – стандартная ошибка) (из: Dennis et al., 1974)

Весьма интересные результаты получены А. В. Щепкиной (1985), изучавшей фракционный состав липидов в тканях заражённых и незаражённых мидий. Выяснилось, что он одинаков у моллюсков обеих групп, однако его количественные характеристики существенно различаются. У заражённых особей концентрация триглицеридов (резервных липидов) в гепатопанкреасе на 25 %, а в гонадах на 54 % ниже, чем у незаражённых. Концентрация фосфолипидов в гонаде заражённых мидий несколько выше, чем у свободных от паразита особей. Концентрация незэстерифицированных жирных кислот в исследуемых тканях заражённых мидий на 67 – 83 % (в 3 – 6 раз) ниже по сравнению со здоровыми моллюсками. Однако суммарная

концентрация липидов в тканях мидий обеих групп различается незначительно. Содержание гликогена в гепатопанкреасе заражённых мидий на 50 %, а в гонадах на 22 % ниже по сравнению с незаражёнными моллюсками (табл. 7) (Щепкина, 1985).

Табл. 7 Концентрация гликогена в тканях черноморских мидий, незаражённых и заражённых *Proctoees maculatus*, мг % на сырую массу (из: Щепкина, 1985)

Интенсивность инвазии	Гепатопанкреас	Гонада
0	4367 ± 992	1669 ± 389
120 – 1680 спорозист	2152 ± 502 (P<0.01)	1301 ± 290 (P<0.05)

Резкое снижение запасов гликогена в гепатопанкреасе заражённых мидий может быть связано с его накоплением в организме спорозист и последующим использованием церкариями в качестве источника энергии для жизни во внешней среде.

В целом уменьшение энергетических запасов в тканях поражённых мидий негативно влияет на темпы их роста, значительно ослабляет организм, препятствуя нормальному развитию гонад и вызывая в конечном итоге паразитарную кастрацию моллюска.

Подытоживая сказанное, в качестве общей превентивной меры при организации мидиевых хозяйств мы полагаем необходимым выполнение предварительной паразитологической сертификации выбранной акватории. В процессе сертификации особый упор следует сделать на обследование мидий, массовых видов брюхоногих моллюсков, полихет и рыб – возможных переносчиков проктэцеса в естественных условиях. Высокое заражение упомянутых гидробионтов в природных популяциях может явиться серьёзным фактором, препятствующим созданию хозяйства в конкретном районе при прочих благоприятных условиях.

Эффективность подобных превентивных мероприятий подтверждает следующая информация. Изучая заражённость мидий, выращиваемых на западном побережье п-ова Котентин (северо-запад Франции), исследователи (Le Breton et al., 1989) предположили, что наиболее вероятным источником распространения в районе расположения ферм инвазионного начала, т.е. яиц трематоды, является гастропода *Nucella lapillus*. Они основывались на известных данных о

заражѐнности нуцеллы у атлантических берегов США половозрелыми формами *P. maculatus*, содержащими яйца (Pondick, 1983). В 1987 г. это предположение подтвердилось, и тогда акваторию фермы очистили от хищного моллюска. В результате в 1990 г. паразит почти исчез, а моллюски 1989-го года оседания не были заражены вовсе.

В целом профилактика проктѐкозиса должна включать следующие мероприятия (Мачкевский, Гаевская, 2008):

В хозяйствах открытого типа:

- Мидиевые конструкции следует размещать в местах с минимальным развитием макрофитов, среди которых обычно обитают дополнительные и окончательные хозяева паразита, и даже лишѐнных их. Нижние концы коллекторов должны располагаться в 2 – 3 м от дна;
- Штормоустойчивые носители мидиевых коллекторов желательно устанавливать в местах с высокой подвижностью водных масс.
- Расстояние между коллекторами должно обеспечивать хорошее перемешивание воды между ними.

В хозяйствах закрытого типа (бассейновых) следует обеспечить:

- изоляцию выращиваемых моллюсков от прибрежного биоценоза;
- высокую проточность воды с целью затруднения возможного контакта мидий с попавшими в бассейн инвазионными личинками паразита.

Перечисленные предложения вошли в запатентованный нами совместно с В. К. Мачкевским «Способ диагностики проктѐкозиса и мер борьбы с ним» (Патент 82302 С2). Включение этого способа в практику культивирования мидий в качестве составного элемента биотехнологии, по нашим данным, позволит увеличить рентабельность марихозяйств на 30 %.

И, наконец, следует остановиться ещё на одном практическом аспекте поражения моллюсков партенитами трематоды *P. maculatus*. По мнению ряда исследователей (Bower, Figueras, 1989), употребление в пищу заражѐнных проктецесами мидий может представлять опасность для здоровья человека, поскольку в тканях таких моллюсков аккумулируются токсические метаболиты (масляная и другие короткоцепочечные жирные кислоты) в результате дегенерации нейтральных жирных кислот под действием секретируемых паразитом энзимов.

Тело удлинённое, субцилиндрическое (по: Cribb et al., 2014). Ротовая присоска терминальная, воронкообразная. Брюшная присоска намного меньше ротовой, располагается в средней трети тела. Префаринкс отсутствует, фаринкс от удлинённого до конического. Пищевод короткий. Кишечник длинный, в виде одного ствола, заканчивается у заднего конца тела; в середине задней части тела от кишечного ствола отходит отросток (или левая кишечная ветвь), заканчивающийся не доходя до конца основного кишечного ствола. Семенников два, располагаются симметрично непосредственно позади брюшной присоски. Сумка цирруса овальная. Семенной пузырёк двучастичный, простатическая часть трубчатая, широкая, с многочисленными железистыми клетками, ограничена безъядерными клеткоподобными телами. Семязвергательный канал короткий, открывается в крупный половой атриум на отчётливой папилле. Половая пора вентральная, антеро-синистральная к брюшной присоске. Яичник цельнокрайный, на значительном расстоянии позади семенников. Желточники в виде двух отдельных симметричных латеральных полей лежат непосредственно позади семенников и перекрывают яичник. Петли матки заполняют заднюю часть. Экскреторный пузырь Y-образный, его ветви достигают уровня фаринкса. Паразиты кишечника морских костистых рыб. Типовой вид – *Oceroma praecox* (Walker, 1971).

Oceroma praecox (Walker, 1971) Cribb, Miller, Bray et Cutmore, 2014
(рис. 54, 55)

Синоним: *Cercaria praecox* Walker, 1971

Х о з я и н: *Mytilus edulis planulatus* – мидия австралийская.

Л о к а л и з а ц и я: висцеральная масса, гонада.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: южная Австралия (побережье Нового Южного Уэльса, Сиднейский залив) (Pregenzer, 1983; Walker, 1971).

Историческая справка. Личиночные стадии *Oceroma praecox* были обнаружены у мидии австралийской (*Mytilus planulatus*), обитающей на южном побережье Австралии, и первоначально описаны под названием *Cercaria praecox* (Walker, 1971). В своей публикации

автор подчёркнул, что в Сиднейском заливе этих личинок у мидий находили и раньше, но не определяли их, о чём свидетельствуют препараты спороцист и церкарий в Паразитологическом музее Школы общественного здоровья и тропической медицины в Сиднее, подписанные как «Fork Tailed Cercaria, *Mytilus* sp., Sydney Harbour, 1932».

Описывая новый вид церкарий, автор предположил, что взрослые особи этой личинки могут оказаться новым родом в составе семейства феллодистомид.

Через 43 года это предположение подтвердили Т. Крибб с соавт. (Cribb et al., 2014), обосновав для *Cercaria praecox* новый род *Oceroma*.

Описание (по: Walker, 1971). Спороцисты ярко-оранжевого цвета, простые, мешкоподобные, сужающиеся к переднему концу, где расположена родильная пора. Длина самых крупных экземпляров после фиксации и окраски – 3 мм. Церкарии крупные, фуркоцеркозного типа, белого цвета, очень подвижные, вследствие чего форма их тела варьирует от удлинённой до шарообразной. Шипики на теле отсутствуют. Длина тела церкарий в вытянутом состоянии 1.9 – 2.1, сокращённом – 0.2 – 1.0 мм, ширина тела соответственно 0.19 – 0.2 и 0.4 – 0.7 мм. Ротовая присоска 0.24 – 0.41 x 0.25 – 0.60, брюшная 0.15 – 0.28 мм в диаметре, расположена в центре тела. Ротовое отверстие терминальное, префаринкс отсутствует, фаринкс крупный, 0.14 – 0.30 x 0.14 – 0.24 мм, пищевод проходит позади брюшной присоски, толстостенный кишечник заканчивается слепо, правая ветвь – у заднего конца тела, а левая – на полпути к нему. В районе ротовой присоски, позади фаринкса, в латеральных полях и в центре тела позади брюшной присоски располагаются группы железистых клеток.

Репродуктивная система хорошо развита. Семенники овальные, вентральные, латеральные, ниже уровня брюшной присоски, размером 0.09 – 0.18 x 0.50 – 0.13 (в скобках замечу: 0.50 – явная опечатка и, скорее всего, следует читать 0.05 – 0.13 – АГ.). Сумка цирруса 0.21 – 0.42 x 0.10 – 0.14 мм, содержит двучастичный семенной пузырь, невооружённый циррус и простатические клетки; располагается несколько влево и выше уровня брюшной присоски. Яичник цельнокрайный, от округлого до овального, 0.08 – 0.18 x 0.04 – 0.13 мм, лежит позади семенников и впереди развилки экскреторного пузыря.

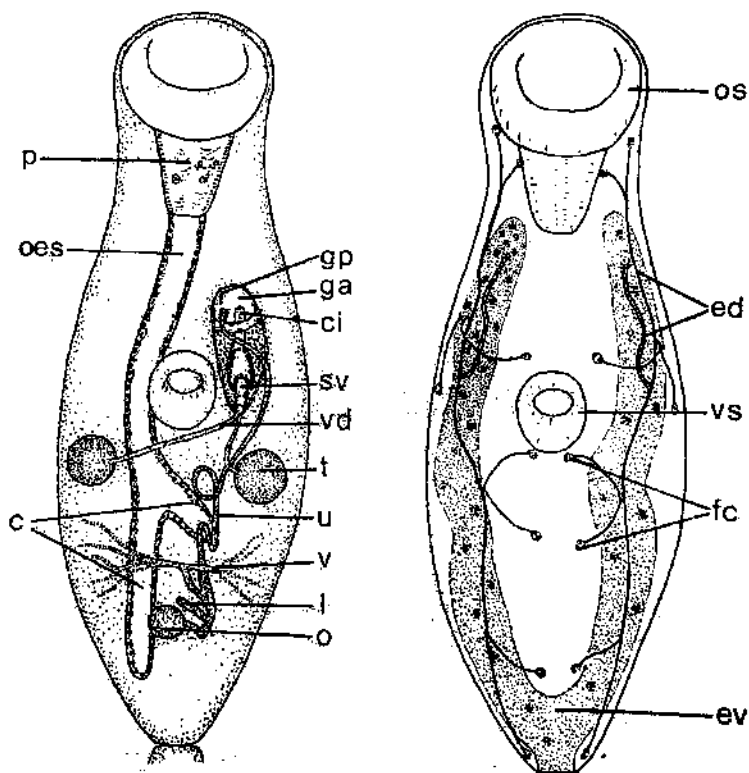
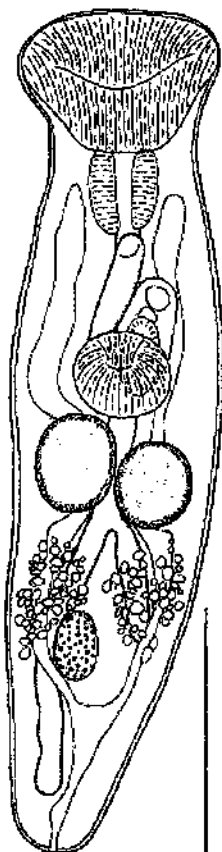


Рис. 54 Церкария *Oцерома praecox*: а – вентрально (экземпляр уплощён под покровным стеклом), б – детали экскреторной системы. Условные обозначения: с – кишечник; ci – циррус; ed – экскреторный проток; ev – экскреторный пузырь; fc – пламенная клетка; ga – половой атриум; gr – половое отверстие; l – Лауреров канал; o – яичник; oes – пищевод; os – ротовая присоска; p – фаринкс; sv – семенной пузырёк; t – семенник; u – матка; v – зачаток желточников; vd – семяизвергательный канал; vs – брюшная присоска (из: Walker, 1971, как *Cercaria praecox*)

Лауреров канал короткий, открывается на дорсальной поверхности на уровне яичника. Матка образует несколько петель в постгеститулярной зоне, открывается вентрально в половой атриум. Зачатки желточников в латеральных полях на уровне яичника.

Экскреторный пузырь тонкостенный, лирообразный, с длинными ветвями. Формула экскреторной системы $2 [(2 + 2) + (2 + 2)] =$



16. Мускулистый сфинктер экскреторного пузыря открывается в трубочку, которая тянется от него к фуркам, где разделяется; экскреторные поры открываются на верхушках фурок. Экскреторный пузырь и хвост некоторых более старых личинок заполнены рефракционными конкрециями. Длина хвоста до фурки у не уплощённых экземпляров 1.33 – 3.30, ширина 0.13 – 0.16, длина фурок 0.79 – 1.60 мм.

Рис. 55 Ювенильная особь *Oceroma praecox* (масштаб 200 μm) (из: Cribb et al., 2014)

Биология, экология, распространение.

Церкарии *O. praecox* характеризуются хорошо развитой репродуктивной системой, а у самых крупных особей в семенниках наблюдаются сперматиды (Walker, 1971). Фактически личинкам остаётся пройти только через стадии формирования скорлупы яиц, вителлогенеза и откладки яиц, чтобы достичь половой зрелости.

Весьма примечательны особенности поведения зрелых церкарий, подмеченные цитируемым автором. Оказалось, что попадавшие в воду в процессе вскрытия мидий личинки не плавали, а прикреплялись к субстрату, где лежали, сокращая и вытягивая тело, сворачивая хвост кольцом и распрямляя его. Учитывая крупные размеры и пассивный образ жизни церкарий *O. praecox*, вполне возможно, что они попадают к дополнительным или окончательным хозяевам, обычным обитателям мидиевых биоценозов, в процессе питания. И, наконец, заражение окончательного хозяина, а таковым в данном случае могут быть бентосоядные рыбы, может происходить и непосредственно при поедании ими мидий, содержащих зрелых церкарий. Этой точки зрения придерживаются и Т. Крибб с соавт. (Cribb et al., 2014), описавшие половозрелые стадии *O. praecox* из скорписов

(*Scorpiis lineolata*), выловленных на восточном побережье Австралии в заливе Моретон. По их мнению, жизненный цикл данной трематоды включает двух хозяев – моллюска и рыбу.

Личиночное поколение *O. praecox* довольно редко регистрируют у мидий. Д. Уолкер (Walker, 1971) сообщает, что за двухлетний период исследований паразит встретился всего четырежды на более чем тысячу вскрытых моллюсков. Низкую заражённость мидий этим паразитом на побережье Нового Южного Уэльса подтверждает в своём письме к автору статьи и Dr. M. J. Howell (Walker, 1971; стр. 88).

Патогенное влияние на мидий. О возможном патогенном влиянии паразита на организм поражённых моллюсков или об отсутствии такового в проанализированной статье (Walker, 1971) ничего не сообщается.

Под *Tergestia* Stossich, 1899

С характерными чертами семейства. Удлиненные черви, отличительной особенностью которых является наличие кольца мускулистых округло-конических выступов (долей, папилл) на ротовой присоске и крупных мускулистых складок (выступов) по краям передней части тела (рис. 56). Мышечная ткань ротовых папилл покрыта тегументом, а мускулатура подобно таковой ротовой присоски. У основания папиллы слиты и располагаются вплотную к ротовой присоске, но её продолжением не являются (Bray, Gibson, 1980). Тегумент невооружённый. Фаринкс очень крупный, удлинённый. Пищевод длинный. Бифуркация кишечника располагается ниже уровня брюшной присоски. Кишечные ветви заканчиваются слепо. Сумка цирруса двучастичная: в передней половине – простатическая часть и широкий циррус, в задней – прямой семенной пузырь. Имеется маточный семяприемник. Лауреров канал открывается впереди. Петли матки простираются от уровня брюшной присоски до заднего конца тела. Паразиты пищеварительного тракта морских костистых рыб. Жизненный цикл *Tergestia* включает только первого (моллюска) и окончательного хозяев; последние заражаются, заглатывая крупных церкарий, свободно плавающих в воде. Вместе с тем, вполне возможно включение в жизненный цикл тергестий транспортных хозяев, какими могут быть мелкие рыбы-планктофаги. Типовой вид – *Tergestia laticollis* (Rud., 1819) Stossich, 1899.

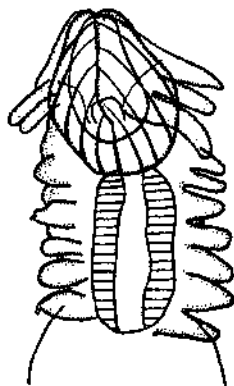


Рис. 56 Передний конец тела трематоды *Tergestia laticollis*; хорошо видны папиллы на ротовой присоске и латеральные складки на уровне фаринкса (из: Гаевская, 2012)

***Tergestia agnostomi* Manter, 1954 (рис. 57)**

Синонимы: *Cercaria* «*Echinostomum*» Haswell, 1903

Cercaria haswelli Dollfus, 1927

Х о з я е в а: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная, ?*M. galloprovincialis* – мидия средиземноморская, *M. edulis planulatus* (= *Mytilus edulis aoteanus*) – мидия голубая, или австралийская.

Ло к а л и з а ц и я: гонада, почки, гепатопанкреас, край мантии.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: Новая Зеландия (Angel, 1960; Hine, 1997; Jones, 1975; Webb, 2008).

Историческая справка. В 1903 г. появилась публикация У. Хасвелла (Haswell, 1902-03), в которой от новозеландской мидии «*Mytilus latus*»³ описывались спороцисты и церкарии, предположительно отнесённые автором к подроду *Echinostomum*. В одной из своих работ по морским церкариям Р. Дольфю (Dollfus, 1927) присвоил этой личинке название *Cercaria (Tergestia) haswelli* Dollfus, 1927.

Л. Ангел (Angel, 1960), исследовав оригинальный материал по *Cercaria haswelli*, приходит к выводу, что личинка принадлежит к роду *Tergestia* и напоминает *T. agnostomi*, отличаясь только длиной пищевода, коротким у церкарий и длинным у всех взрослых

³ По поводу таксономического статуса «*Mytilus latus*» см. сноску 2 на стр. 25. Скорее всего, в данном случае речь идёт о *Perna canaliculus*, широко распространённой в водах Новой Зеландии и являющейся в этом регионе одним из объектов культивирования, и, кстати, действительно заражённой церкариями *Tergestia*.

тергестий. При этом автор делает оговорку, что длина пищевода трематоды может увеличиваться в процессе её развития из личиночного состояния во взрослое.

Вновь *Cercaria haswelli* обнаружили у зеленогубой мидии *Perna canaliculus*, а также у мидии голубой, или австралийской, *Mytilus edulis aoteanus* в прибрежных водах Новой Зеландии в 1970-е годы (Jones, 1975). В результате лабораторных экспериментов автор цитируемой работы установил, что церкарии развиваются во взрослую трематоду *Tergestia agnostomi*, чьи зрелые особи выявлены им в этих же водах у кефали желтоглазой *Aldrichetta forsteri* (Jones, 1978).

В сводке по водным паразитам, имеющим практическое значение для Новой Зеландии, её авторы (Hine, Jones, 1994) приводят информацию о поражении зелёногубой мидии (*P. canaliculus*) трематодой *Tergestia haswelli* Dollfus, 1927, чья личинка, как они пишут, первоначально была описана под названием *Cercaria haswelli*. В следующей сводной работе по болезням новозеландских моллюсков П. Хайн (Hine, 1997) также упоминает о встречаемости в данном регионе трематод рода *Tergestia*, но уже у мидии средиземноморской (*Mytilus galloprovincialis*), делая при этом ссылку на выше упомянутую работу Б. Джонса (Jones, 1975).

И, наконец, ещё в одной сводке по патогенам и паразитам новозеландских *M. galloprovincialis* и *P. canaliculus* её автор (Webb, 2008) подчёркивает, что *Cercaria haswelli* является личиночной стадией *Tergestia agnostomi*.

Описание. Спороцисты очень подвижны, ярко-оранжевого цвета, длиной до 3 мм. Эмбрионы церкарий развиваются от массы специализированных клеток зародышевого эпителия, располагающейся в задней части тела спороцисты, с которой они соединяются тонкой мембраной (рис. 57). По достижении длины 0.025 мм или немногим более эмбрионы отделяются от зародышевой массы и развиваются в зрелых церкарий.

Полностью развитые церкарии достигают в длину около 4 мм (вместе с хвостом). Тегумент толщиной около 3 μ m. Ротовая присоска крупная, чашеобразная, с 13 мускулистыми долями («уплощёнными зубоподобными шипами – flattened tooth-like spines» в описании У. Хасвелла) вокруг переднего края. Глазки отсутствуют.

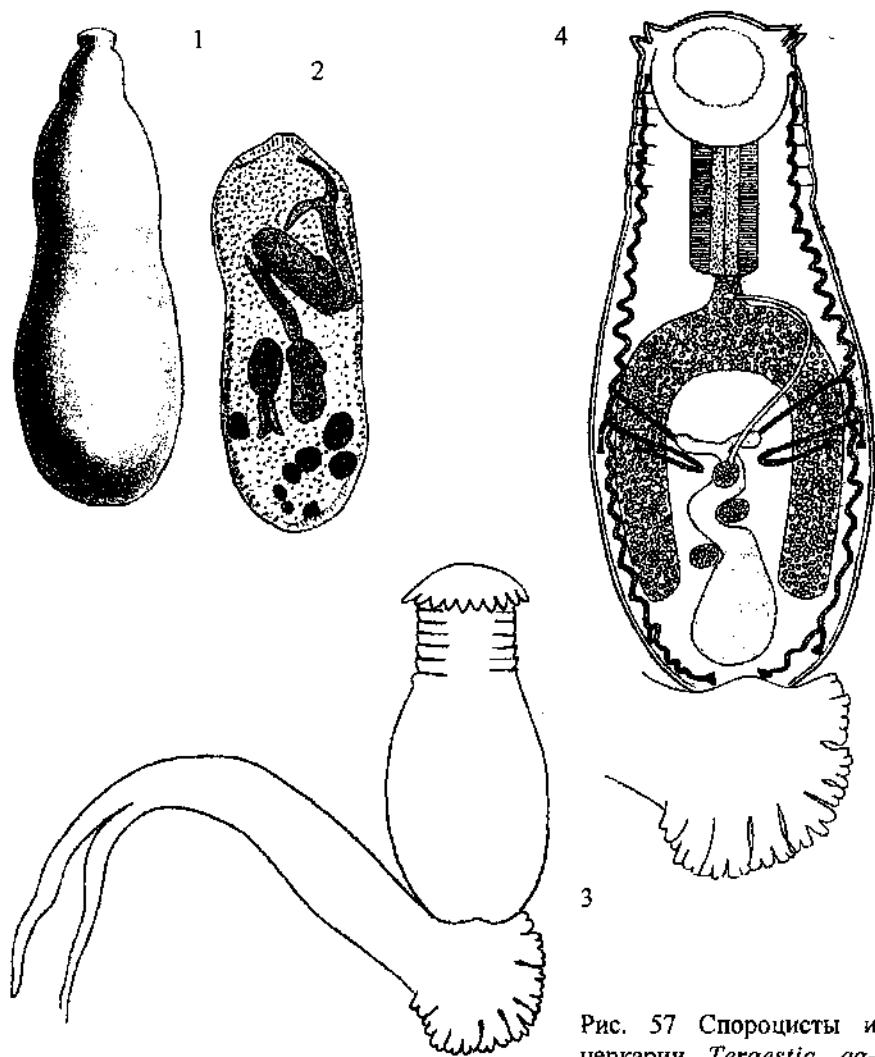


Рис. 57 Спороцисты и церкарии *Tergestia agnostomi*: 1 – спороциста из мидии; 2 – спороциста с зародышевыми шарами и развивающимися церкариями (фиксированный и окрашенный экземпляр, несколько сжат); 3 – церкария (хвост на этом рисунке не столь длинен, как это имеет место в действительности); 4 – тело церкарии с деталями строения экскреторной и пищеварительной систем (из: Haswell, 1902-03, как «*Echinostomum*»)

По сторонам тела ниже ротовой присоски имеется 6 пар складок, не заходящих на вентральную и дорсальную стороны. Брюшная присоска по своим размерам меньше ротовой, располагается впереди середины тела. Фаринкс крупный, цилиндрический, пищевод очень короткий, кишечник полностью закладывается до того, как церкарии достигают зрелости. Зачатки семенников в виде двух маленьких овальных тел между ветвями кишечника. Округлое тело, находящееся дорсально к передней части брюшной присоски, возможно, является зачатком семенного пузырька. Яичник в виде округлой массы клеток немного позади точки бифуркации кишечника, выше семенников. От него вперёд отходит узкий проток. Половое отверстие непосредственно впереди брюшной присоски. Вокруг яйцепотока округлая масса скорлуповой железы. Желточники ещё не различимы. Экскреторный пузырь широкий во второй половине и зауженный в передней; ветви пузыря проходят в переднюю часть тела, где заканчиваются небольшим расширением. Формула пламенных клеток $2[(2) + (2 + 2)] = 12$ (Haswell, 1902-03).

Хвост в виде полого цилиндра с тонкой стенкой, состоит из ствола и двух фурок; в полностью вытянутом состоянии его длина достигает 3-х длин тела, фурки примерно такой же длины, как ствол.

Биология, экология, распространение. Трематоду *T. agnostomi* (= *Cercaria haswelli*) в публикациях упоминают гораздо чаще в связи с её встречаемостью в водах Новой Зеландии у мидии зеленогубой (*Perna canaliculus*), нежели у мидии австралийской (Hickmann, 1978; Hine, Jones, 1994; Jeffs et al., 1999; Jones, 1975; Linzey, 1971). В определённой степени это объясняется повышенным интересом к *P. canaliculus*, активно выращиваемой в данном регионе, и потому имеющей высокую коммерческую ценность.

Неинцистированные метацеркарии *T. agnostomi* найдены у ктенофоры *Pleurobrachia pileus* (Boyle, 1966) и хетогнат (Shimazu, 1982).

Окончательный хозяин *T. agnostomi* в водах Новой Зеландии – кефаль желтоглазая *Aldrichetta forster* (см., напр., Jones, 1978).

Тело удлинённое, покрыто шипиками. Передний конец тела с почковидным воротником, вооружённым 1 или 2 рядами крупных шипов, прерывающихся вентрально. Головные шипы крупнее шипиков, покрывающих тегумент. Расположение, количество, форма и размеры шипов являются важным таксономическим признаком в систематике эхиностоматид. Присоски сближены. Бифуркация кишечника впереди брюшной присоски, кишечные ветви заканчиваются слепо у заднего конца тела. Семенники лежат тандемом, наискось или симметрично. Мускулистая сумка цирруса тянется дорсально к брюшной присоске до её заднего края. Внутренний семенной пузырь мешкообразный или трубчатый, простой или 2-частичный. Простатическая часть хорошо развита. Циррус обычно трубчатый, с шипиками или без них. Половое отверстие медианное или субмедианное, ниже бифуркации кишечника. Яичник лежит медианно или сбоку. Тельце Мелиса или хорошо заметное, или диффузное. Маточный семяприемник отчётливый. Матка длинная или же очень короткая, её петли располагаются между кишечными ветвями, яичником и брюшной присоской. Метратерм мускулистый, длинный. Яйца мало- или многочисленны. Желточные фолликулы в двух боковых полях, обычно в задней части тела. Экскреторный пузырь Y-образный, с терминальной порой. Паразиты пищеварительного тракта водных рептилий, птиц, млекопитающих. Типовой род – *Echinostoma* Rud., 1809.

В настоящее время семейство объединяет более 90 номинальных родов, однако таксономическое определение многих из них всё ещё сомнительно (Toledo et al., 2009).

¹ В некоторых публикациях можно встретить: Echinostomatidae Poche, 1926 (напр., Alicata, 1964; Lafuente et al., 1998). На сайте biosci.kuniv.edu/Echinostomatidae.html и в статье (Larval trematode diversity in Kuwait Bay) авторов (Abdul-Salam, Sreelatha, 1999), чьи материалы явно включены в названный сайт, написано: Echinostomatidae Looss, 1902. Отдельные исследователи автором данного семейства называют Rudolphi, 1809 (напр., Toledo et al., 1996) или же Dietz, 1909 (Смогоржевская, 1976; Wang, 1976).

Полагаю, что при указании автора семейства Echinostomatidae следует придерживаться следующих таксономических работ: Kostadinova, 2005a; Gibson, Cribb, 2013, - т.е. Echinostomatidae Looss, 1899.

Жизненный цикл эхиностоматид включает три категории хозяев – первого и второго промежуточных (беспозвоночные животные) и окончательного (позвоночные животные) (рис. 4). В роли вторых промежуточных хозяев, наряду с гастроподами, личинками амфибий и рыбами, часто выступают двустворчатые моллюски, в том числе мидии; в их организме личинки заключены в очень мелкие, от сферической до эллиптической формы цисты, чьи размеры у разных видов колеблются от 0.1 до 0.4 мм. По мнению ряда исследователей (Bower et al., 1994), метацеркарии не вызывают у мидий существенной патологии, хотя и оказывают давление на прилегающие ткани, уменьшают продукцию биссуса и даже провоцируют образование жемчуга.

Вместе с тем, обнаружение метацеркарий эхиностоматид у мидий представляют несомненный медицинский и ветеринарный интерес, поскольку эти гельминты во взрослом состоянии встречаются не только у морских околоводных птиц, но и у куриных, воробьиных, а также у млекопитающих и человека. Возможность паразитирования некоторых эхиностоматид у млекопитающих подтвердили в своих экспериментах многие исследователи (см., напр., Nan et al., 2009; Platt et al., 2010). Так, изучая жизненный цикл трематоды *Echinostoma caproni* Richard, 1964, экспериментаторы получили взрослых червей в крысах, белых мышах и цыплятах (Richard, Brygoo, 1978). В естественных условиях *E. caproni* паразитирует у пустельги мадагаскарской, – хищной птицы рода соколов. Более того, описаны случаи заражения людей взрослыми эхиностоматидами, такими как *Himasthla mülhensi* Vogel, 1933 (Vogel, 1933) или же *Echinostoma hortense* Asada, 1926 (последняя вызывает язвенные повреждения двенадцатиперстной кишки) (см., напр., Chai et al., 1994; Cho et al., 2003). При сильном заражении наличие у человека большого количества трематод может привести даже к летальному исходу из-за прободения кишечника или истощения и анемии.

В целом по всему миру у человека отмечено около 20 видов эхиностоматид из 8 родов (Toledo et al., 2009). Среди них наибольшую известность приобрела *Echinostoma revolutum* (Fröhlich, 1802), отмечаемая практически повсеместно от Океании на востоке до Американского континента на западе. К примеру, в Камбодже при обследовании в одной из провинций учащихся четырёх школ у 11.9 % из

них обнаружили яйца эхиностоматид, а при дегельминтизации детей были выявлены взрослые трематоды, определённые как *E. revolutum* (Sohn et al., 2011).

У мидий зарегистрированы эхиностоматидные метацеркарии родов *Echinostoma* и *Himasthla* Dietz, 1909.

Под *Echinostoma* Rud., 1809

Синоним: *Metechinostoma* Petrochenko et Khrustaleva, 1963

С характерными чертами семейства (Kostadinova, 2005a). Головной воротник с вентральной выемкой и короной одинаковых по размерам шипов, расположенных в два ряда. Тегумент вооружён шипиками только на вентральной стороне тела. Брюшная присоска располагается в передней четверти тела. Сумка цирруса относительно короткая. Матка формирует многочисленные поперечные петли. Типовой вид – *Echinostoma revolutum* (Frölich, 1802) Looss, 1899.

Echinostoma sudanense Odhner, 1911 (рис. 58, 59)

Х о з я и н: *Mytilus galloprovincialis* – мидия средиземноморская.

Л о к а л и з а ц и я: мускулатура ноги, мезосома, край мантии.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: Чёрное море (залив Донузлав) (Гаевская, Мордвинова, 1990, 1993; Гаевская и др., 1990б).

Историческая справка. *E. sudanense* – широко распространённый паразит голенастых и гусиных. У моллюсков метацеркарии этого вида впервые выявлены нами. Обследуя мидий в «озере» Донузлав (западное побережье Крымского п-ова), мы установили, что от 4 до 62 % моллюсков здесь были заражены метацеркариями эхиностоматид (Гаевская, Мордвинова, 1990; Гаевская и др., 1990б). Попытка заразить этими метацеркариями мышей (15 экз.) потерпела неудачу. Более успешным был эксперимент с цыплятами. В одном из 15 цыплят, каждому из которых скормили от 45 до 75 личинок (в основном 65), была обнаружена молодая марита, по своим морфологическим признакам и количеству шипов на головном воротнике отнесённая к *Echinostoma sudanense*.

Описание. Цисты слегка овальной формы, с двухслойной оболочкой, диаметром 0.18 – 0.21 мм. Извлечённые из цист метацер-

карии имеют в длину 0.368 – 0.512 мм. Тело покрыто шипиками. Почковидный головной воротник вооружён на спинной стороне непрерывным рядом нежных и острых шипов в количестве 31. На угловых лопастях по 4 шипа.

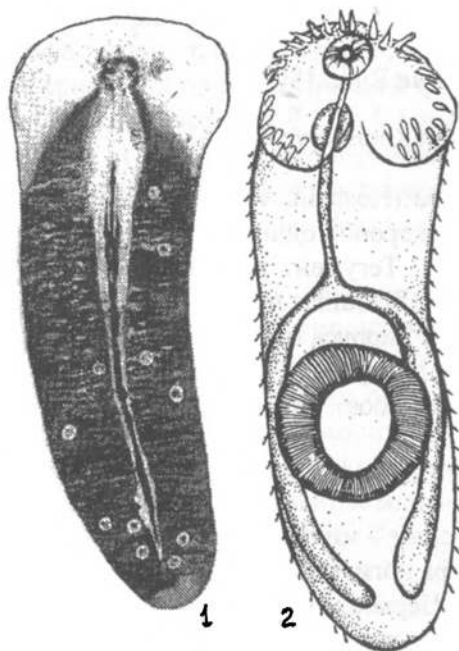


Рис. 58 Метацеркария *Echinostoma sudanense*: 1 – цисты с метацеркариями в ноге мидии; 2 – метацеркария, извлечённая из цисты (из: Гаевская и др., 1990б)



Рис. 59 Головной воротник *Echinostoma sudanense* (из: Смогоржевская, 1976)

Биология, экология, распространение. Метацеркарии *E. sudanense* найдены только у черноморских мидий и только в «озере» (заливе) Донузлав как в естественных поселениях, так и на коллекторах. Заражение мидий начинается при достижении ими длины раковины в 31 мм. Сезонных колебаний в показателях заражённости моллюсков не обнаружено; в целом средняя заражённость мидий эхиностомами колебалась в пробе от 4 до 62 %, интенсивность инвазии составляла 1 – 97 экз. (Гаевская, Мордвинова, 1990, 1993; Гаевская и др., 1990б). Коллекторные мидии, исследованные в этом же водоёме, были практически свободны от эхиностом: из 392 моллюсков мета-

церкарии встретились только у 2 %, причём только на одном коллекторе, а интенсивность их инвазии колебалась от 1 до 78 экз.

Взрослые формы *E. sudanense* обнаружены в Крыму и на Нижнем Днепре у цапель серой, рыжей, жёлтой, кваквы, гоголя (Смогоржевская, 1976), на черноморском побережье Болгарии в солоноватоводном озере Дуранкулак – у цапли жёлтой (Chipev, Kostadinova, 1995), на Северном Кавказе – у цапель серой, малой белой, рыжей, выпи, выпи малой и каравайки (Алиев, 2006), в Малом Гызылагачском заливе Каспийского моря – у цапли большой белой, выпи большой, кваквы и свиязи (Махмудова, 2012), в дельте Волги – у цапли серой и баклана большого (Иванов и др., 2008) и т.д.

Вид распространён в Европе, Азии, Африке.

Учитывая потенциальную опасность трематод рода *Echinostoma* для человека, обнаружение метацеркарий эхиностом у черноморских мидий имеет несомненное практическое значение.

Патогенное влияние на мидий. Личинки эхиностомы патогенны для мидий в момент внедрения в ткани хозяина, поскольку выделяют ферменты, нарушающие целостность его покровов.

Под *Himasthla* Dietz, 1909

С характерными чертами семейства (Kostadinova, 2005a). Трематоды от средних до крупных размеров, с узким, удлинённым телом. Tegument передней части тела покрыт широкими, чешуеподобными шипиками. По направлению к заднему концу тела шипики становятся мельче. Почковидный головной воротник с одним рядом шипов в количестве 29, 31 или 34 – 40. Угловые вентральные шипы не крупные. Ротовая присоска и фаринкс маленькие. Брюшная присоска расположена близко к переднему концу тела в его первой трети. Желточники хорошо развиты. Типовой вид – *Himasthla rhigedana* Dietz, 1909.

Трематоды рода *Himasthla* характеризуются триксенным жизненным циклом (рис. 4). В половозрелом состоянии это – паразиты морских и околотовных птиц. Созревание яиц происходит во внешней среде. Активно плавающие мирацидии проникают в первого промежуточного хозяина – литоральных и сублиторальных брюхоногих моллюсков, прежде всего, из семейств Hydrobiidae, Nassari-

idae, Littorinidae, в организме которых затем развивается несколько поколений редий. Вышедшие в воду церкарии проникают во второго промежуточного, или дополнительного, хозяина – морских беспозвоночных животных, в том числе и мидий. Заражение мидий церкариями *Himasthla* происходит пассивно: те затягиваются током воды через вводный сифон в мантийную полость моллюска (Прокофьев, Галактионов, 2009). Кстати, именно таким образом исследователи заражают мидий церкариями гимастр (Ишкулов, Куклин, 1998). В жизненном цикле некоторых *Himasthla*, например, *H. rhigedana* или же *H. quissetensis* (Miller et Northup, 1926), второй промежуточный хозяин может отсутствовать, а церкарии способны инцистироваться во внешней среде на любом плотном субстрате (Adams, Martin, 1963; Stunkard, 1938).

Род *Himasthla* объединяет 25 видов (Diaz, Cremona, 2004). У мидий Мирового океана зарегистрированы метцеркарии 8 видов. У некоторых форм точное систематическое положение не установлено по разным причинам (Trébault et al., 2001). Многие исследователи подчёркивают трудности в определении церкарий и метцеркарий *Himasthla* и предлагают использовать в качестве основных отличительных признаков размеры их тела и формулу пламенных клеток (Jensen et al., 1999; Loos-Frank, 1967).

Himasthla continua Loos-Frank, 1967 (рис. 60)

Х о з я и н: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная (в природе и в эксперименте).

Л о к а л и з а ц и я: пищеварительная железа.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: Балтийское море, Бельт, юго-восточная часть Северного моря (побережье Германии), атлантическое побережье Франции (de Montaudouin et al., 2000; Krakau, 2004; Loos-Frank, 1967; Thielges et al., 2006).

Историческая справка. Половозрелые формы *H. continua* впервые описаны от чаек североморского побережья Германии (Loos-Frank, 1967). В качестве первого промежуточного хозяина паразита тогда же был установлен моллюск *Hydrobia ulvae*, а дополнительного – двустворчатые моллюски трёх видов: *Mytilus edulis*, *Macoma balthica* и *Cerastoderma edule*. В цитируемой работе Б. Лоос-

Франк (Loos-Frank, 1967) детально описала жизненный цикл трематоды, изученный ею в ходе экспериментальных исследований: автору удалось проследить весь путь развития паразита от мирацидия до взрослых половозрелых форм. В частности, Б. Лоос-Франк показала, что церкарий *H. continua* легко отличить от церкарий близкого вида *H. interrupta* (см. ниже) по формуле пламенных клеток: $2 [(15 + 3) + (6 + 3 + 6)] = 66$ (Loos-Frank, 1967).

Описание. Диаметр цист $0.185 - 0.225$ мм (Lassale et al., 2007). Длина тела метацеркарии 0.195 мм; такие данные приводят Т. Йенсен с соавт. (Jensen et al., 1999) со ссылкой на персональное сообщение А. М. Wegeberg'a. Головной воротник личинки с 29 шипами. Брюшная присоска крупнее ротовой. Боковые ветви экскреторной системы заполнены многочисленными мелкими гранулами.



Рис. 60 Метацеркария *Himasthla continua* (из: Loos-Frank, 1967)

Биология, экология, распространение. У североморских берегов Германии мидии поражены *H. continua* в среднем на 2.2 ± 2.4 % при средней же интенсивности инвазии 2.5 ± 0 экз. (Thieltges et al., 2006), в акватории о. Зюльт (Северо-Фризские о-ва в Северном море) – на 16.7 % (Krakau, 2004).

Метацеркарии *H. continua* найдены в Северном море – у *Cerastoderma edule*, *C. glaucum*, *Macoma balthica*, *Ensis americanus* (Hansson, 1998; Lauckner, 1971; Loos-Frank, 1967; Thieltges et al., 2006; Wegeberg et al., 1999), у атлантических берегов Франции и в водах Португалии – у *C. edule* (de Moutaudouin et al., 2005; Fleury et al., 1999; Freitas et al., 2014; Jensen et al., 1999; Lassale et al., 2007). Примечательно, что у берегов Германии заражённость церастодерм – *C. edule* (72.3 ± 34.70 % и 15.8 ± 25.1 экз.) и *C. glaucum* (50 ± 70 %; 15.3 ± 0 экз.) – намного выше, чем обитающих в этих же водах мидий (Thieltges et al., 2006). Скорее всего, именно церастодермы являются

облигатными дополнительными хозяевами в жизненном цикле *H. continua*, тогда как мидиям принадлежит второстепенная роль.

Первый промежуточный хозяин *H. continua* – гидробиевые моллюски, прежде всего, *Peringia ulvae* (= *Hydrobia ulvae*) (Deblock, 1980; Galaktionov et al., 2002 – 2003; Jensen et al., 1999; Josten, 2004; Loos-Frank, 1967). Вышедшие в воду церкарии живут около 2 дней при температуре 18 – 20°C, но их инвазионность сохраняется только первые 12 ч (Loos-Frank, 1967). По другим данным, церкарии остаются инвазионными в течение 24 ч при комнатной температуре 22 – 24°C (Jensen et al., 1999).

Окончательные хозяева трематоды – чайки серебристая, сизая, озёрная, морская (Loos-Frank, 1967).

***Himasthla elongata* (Mehlis, 1831) (рис. 61, 62)**

Синоним: *Distoma elongata* Mehlis, 1831

Cercaria proxima Lespès, 1857

Echinostomum secundum Nicoll, 1906

Himasthla secunda (Nicoll, 1906) Dietz, 1909

Х о з я е в а: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная (в природе и в эксперименте), *M. galloprovincialis* – мидия средиземноморская.

Л о к а л и з а ц и я: ткань ноги, сократимые участки мантии, жабры.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: Кандалакшский залив Белого моря, Каттегат, Богуслан, североморское побережье Германии и Англии, южное побережье Ирландия, атлантическое побережье Франции, Средиземное море (Ишкулов, 2001; Левакин, Исакова, 2008; Николаев, 2002, 2008, 2012; Николаев, Галактионов, 2012; Николаев, Зайцева, 2006; Прокофьев, 2013; de Montaudouin et al., 2000; Galaktionov N. et al., 2013; Gorbushin, Levakin, 2005; Iakovleva, Gorbushin, 2005; Krakau, 2004; Lauckner, 1984b; Lebour, 1907b, 1908, 1911 (1912); Levakin et al., 2013; Loos-Frank, 1967; Morgan, 2013; Nicoll, 1906a; Nikolaev, Galaktionov, 2011; Nikolaev et al., 2006; Palombi, 1925; Thieltges et al., 2006; Werding, 1969).

Историческая справка. У. Николл (Nicoll, 1906a) нашёл у *Mytilus edulis*, *Cardium edule* и *Macra stultorum* цисты с эхиностоматидными метацеркариями, морфологически настолько похожими на

взрослых трематод, найденных им же в чайках серебристой и озёрной, а также у кулика-сороки, что он посчитал их идентичными (Nicoll, 1906b). При этом в птицах встречались не только взрослые черви, но и очень молодые формы, что позволило проследить морфологию трематод на начальных этапах развития в окончательном хозяине. Новый вид был назван *Echinostomum secundum* Nicoll, 1906. М. Лебур (Lebour, 1908), обнаружив церкарий этого вида в литоринах, экспериментально заразила ими моллюсков и получила метацеркарий, которых отнесла к *E. secundum*. Подобных метацеркарий она находила в мидии, сердцевидке и других двустворках, обитающих на том же участке, что и заражённые литорины. Под этим же названием описаны эхиностоматидные метацеркарии (как церкарии) из мидии средиземноморской (Palombi, 1925).

Одни авторы относят *Echinostomum secundum* к синонимам *Himasthla elongata*, другие – к *H. leptosoma* (Creplin, 1829), тогда как в отдельных публикациях и сводках *Himasthla elongata*, *H. leptosoma* и *H. secunda* упоминаются как валидные виды (см., напр., Смогоржевская, 1976, стр. 36 – 37; Dietz, 1909, 1910; Gibson, 2014²; Nasir, Diaz, 1972; и др.). Что касается первых двух видов, то подобная точка зрения вполне оправдана, если учесть, что каждый из них на всех стадиях жизненного цикла тяготеет к определённому кругу хозяев. Так, *H. leptosoma* более характерна для куликов, у чаек же встречается значительно реже. Например, в северо-западном Причерноморье эта трематода была обнаружена у 30 % чернозобика (по 40 – 64 экз.), 10.4 % травника (1 – 23 экз.), 8.3 % кроншнепа большого (3515 экз.) и только у одной из 66 вскрытых особей крачки малой (1 экз.) (Смогоржевская, 1976). Не менее примечателен и тот факт, что в жизненном цикле *H. leptosoma* первый промежуточный хозяин – гастропода *Heleobia stagnorum* (= *Hydrobia stagnalis*, = *Paludetrina stagnalis*), а у *H. elongata* – представитель другого семейства гастропод – *Littorina littorea* (Lauckner, 1983; Lebour, 1911). Церкарии названных видов отличаются размерами тела и внутренних органов (табл. 8), а также некоторыми деталями вооружения тегумента, соотношения размеров

² Gibson D. (2014). *Himasthla* Dietz, 1909. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=108484>).

шипов в головном воротнике. И, наконец, церкарии *H. elongata* локализуются в мидии, формируя в её ноге цисты размером 0.21 – 0.25 мм, а *H. leptosoma* – в абре *Abra nitida* (= *Scrobicularia tenuis*), образуя цисты диаметром 0.12 мм, с тонкой прозрачной двухслойной стенкой (Lebour, 1911).

Табл. 8 Мерные признаки церкарий «*Echinostomum leptosomum*» и «*Echinostomum secundum*», в мм (по: Lebour, 1911)

Признаки	<i>E. leptosomum</i>	<i>E. secundum</i>
Длина тела (без хвоста)	0.4 – 0.5	0.7
Ротовая присоска	0.030	0.065
Брюшная присоска	0.046	0.095
Фаринкс	0.026	0.05 x 0.03
Вооружение тегумента	Шипики доходят почти до заднего конца тела	Шипики покрывают первые 2/3 тела

Описание. Диаметр цист 210 – 270 μm (Lassale et al., 2007; Werdning, 1969). Длина тела метацеркарии 0.248 мм: эту цифру приводят авторы статьи (Jensen et al., 1999) со ссылкой на персональное сообщение А. М. Wegeberg'а. Головной воротник с 29 шипами; угловые шипы меньших размеров. Брюшная присоска, расположенная в средней части тела, крупнее ротовой. Имеются короткий префаринкс, фаринкс, очень длинный пищевод, бифурцирующий близ уровня переднего края брюшной присоски.



Рис. 61 *Himasthla elongata*, метацеркария в цисте (из: Werdning, 1969)

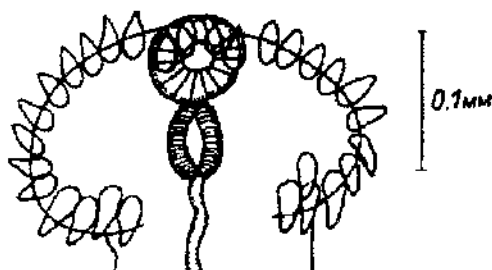


Рис. 62 *Himasthla elongata*, вооружение головного воротничка (из: Ишчулов, 2001)

Кишечные ветви заканчиваются слепо у заднего конца тела. Метацеркарии по своей морфологии очень похожи на церкарий.

Биология, экология, распространение. Заражённость мидий в Белом море метацеркариями *H. elongata* варьирует от 8 до 100 % (Gorbushin, Levakin, 2005). В частности, в Кандалакшском заливе Белого моря они зарегистрированы в среднем у 87.3 ± 2.3 % моллюсков (Николаев, 2012), причём самые мелкие мидии инвазированы на 53.2 ± 5.6 %, а самые крупные – на 90 – 100 % (Nikolaev et al., 2006). Средняя интенсивность инвазии составляет 7.5 ± 0.6 экз. и также зависит от размера хозяина. Однако у наиболее крупных мидий (61 – 69 мм) индекс обилия составляет соответственно 0.1 ± 0.06 и 3.4 ± 0.8 экз. на особь (Николаев, Зайцева, 2006), что, скорее всего, обусловлено селективной элиминацией наиболее заражённых особей (Николаев, 2012).

При этом интенсивность инвазии мидий, обитающих в средней части пояса фукоидов, почти в 2 раза выше, чем у моллюсков, собранных на нулевой глубине, что связано с перераспределением инвазионного начала, т.е. церкарий, под воздействием приливных течений и волновой активности (Николаев, 2002, 2012). Однако экстенсивность инвазии мидий на обоих горизонтах примерно одинакова: соответственно 89.1 ± 1.7 и 85.4 ± 1.9 %.

У североморских берегов Германии метацеркарии *H. elongata* поражают в среднем 27.4 ± 18.7 % мидий при средней же интенсивности инвазии 2.1 ± 0.6 экз. (Thieltges et al., 2006), в акватории о. Зюльт (Северо-Фризские о-ва в Северном море) – 14.8 % (Krakau, 2004).

М. Лебур (Lebour, 1911) когда-то писала, что почти каждая обследованная ею в заливе Бадл (североморское побережье Англии) мидия содержала метацеркарий *H. elongata*, тогда как церастодерма съедобная в этом же заливе была поражена на 10 %.

У южных берегов Ирландии на двух станциях метацеркарии обнаружены соответственно у 0.9 ± 2.42 и 9.5 ± 11.17 % мидий при средней интенсивности инвазии 0.13 ± 0.35 и 2.3 ± 2.38 экз. (Morgan, 2013).

Сезонные колебания в экстенсивности инвазии мидий метацеркариями не выражены, круглогодично она составляла 75 – 80 %,

но индекс обилия с середины июня по конец октября имел тенденцию роста (Галактионов и др., 2010; Николаев, 2008), а самая высокая заражённость мидий наблюдалась с июля по сентябрь (Nikolaev, Galaktionov, 2011). Зимой часть заражённых особей погибала, и поэтому к июню индекс обилия вновь снижался.

Продолжительность жизни метацеркарий в моллюсках достигает 3.5 лет, что приводит к накоплению большого числа паразитов в их организме (Николаев, Галактионов, 2012).

Помимо мидий, в Средиземном море у берегов Туниса и на юге Сардинии метацеркарии *H. elongata* найдены у *Cerastoderma glaucum* (Culurgioni et al., 1013; Derbali et al., 2009)³, в Северном море – у *C. edule*, *C. glaucum*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Ensis americanus* (Lauckner, 1971, 1984b; Loos-Frank, 1967; Thieltges et al., 2006; Wegeberg et al., 1999), а также у первого промежуточного хозяина трематоды – гастроподы *Littorina littorea* (Werding, 1969), у атлантических берегов Франции и в водах Португалии – у *C. edule* (de Montaudouin et al., 2005; Fleury et al., 1999; Freitas et al., 2014; Lassale et al., 2007) и *Ruditapes philippinarum* (Lassale et al., 2007). У берегов Германии заражённость *C. edule* (85.7 ± 21.4 %; по 20.5 ± 24.7 экз.) и *E. americanus* (50 ± 70.7 %; 4 ± 0 экз.) намного выше, чем мидий в этих же водах (Thieltges et al., 2006). По аналогии с *H. continua* можно предположить, что церастодерма и энсис являются облигатными дополнительными хозяевами в жизненном цикле *H. elongata*, тогда как мидиям принадлежит второстепенная роль.

Первый промежуточный хозяин *H. elongata* – гастроподы рода *Littorina*: *L. littorea*, *L. obtusata*, *L. saxatilis* (Ишкулов, 2001; Левакин, Исакова, 2008; Николаев, Галактионов, 2012; Николаев, Зайцева, 2006; Прокофьев, 2006; Прокофьев и др., 2001; Blakeslee et al., 2011; de Montaudouin et al., 2005; Galaktionov N. et al., 2013; Gorbushin, Levakin, 2005; Lauckner, 1984a, 1984b; Loos-Frank, 1967; Nikolaev, Galaktionov, 2011; Werding, 1969; и др.)⁴. Полный цикл развития трематоды изучен в эксперименте (Ишкулов, 2001; Werding, 1969).

³ По данным цитируемых авторов, метацеркарии данного вида относятся к числу наиболее распространённых паразитов сердцевидки в заливе Сфакс.

⁴ Церкарии *H. elongata* впервые описаны под названием *Cercaria proxima* Lespès, 1857.

Из одного моллюска *L. littorea*, заражённого редиями *H. elongata*, за сутки во внешнюю среду выходит в среднем 642 ± 22 (438 – 1002) церкарии (Nikolaev et al., 2006). Первые 3 – 4 ч после выхода из моллюска церкарии активно плавают, но через 8 – 12 ч подавляющее большинство личинок опускаются ко дну и ползают по субстрату, переходя к плаванию лишь на короткое время (10 – 30 с) (Прокофьев и др., 2001). Выживаемость церкарий во внешней среде составляет 56 ± 7 ч. Известно также, что церкарии *H. elongata* способны в больших количествах инцистироваться в первом промежуточном хозяине и на открытом субстрате (Werding, 1969).

Церкарии попадают в мидий при фильтрации теми воды. После того, как личинка благополучно преодолела эпителиальный барьер хозяина, она столь же успешно должна преодолеть его защитную систему, направленную на изоляцию инородного тела, каковым в данном случае является паразит. Основную роль в этом процессе играет циста, формируемая церкарией. Процесс инцистирования личинок и роль гемолимфы мидий в нём подробно изучены *in vitro* на примере беломорских моллюсков в ходе 24-часового эксперимента (Gorbushin, Levakin, 2005). Замечено, что реакция церкарий на метаболиты и гемолимфу мидий проявляется слабее, чем на таковые *Mya arenaria* (Прокофьев, 2013).

Доля успешно инцистировавшихся в беломорских мидиях личинок в тёплый сезон достигает 25 % (Nikolaev, Galaknionov, 2011). Большинство моллюсков умеренно восприимчивы к заражению, но небольшая часть (менее 10 %) проявляет или очень высокую, или очень низкую восприимчивость (Levakin et al., 2013), при этом размеры моллюска не влияют на успех инцистирования церкарий (Левакин, Исакова, 2008).

Окончательные хозяева *H. elongata* – чайки, в том числе сизая, серебристая, черноголовая, обыкновенная, средиземноморская, хохотунья (её также называют каспийской чайкой, желтоногим мартыном), морская, озёрная, морской голубок, а также крачка речная, краквя, веретенник большой, кулик-сорока (Ишкулов, 2001; Смогоржевская, 1976; Álvarez et al., 2006; Loos-Frank, 1967; Nicoll, 1906; Sanmartín et al., 2005; Werding, 1969). При этом трематода чаще встречается у крупных чаек (Loos-Frank, 1967). Л. А. Смогоржевская

(1976) отмечает у водоплавающих и болотных птиц Украины 4 вида *Himasthla*, в том числе *H. elongata*, *H. leptosoma* и *H. secunda*.

H. elongata распространена в Европе, Азии и Северной Америке.

Патогенное влияние на мидий. Высокая заражённость мидий метацеркариями *H. elongata* негативно влияет на продукцию ими биссуса, продолжительность их жизни и устойчивость к неблагоприятным факторам среды, прежде всего, колебаниям температуры (Lauckner, 1984b). На примере сердцевидок в частности показано, что при неблагоприятных условиях среды, например, при гипоксии, выживаемость моллюсков, заражённых *H. elongata*, существенно понижается в сравнении с незаражёнными особями (Wegeberg, Jensen, 1999).

Himasthla interrupta Loos-Frank, 1967 (рис. 63)

Х о з я и н: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная (в природе и в эксперименте).

Л о к а л и з а ц и я: пищеварительная железа.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: Балтийское море, Бельт, юго-восточная часть Северного моря (побережье Германии), Кельтское море (Ирландия), атлантическое побережье Франции (de Montaudouin et al., 2000; Krakau, 2004; Loos-Frank, 1967; Morgan, 2013; Thieltges et al., 2006).

Историческая справка. Вид впервые описан от чаек серебристой и морской, обследованных в 1965 г. на североморском побережье Германии (Loos-Frank, 1967). Основное отличие нового вида от других представителей рода *Himasthla* состоит в особенностях расположения желточных фолликулов, которые прерываются на уровне яичника, а их верхняя граница начинается значительно ниже уровня заднего края семенного пузырька. Тогда же взрослые формы трематод были получены при экспериментальном заражении птиц, причём эти отличительные особенности расположения желточников выявлены и у экспериментально выращенных трематод.

Церкарии нового вида отличаются от церкарий близкого вида *H. continua* формулой пламенных клеток экскреторной системы: $2 [(27 + 3) + (9 + 2 \times 3) + (2 \times 3) + (4 \times 3)] = 126$.

Описание. Диаметр цист 80 – 140 μm (Lassale et al., 2007). Длина тела метацеркарии 0.164 мм: такие данные приводят авторы статьи (Jensen et al., 1999) со ссылкой на персональное сообщение А. М. Wegeberg'a. Метацеркарии, как и взрослые особи, характеризуются наличием на головном воротничке 29 шипов.



Рис. 63 Метацеркария *Himasthla interrupta* (из: Loos-Frank, 1967)

Биология, экология, распространение. Метацеркарии *H. interrupta* довольно редко встречаются у мидий. У североморских берегов Германии они отмечены в среднем у 0.3 ± 0.8 % мидий при средней интенсивности инвазии 2 ± 0 экз. (Thieltges et al., 2006), в акватории о. Зюльт (Северо-Фризские о-ва в Северном море) – у 2.8 % (Krakau, 2004), на двух станциях у южных берегов Ирландии – соответственно у 5.6 ± 4.75 и 26.5 ± 17.16 % мидий при средней интенсивности инвазии 1.2 ± 1.12 и 2.6 ± 1.25 (Morgan, 2013).

Помимо мидий, в Северном море *H. interrupta* найдена у двусторчатых моллюсков *Cerastoderma edule*, *C. glaucum*, *Macoma balthica*, *Ensis americanus* (Hansson, 1998; Lauckner, 1971; Loos-Frank, 1967; Thieltges et al., 2006; Wegeberg, Jensen, 2003; Wegeberg et al., 1999), у южных берегов Ирландии, атлантического побережья Франции, в водах Португалии и на севере атлантического побережья Марокко в полужакрытой прибрежной лагуне Мерья Зегра – у *C. edule* (de Moutaudouin et al., 2005; Fleury et al., 1999; Freitas et al., 2014; Gam et al., 2008; Jensen et al., 1999; Lassale et al., 2007; Morgan, 2013) и *Ruditapes philippinarum* (Lassale et al., 2007).

Примечательно, что у берегов Германии заражённость *C. edule* (84.2 ± 38.8 % и 43.7 ± 20.8 экз.) и *C. glaucum* (70 ± 42.2 % и 18.4 ± 25.2 экз.), у которых метацеркарии локализуются в основном в норе и мантии, намного выше, чем исследованных здесь же мидий (Thieltges et al., 2006). Судя по этим показателям, кардииды являются облигатным дополнительным хозяином в жизненном цикле *H. interrupta*,

впрочем, как и ряда других представителей данного рода. Подтверждают сказанное и результаты экспериментального заражения церастодермы съедобной (*C. edule*) церкариями *H. interrupta*: метацеркарии были обнаружены у 99 % подопытных моллюсков (Wegeberg, Jensen, 2003). При этом у каждого моллюска в среднем насчитывалось 12 личинок, а 90 % цист локализовалось в ноге.

Первый промежуточный хозяин *H. interrupta* – моллюски семейства гидробиевых (Josten, 2004; Loos-Frank, 1967; Wegeberg, Jensen, 2003; Wegeberg et al., 1999). Изучив в эксперименте жизненный цикл этого вида от мирацидия до взрослых половозрелых форм, Б. Лоос-Франк (Loos-Frank, 1967) приводит следующую формулу экскреторной системы церкарий: $2 (15 + 3) + (6 + 3 + 6) = 66$. Вышедшие в воду церкарии живут около 2 дн. при температуре 18 – 20°C, но сохраняют инвазионность только первые 12 ч (Loos-Frank, 1967).

Окончательный хозяин – чайки морская, серебристая, клуша.

Патогенное влияние на мидий. О патогенном влиянии *H. interrupta* на организм мидий ничего не известно. Однако у сердцевидки метацеркарии могут приводить к потере веса и ухудшению кондиционных характеристик, хотя при умеренном количестве паразитов и нормальных условиях среды *H. interrupta*, по утверждению цитируемых авторов, для моллюска не опасна (Wegeberg, Jensen, 2003).

***Himasthla larina* Ishkulov et Kuklin, 1998 (рис. 64)**

Х о з я и н: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная (в природе и в эксперименте).

Л о к а л и з а ц и я: пищеварительная железа.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: Баренцево море (побережье Кольского п-ова, Восточный Мурман) (Ишкулов, 2005; Ишкулов, Куклин, 1998).

Историческая справка. Изучая фауну трематод морских птиц Восточного Мурмана, исследователи столкнулись с высокой заражённостью чайки серебристой трематодами рода *Himasthla* (Ишкулов, Куклин, 1998). Одновременно они выявили у гастроподы *Littorina saxatilis* партенит и церкарий неизвестного вида гимастлин. Заразив церкариями из литорин мидий, заведомо свободных от эхиностоматид, и вскрыв их через неделю, названные авторы обнаружи-

ли в них метацеркарий, количество которых в одном моллюске достигало 20 экз. Заражённых моллюсков скормили птенцам чайки, в которых на 13-й день были обнаружены половозрелые черви, идентичные найденным у птиц в природе. Эти черви и были описаны в качестве нового для науки вида – *Himasthla larina*.

Описание. Описание метацеркарий в цитируемой статье отсутствует. Приведённый рисунок вооружения головного воротничка, состоящего из 29 шипов, относится к взрослой особи (рис. 64). Среди трематод могут встретиться экземпляры с аномальным количеством головных шипов – 30 и 32 (Ишкулов, Куклин, 1998).

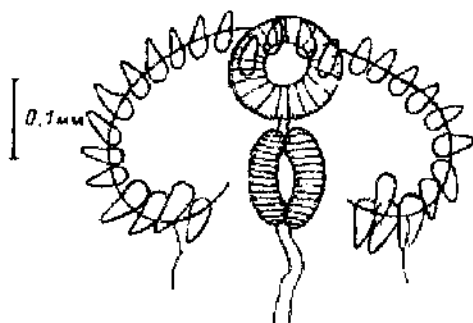


Рис. 64 Вооружение головного воротничка у *Himasthla larina* (из: Ишкулов, Куклин, 1998)

Биология, экология, распространение. Информация по биологии *H. larina* довольно скудна. Известно только, что метацеркарии данного вида живут в ми-
диях

несколько лет, сохраняя в течение этого периода инвазионность для окончательных хозяев (Ишкулов, 2005).

Первый промежуточный хозяин *H. larina* – гастроподы рода *Littorina* – *L. obtusata* и *L. saxatilis* (Ишкулов, 2005; Ишкулов, Куклин, 1998). Эмиссия церкарий не имеет ярко выраженных пиков, а происходит в течение суток постоянно.

Окончательный хозяин *H. larina* – чайки, в том числе серебристая, морская, бургомистр (Куклин, 2008, 2010). На Баренцевом море более всего заражена чайка серебристая – 33.8 %, при индексе обилия паразита 185.0 (Куклин, 2008).

Himasthla leptosoma (Creplin, 1829) Dietz, 1909 (рис. 65)

Синоним: *Distoma leptosoma* Creplin, 1829

Хозяин: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная.

Локализация: нога.

Район обнаружения: побережье Англии.

Историческая справка. См. стр. 138 – 139, а также сноску 5 на этой странице. Б. Джеймс (James, 1968) сообщает о находке метацеркарий *H. leptosoma* у 20 % мидий, обследованных в Уэльсе на побережье Пемброкшира.

Описание. Метацеркарии *H. leptosoma* заключены в сферические цисты диаметром 0.21 – 0.25 мм. Почковидный головной воротник с 29 шипами в одном непрерывном ряду; иногда шипы втянуты внутрь ротовой полости. Вокруг ротовой присоски билатерально-симметрично расположены сенсорные папиллы. Шипы на тегументе начинаются на некотором удалении от головного воротника и тянутся до области брюшной присоски (Irwin et al., 1984)⁵.

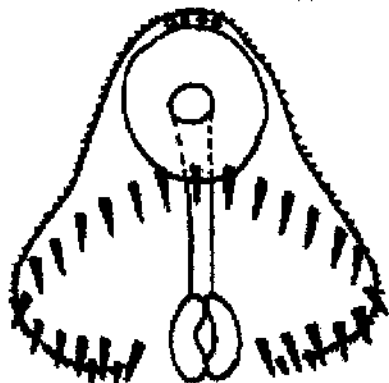


Рис. 65 Вооружение головного воротника у *Himasthla ?leptosoma*, церкария (из: James, 1968)

Через 20 мин после помещения в раствор из жёлчных солей, трипсина и L-цистеина при температуре 41°C метацеркарии прорывают стенку цисты и покидают её (Irwin et al., 1984).

Биология, экология, распространение. Из-за отсутствия у исследователей разночтений по поводу синонимии *H. leptosoma*, *H. elongata* и *H. secunda* иногда довольно трудно сориентироваться, о каком же виде трематод идёт речь в той или иной статье, особенно опубликованной в середине прошлого столетия.

У берегов Франции метацеркарии *H. leptosoma* найдены также у голотурий, в организме которых они локализируются в основном

⁵ Судя по данному описанию (размеры цист, вооружение тегумента), изученные авторами статьи метацеркарии, скорее всего, принадлежали *Himasthla elongata*. О том, что отдельные исследователи (см., напр., James 1968) ошибочно определяют личиночные стадии *H. elongata* как *H. leptosoma* пишет и автор раздела по болезням двусторчатых моллюсков (Lauckner, 1983; стр. 696) в известной монографии «Diseases of marine animals» (1983).

в стенке тела у основания ротовых щупалец (Cuénot, 1892, 1912; Timon-David, 1938)⁶.

Первый промежуточный хозяин *H. leptosoma* – гастропода *Littorina littorea* (James, 1968; Robson, Williams, 1971; Thomas, 1974) или же *Heleobia stagnorum* (Lebour, 1911). По данным последнего из цитируемых авторов, на двух станциях у берегов Англии рении и церкарии этого вида были обнаружены у 1 и 26 % исследованных моллюсков. Окончательный хозяин трематоды – различные виды куликов, например, чернозобик, камнешарка, а также чайки (Смогоржевская, 1976; Harris, 1964; Threlfall, 1964; Lebour, 1911).

***Himasthla littorinae* Stunkard, 1966 (рис. 66)**

Х о з я и н: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная.

Л о к а л и з а ц и я: жабры, пальпы, мантия.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: залив Бутбей, Мэн (США) (Stunkard, 1966).

Историческая справка. В мидиях, мии и литоринах, обитающих в заливе Бутбей штата Мэн (США), встретились эхиностоматидные метацеркарии, которых скормили чайке серебристой (Stunkard, 1966). В результате была получена взрослая форма трематоды не известного науке вида, которого автор назвал *Himasthla littorinae*. Формула пламенных клеток экскреторной системы: $2 [(5+5+5+5+5+5) + (5+5+5+5)] = 100$.

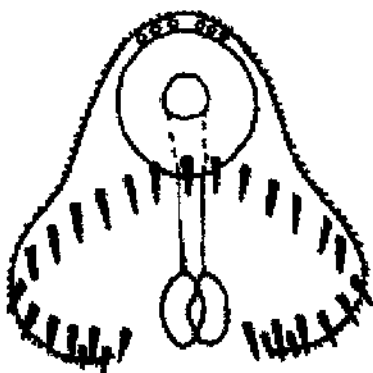
В глобальной сводке «Global Species» (www.globalspecies.org/mtaxa/100025803) *H. littorinae* обозначен как *unverified name*, т.е. вид с неподтверждённым названием.

Описание. Полное описание метацеркарий *H. littorinae* Г. Станкард (Stunkard, 1966) не приводит, указывая только размеры

⁶ Cuénot L. Commensaux et parasites des echinodermes (deuxième note) // Rev. Biol. Nord France. – 1892. – 5. – P. 1 – 22; Contribution à la faune du Bassin d'Archachon. V. Echinodermes // Bull. Stat. biol. d'Archachon. – 1912. – 14. – P. 17 – 116. (цит. по: Jangoux, 1987).

Timon-David J. On parasitic trematods in echinoderms // Livr. Jubil. Prof. L. Travassos. Publ. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro. – 1938. – P. 467 – 473. (цит. по: Jangoux, 1987).

цист (0.26 мм в диаметре), в которые те заключены, и толщину их стенки (0.005 – 0.006 мм). Однако если судить по размерам церкарий



(до 0.85 мм длины) и взрослых форм (до 5.4 мм), можно предположить, что размеры метацеркарий должны укладываться в эти пределы. Ротовая присоска и у церкарий, и у марит, а, следовательно, и метацеркарий вооружена 29 шипами, расположенными в один ряд (рис. 66).

Рис. 66 Вооружение головного воротника у *Himasthla littorinae*, церкария (из: James, 1968)

Последний шип вентрального ряда сдвинут в сторону более мелким шипом, лежащим несколько позади. Самые крупные шипы у метацеркарий достигают в длину 0.029 мм при ширине у их основания 0.006 мм (у марит они увеличиваются в длину до 0.042 – 0.050 мм).

Биология, экология, распространение. Какой-либо информацией, проливающей свет на особенности биологии или же экологии *H. littorinae*, я не располагаю. Редии с церкариями этого вида были найдены у литорин на атлантическом побережье США и Канады (Blakeslee et al., 2011; Davis, 1971-73; Stunkard, 1966).

Himasthla militaris (Rud., 1803) (рис. 67)

Синоним: *Fasciola militaris* Rud., 1803

Х о з я и н: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная.

Л о к а л и з а ц и я: печень, половые железы, мышечная ткань.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: о. Беринга, о. Парамушир (Куликов и др., 1970; Цимбалюк А. и др., 1968).

Историческая справка. Э. А. Зеликман (1966), а также В. Г. Кулачкова и Г. В. Муравьева (1980) указывают для мидии из Канда-лакшского залива Белого моря метацеркарий *H. militaris*. По данным первого из цитируемых авторов, мидии заражены этим паразитом на 6.8 – 80 %, по информации вторых – на 24.7 – 60.2 %. При этом

Э. А. Зеликман (1966) отнесла к *H. militaris* ещё 2 вида – *H. leptosoma* и *H. secunda*. Ныне *H. militaris* и *H. leptosoma* являются самостоятельными видами, а валидность *H. secunda* всё-таки вызывает большие сомнения.

Кроме выше названных авторов, более никто не отмечал *H. militaris* у мидий Белого моря, несмотря на планомерные многолетние исследования трематодофауны этих моллюсков на данном водоёме. Скорее всего, в материалах Э. А. Зеликман (1966), а также В. Г. Кулачковой и Г. В. Муравьёвой (1980) были метацеркарии *H. elongata*, широко распространённой у птиц на Белом море. Беломорская мидия является облигатным вторым промежуточным хозяином в жизненном цикле данного вида. Кстати, к такому же выводу пришёл Д. Г. Ишкулов (2001), экспериментально изучивший жизненный цикл беломорской *H. elongata*.

И всё же метацеркарии *H. militaris* (рис. 67) обнаружены у мидий и ещё у 3 видов брюхоногих моллюсков, но на литорали о. Беринга, причём их принадлежность к названному виду была доказана экспериментально (Цимбалюк А. и др., 1968). Заражённость мидий была наименьшей среди

всех моллюсков и составила 39 % при интенсивности инвазии от 1 до 10 экз. На о. Парамушир метацеркарии встретились не только у мидии (0.2 %, 1 экз.), но и у морского блюдечка *Lottia pelta* (Куликов и др., 1970).

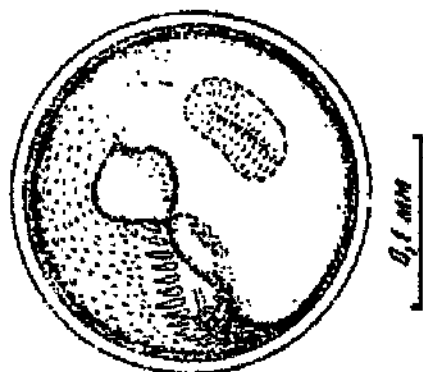


Рис. 67 Метацеркария *Himasthla militaris* (из: Цимбалюк А. и др., 1968)

Жизненный цикл *H. militaris* проходит с участием в качестве первого промежуточного хозяина нескольких видов гидробионических моллюсков (все они ранее принадлежали к роду *Hydrobia*): *Heleobia stagnorum* (= *Hydrobia stagnorum*), *Ecrobia ventrosa* (= *Hydrobia ventrosa*), *Peringia ulvae* (= *Hydrobia ulvae*) и *Hydrobia acuta neglecta* (= *Hydrobia neglecta*) (Прокофьев, 2006; Josten, 2004; Rebecq, 1961; Vanovershelde, 1982; Vanovershelde, Vaes, 1980).

Вторым промежуточным хозяином служит полихета *Hediste diversicolor* (Vanovershelde, Vaes, 1980). Покинувшие моллюска церкарии проникают в полихету через открытый анус, перфорируют стенку кишечника, а затем двигаются через целом к передним сегментам, где и инцистируются в мускулатуре. При этом более 50 % цист локализуются в первых 12 сегментах, а максимум цист (13.8 %) приходится на 9-й сегмент (Vanovershelde, Vaes, 1980). Скорее всего, подобный способ заражения дополнительного хозяина подразумевает под собой строгую хозяйинную специфичность паразита на этой стадии.

В связи с этой информацией замечу, что *H. militaris* во взрослом состоянии паразитирует обычно у ржанковых из подотряда куликов. В частности на Куршской косе Балтийского моря её находили у куликов – перевозчика и чернозобки (Белопольская, 1975), в заповеднике Лебяжьей острова (северо-запад Чёрного моря) – у ряда ржанковых (Стенько, Король, 2005), на Командорских о-вах – у более широкого круга хозяев: у чернозобика, песочника морского, чайки серокрылой, гуся-белошея и трясогузки белой (Цимбалюк и др., 1968). Недавно эту трематоду нашли у гаги североморского побережья Германии (Gottschalk, Prange, 2011).

Himasthla quissetensis (Miller et Northup, 1926) Stunkard, 1938
(рис. 68 – 70)

Синоним: *Cercaria quissetensis* Miller et Northup, 1926
Himasthla elongata Linton, 1928 in part

Х о з я е в а: *Mytilus edulis* (в природе и в эксперименте).

Л о к а л и з а ц и я: мускулатура ноги, мантия, жабры, между каналами в пищеварительной железе, в просвете некоторых вторичных протоков, соединяющих желудок в пищеварительными каналами (рис. 68).

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: атлантическое побережье Франции и США (Cheng et al., 1966a, 1966b; de Montaudouin et al., 2005; Stunkard, 1934, 1938).

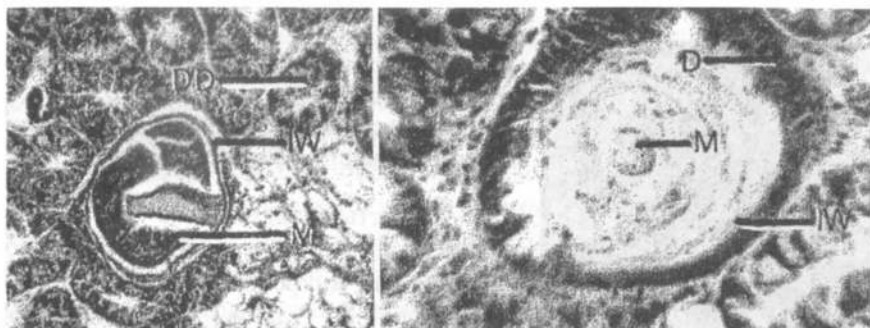


Рис. 68 Метацеркария *Himasthla quissetensis* в цисте между пищеварительными каналами мидии (видна внутренняя стенка цисты и неполная наружная стенка: D – проток пищеварительной железы; DD – пищеварительный канал; IW – внутренняя стенка цисты; М – метацеркария) (из: Cheng et al., 1966a)

Историческая справка. Впервые паразит описан как *Cercaria quissetensis* Miller et Northup, 1926 по личиночным формам, обнаруженным у брюхоногого моллюска *Ilyanassa obsoleta* (= *Nassarius obsoletus*) в гавани Куинссетт (Массачусетс, США) (Miller, Northup, 1926). Г. Станкард (Stunkard, 1934, 1938), исследовавший этого же моллюска из района Вудс-Хола из той же гавани, где ранее нашли *C. quissetensis* описавшие её авторы, в результате экспериментального заражения моллюсков и птиц установил принадлежность *C. quissetensis* к роду *Himasthla* и новому виду *Himasthla quissetensis*. Тогда же он имел возможность переисследовать часть коллекции Э. Линтона по трематодам рода *Himasthla* и установил, что размеры и расположение шипов у части экземпляров, описанных тем как *H. elongata*, соответствуют таковым *H. quissetensis*.

Описание. При экспозиции мидий (4.7 – 6.5 см) церкариям, вышедшим из *Ilyanassa obsoleta*, те проникали в них и инцистировались в различных органах (Cheng et al., 1966a, 1966b). В среднем в течение 30 ± 3.0 мин в них инцистировалось 50 % церкарий. Метацеркарии, локализующиеся в пищеварительной железе, её протоках и в мышечной ткани ноги были окружены неклоточной внутренней стенкой цисты, секретируемой цистогенными железами церкарии (рис. 69).

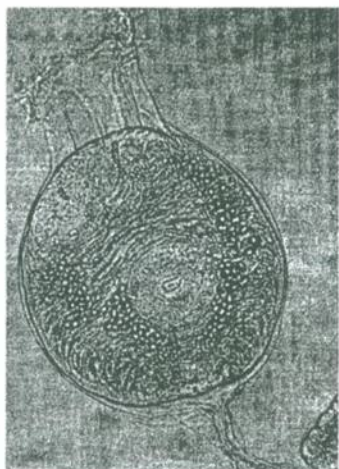


Рис. 69 Метациркария *Himasthla quissetensis* через 32 мин после контакта с плазмой мидии (хорошо видна секретируемая паразитом внутренняя циста) (Cheng et al., 1966b)

Цисты, найденные в ноге, имели также тонкую наружную стенку, состоящую из микроволокон, волокон соединительной ткани и лейкоцитов (Cheng et al., 1966a, 1966b). Метациркарии в пластинках ротовых пальцев не были погружены в ткань, а располагались на их поверхности и также окружены внутренней стенкой и несколькими лейкоцитами, но наружная оболочка у цисты отсутствовала. Несколько неинцистированных личинок было обнаружено в криптах, ассоциированных с железами, продуцирующими биссус.

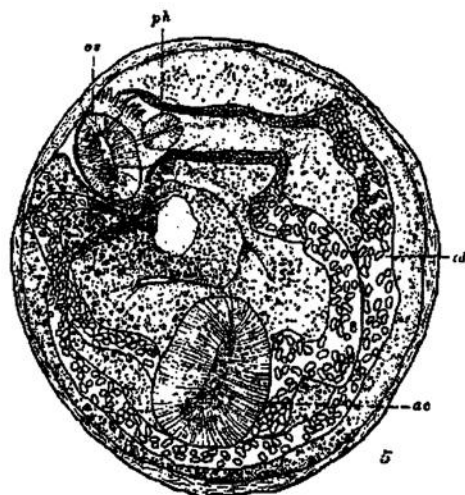


Рис. 70 Метациркария *Himasthla quissetensis* (живой экземпляр): *ac* – брюшная присоска; *ed* – экскреторные протоки; *os* – ротовая присоска; *ph* – фаринкс (Stunkard, 1938)

Цисты от сферических до овальных (рис. 69), диаметром 160 – 220 (Lassale et al., 2007) или же 140 – 190 μm (Stunkard, 1938). У метациркарий, как и у церкарий и взрослых форм, имеется 31 головной шип в один ряд, в боковых углах воротника 2 шипа расположены между и позади других.

Биология, экология, распространение. Помимо мидий, метациркарии *H. quissetensis* встречаются в природе, а также получены в

эксперименте в двустворчатых моллюсках родов *Mya*, *Modiolus*, *Cerastoderma*, *Cumingia*, *Pecten*, *Ensis* и гастроподе *Crepidula fornicata* (de Moutaudouin et al., 2005; Lassale et al., 2007; Stunkard, 1934, 1938). Взрослая форма первоначально выращена экспериментально (Stunkard, 1934, 1938). Через сутки после заражения крачки обнаруженный в ней незрелый червь имел в длину 0.6 мм, длина шипов составляла 0.025 мм. Через 3 дня незрелых трематод нашли в чайке серебристой; длина червей достигала 0.74, а длина шипов – 0.0294 мм. У взрослых трематод шипы увеличиваются до 0.045 – 0.058 x 0.014 – 0.020 мм; угловые шипы слегка короче (Stunkard, 1938).

Предполагают, что эта трематода, чьей отличительной чертой является наличие 31 головного шипа, не так давно найденная у моллюсков в Европе (Bartoli, Gibson, 2007), является недавним вселенцем из США (de Moutaudouin et al., 2005). Обнаруженная ранее в Северном море *Himasthla* sp., также обладающая такой редкой для гимастрл чертой, как наличие 31 шипа на головном воротнике (Lauckner, 1971), явно консpezifична с *H. quissetensis*.

Метацеркарии *H. quissetensis* обнаружены также у *Cerastoderma edule* на севере атлантического побережья Марокко в полузакрытой прибрежной лагуне Мерья Зерра (Gam et al., 2008) и у берегов Португалии (Freitas et al., 2014), у *Ruditapes decussatus* – на юге Сардинии (Culurgioni et al., 2013).

Первый промежуточный хозяин *H. quissetensis* – гастроподы семейства нассариид: на западном побережье Атлантики – *Ilyanassa obsoleta* (Blakeslee et al., 2011; Curtis, 2007; Stunkard, 1934, 1938), на восточном – *Nassarius reticulatus* (de Moutaudouin et al., 2005; Russell-Pinto et al., 2006), в Средиземном море – *Cyclope neritea* (Prévot, 1974 – цит. по: de Moutaudouin et al., 2005). Недавно церкарии этого вида были обнаружены у *I. obsoleta* на тихоокеанском побережье США, в частности в заливе Сан-Франциско (Blakeslee et al., 2011).

Вышедшие в воду церкарии плавают в течение нескольких часов, иногда инцистируются в ёмкости, в которой находятся, или на стекле. В опытах весь процесс от внедрения церкарии в жабры *Mya arenaria* до формирования цисты занимал около 40 мин. Секрет цистогенных желез формирует тонкостенную цисту (Stunkard, 1938).

Любопытная деталь: в тканевом экстракте мидий 50 % церкарий погибало в среднем через 16 ± 2.0 мин после контакта, а 75 %

– через 20 ± 1.0 мин. Для сравнения: гибель 50 % церкарий, помещённых в экстракт тканей моллюска *Mercenaria mercenaria*, наступала через 55 ± 6.2 мин, а 75 % – через 60 ± 4.5 , в экстракте тканей *Modiolus demissus* – соответственно через 47 ± 3.2 и 55 ± 5.1 мин (Cheng et al., 1966b).

Окончательные хозяева *H. quissetensis* – чайки. К примеру, на побережье северо-западной Испании трематоду нашли у чайки хохотуны (Sanmartín et al., 2005).

И, наконец, не могу не привести информацию об экспериментальном заражении домашних цыплят церкариями *H. quissetensis*. Исследователи (Herman, Vacha, 1978) вводили каплю с церкариями в организм цыплёнка через клоаку и получили взрослых трематод. При этом выяснилось, что черви предпочитали локализоваться в подвздошной кишке, где росли и развивались до зрелого состояния со скоростью, сравнимой с той, что наблюдалась при экспериментальном заражении чайки (Stunkard, 1938). Церкарии, попавшие в фабрициеву сумку, росли относительно слабо, а у некоторых особей наблюдалась атрофия гонад. Результаты данного эксперимента свидетельствуют о том, что покидающие первого промежуточного хозяина церкарии *H. quissetensis* уже инвазионны для окончательного хозяина и участие дополнительного хозяина в жизненном цикле этой трематоды не является обязательным. Сказанное подтверждают наблюдения, показавшие возможность инцистирования церкарий данного вида во внешней среде (Stunkard, 1938).

Himasthla spp.

В эту группу включены найденные у мидий *Himasthla*, чьё систематическое положение не установлено, а описание в статьях отсутствует. К примеру, К. В. Галактионов (Galaktionov, 1996) отмечает 100 % заражённость мидий в отдельных участках Восточного Мурмана метацеркариями *Himasthla* sp. Другие исследователи сообщают об обнаружении от 1 до 42 экз. метацеркарий *Himasthla* у мидий из Кандалакшского залива Белого моря (Крапивин, 2012; Крапивин, Шунькина, 2012). При изучении последствий аварии танкера «Эрика», имевшей место у атлантического побережья Франции 12.12.1999, у мидий встречены метацеркарии *Himasthla* (Trébault et al., 2001).

Семейство *Philophthalmidae* Looss, 1899

Средних или крупных размеров трематоды, уплощённые в дорсовентральном направлении. Тело удлинённое, грушевидное или веретеновидное, эллиптическое или овальное, покрыто шипиками или без них. Передний конец с головным воротником или без него. Ротовая присоска субтерминальная. Фаринкс, префаринкс и короткий пищевод имеются. Кишечные стволы длинные, неразветвлённые. Семенники располагаются непосредственно один позади другого в задней половине тела. Половая бурса мощно развита, вытянута в большей или меньшей степени вдоль длины тела. Яичник локализуется кпереди от семенника, почти медианно. Лауреров канал имеется, семяприемник отсутствует. Половое отверстие в промежутке между фаринксом и брюшной присоской. Довольно многочисленные петли матки извиваются в поперечном направлении между семенниками и брюшной присоской. Желточники чрезвычайно слабо развиты, имеют характер либо простого шнура, либо состоят с каждой стороны тела из 6–7 фолликул. Яйца средней величины, с почти бесцветной скорлупой, содержат зрелых мирацидиев. Паразиты конъюнктивального мешка глаза и пищеварительных органов птиц, иногда млекопитающих, включая человека. Типовой род *Philophthalmus* Looss, 1899.

У мидий обнаружены метацеркарии родов *Echinostephilla* Lebour, 1909 и *Parorchis* Nicoll, 1907.

Под *Echinostephilla* Lebour, 1909

Некрупные трематоды. Поверхность тела покрыта довольно крупными чешуйками, которые постепенно исчезают ниже уровня брюшной присоски. Головные шипы в 2 ряда. Префаринкс очень короткий, фаринкс небольшой, развилка кишечника выше уровня брюшной присоски, кишечные ветви заканчиваются слепо у заднего конца тела. Семенников два, расположены между окончаниями кишечных ветвей. Половое отверстие медианное, чуть выше переднего края брюшной присоски. Сумка цирруса состоит из 2 частей, разделённых перетяжкой: в передней находятся циррус и простатическая часть с многочисленными простатическими клетками, в задней – семенной пузырёк. Яичник располагается выше семенников. Имеется маточный семяприемник. Матка лежит полностью между кишечными вет-

выми. Желточники располагаются почти полностью снаружи от кишечных ствол, по 10 – 35 фолликулов с каждой стороны. Экскреторный пузырь Y-образный. Во взрослом состоянии – паразиты птиц. Типовой вид *Echinostephillia virgula* Lebour, 1909.

Согласно последним таксономическим сводкам, род *Echinostephillia* объединяет 3 вида: *E. virgula*, *E. patellae* (Lebour, 1911) и *E. haematopi* Ching, 1960. У мидий зарегистрированы метацеркарии одного из них – *E. patellae*.

***Echinostephillia patellae* (Lebour, 1911) Kollien, 1996**

Синоним: *Cercaria patellae* Lebour, 1911

Х о з я и н: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная (в природе и в эксперименте).

Л о к а л и з а ц и я: ткань ноги.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: южное побережье Ирландии (Prinz et al., 2009, 2010).

Историческая справка. Описывая редий и церкарий *Cercaria patellae* от морского блюдечка из вод Англии, М. Лебур (Lebour, 1911) первоначально предположила, что они относятся к роду *Stephanochasmus*. Однако, как пишет в цитируемой статье сама М. Лебур, Dr Nicoll высказался в пользу того, что эти церкарии могут принадлежать трематод *Echinostephillia virgula*, описанной ранее М. Лебур (Lebour, 1906) от камнешарки.

В 1995 г. появилась публикация, автор которой (Kollien, 1995) сообщил, что *Cercaria patellae* является личиночной стадией трематоды *Echinostephillia haematopi*, паразитирующей у чёрного кулика-сороки *Haematopus bachmani* от тихоокеанского побережья США (штат Вашингтон) (Ching, 1960). Спустя год этот же автор (Kollien, 1996) уточнил, что *Cercaria patellae* является личиночной стадией другого вида *Echinostephillia*. Цитируемый автор обнаружил редий и церкарий в морском блюдечке *Patella vulgata* и экспериментально получил метацеркарий, по своим размерам не отличающихся от тех, что встречаются у моллюсков в природе. Метацеркарии из естественно заражённых моллюсков были скормлены однодневным цыплятам, в которых они развились в молодых червей. Сопоставив данные по морфометрии и экологии всех стадий жизненного цикла

паразита с опубликованными данными, он пришёл к выводу, что *Cercaria patellae* является личиночной стадией трематоды, живущей в кишечнике кулика-сороки, и должна быть отнесена к *Echinostephilla patellae* (Lebour, 1911) nov. comb.

В этой связи невольно возникает вопрос: почему *Cercaria patellae* является личиночной стадией *Echinostephilla patellae*, а не *Echinostephilla virgula*? Последний вид очень широко распространён в природе, его отмечают у камнешарки *Arenaria interpres* в Англии, Шотландии, Тасмании, Намибии (Canaris, Kinsella, 1998; Canaris et al., 2003; Lebour, 1906; Shelswell, 1954; и т.д.), тогда как церкарий *E. virgula* никто не описал. Кстати, камнешарка – некрупная птица массой от 85 до 120 г, встречается фактически на всех континентах. Что касается взрослых форм *E. patellae*, то найти информацию о их находках у птиц где-либо не удалось. Может быть, прав был У. Николл, предположив принадлежность *C. patellae* к *E. virgula*?

К. Принц с соавт. (Prinz et al., 2010) экспериментально заразили мидий церкариями *E. patellae* из морского блюдечка. Оказалось, что метацеркарии из подопытных моллюсков морфологически не отличались от тех, что были обнаружены ими в естественно заражённых мидиях, собранных из того же биотопа, где обитали инвазированные пателлы.

Описание. Метацеркарии заключены в цисты овальной или слегка округлой формы; диаметр цист 186 – 243 (в среднем 208) μm (Prinz et al., 2010). Шипы головного воротника располагаются в два полных ряда. Поверхность тела покрыта мелкими шипиками.

Биология, экология, распространение. В экспериментах по заражению мидий церкариями средняя заражённость моллюсков увеличивалась с ростом температуры, тогда как количество церкарий, к которым подсаживали мидий, никак не влияло на относительный успех заражения.

Первый промежуточный хозяин – морское блюдечко *Patella vulgata*, у которого партениты поражают пищеварительную железу и гонаду, вызывая дегенерацию тканей (Kollien, 1996; Prinz et al., 2009, 2010). В мидиях, обитающих в одном биотопе с блюдечком, найдены такие же метацеркарии, как и полученные в эксперименте (Prinz et al., 2010). Метацеркарии были обнаружены также в гастроподах *Aplysia punctata*, *Acanthodoris pilosa*, *Patella vulgata* (Kollien, 1996).

С характерными чертами семейства (Kanev et al., 2005). Тело от овальной до эллиптической формы, с шипиками и рудиментарным валикообразным воротником на переднем конце, на котором могут быть шипы. Задний конец тела расширен. Брюшная присоска хорошо развита, крупнее ротовой, лежит в средней части тела. Пищевод короткий, фаринкс маленький, пищевод длинный. Бифуркация кишечника выше брюшной присоски. Кишечные ветви заканчиваются слепо у заднего конца тела. Семенники овальные, расположены симметрично на одном горизонтальном уровне. Паразиты кишечника и фабрициевой сумки птиц. Типовой вид – *Parorchis acanthus* (Nicoll, 1906).

***Parorchis acanthus* (Nicoll, 1906) Nicoll, 1907 (рис. 71 – 73)**

Синонимы: *Cercaria purpurae* Lebour, 1907

Parorchis avitus (Linton, 1914)

Parorchis acanthus australis Angel, 1954

Х о з я и н: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная (в природе и в эксперименте).

Л о к а л и з а ц и я: на створках раковины и поверхности мягких тканей – мантии и ноги.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: запад Шотландии (Мильпорт), северо-морское побережье Англии, воды Ирландии, атлантическое побережье США (Lebour, 1914; Lebour, Elmhirst, 1922; Prinz et al., 2006, 2011; Stunkard, Cable, 1932).

Историческая справка. Взрослые формы *Parorchis acanthus* впервые описаны из фабрициевой сумки и ректума чайки серебристой от североморского побережья Англии (Nicoll, 1907a). В 1914 г. М. Лебур (Lebour, 1914) отнесла к этому виду церкарий *Cercaria purpurae*, описанных ею ранее из *Nucella* (= *Purpura*) *lapillus* (Lebour, 1907a), и предположила, что вторым промежуточным хозяином данной трематоды являются моллюски. Позднее в результате экспериментального заражения мидий и кардиумов церкариями из нуцеллы к данному виду были отнесены также и метацеркарии, найденные ранее в мидии (Lebour, Elmhirst, 1922).

Анатомия церкарии *C. purpurae* и процесс её инцистирования детально изучены Г. Рис (Rees, 1937, 1967), которая отметила, что весь процесс образования цисты легко можно наблюдать под микроскопом в капле воды на часовом стекле.

В 1932 г. вышла публикация (Stunkard, Cable, 1932), авторы которой отметили, что церкарии другого вида данного рода – *Parorchis avitus* (Linton, 1914) могут инцистироваться на любом плотном субстрате, в том числе на раковине и поверхности мантии и ноги мидии обыкновенной. В дальнейшем американский вид *P. avitus* был сведён в синонимы европейского *P. acanthus* (Cable, Martin, 1935).

Описание. Метацеркария заключена в цисту, одна сторона которой плоская, а вторая выпуклая (рис. 71, 1). Этим цисты *Parorchis* отличаются от таковых *Echinostomum*. При взгляде сверху циста округло-овальной формы (рис. 71, 2), её размер, без выступающих краёв, 0.024 – 0.028 x 0.02 – 0.022 мм. Цисты располагаются плоской стороной к субстрату. Наружная оболочка коричневатого цвета, плотная, толстая, 0.045 мм, состоит из 3 слоёв; дорсальный и вентральный слои образованы секретом соответственно дорсальных и вентральных незернистых цистогенных желез, средний – вентральными зернистыми цистогенными железами (рис. 72, 73). Внутренняя стенка состоит из 2 слоёв, – производных дорсальных железистых цистогенных клеток (Rees, 1967). Червь находится внутри цисты в сложенном состоянии (Lebour, Elmhirst, 1922). Через стенку цисты хорошо видны шипики на теле червя, основные экскреторные каналы, идущие к экскреторному пузырю, а также присоски (ротовая 0.08, брюшная 0.1 – 0.14 мм) и фаринкс. Ротовая присоска с короной шипов, расположенных в 1 ряд.

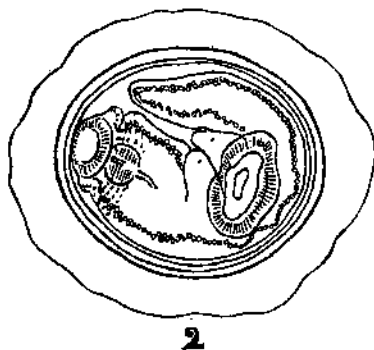
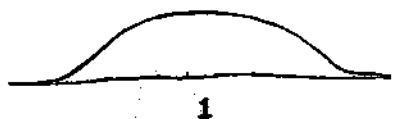


Рис. 71 Метацеркария *Parorchis acanthus* в цисте: 1 – вид на цисту сбоку; 2 – вид на цисту сверху (из: Lebour, Elmhirst, 1922)

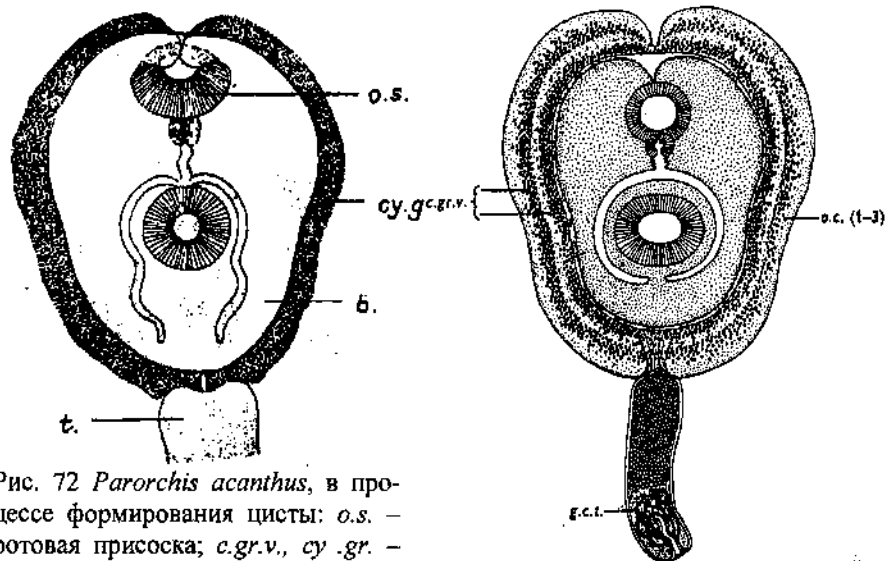


Рис. 72 *Parorchis acanthus*, в процессе формирования цисты: *o.s.* – ротовая присоска; *c.gr.v.*, *cy.gr.* – цистогенные железистые клетки; *b.* – тело; *g.c.t.* – железистые клетки хвоста; *o.c.* – наружная стенка цисты; *t.* – хвост; (из: слева – Rees, 1937; справа – Rees, 1967)

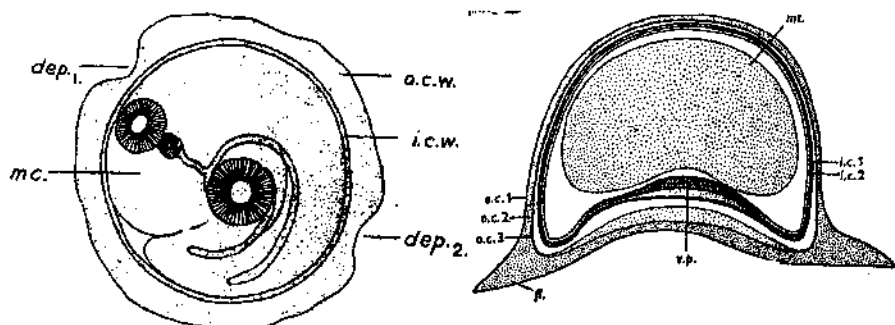


Рис. 73 *Parorchis acanthus*, инцистированная метацеркария, у которой хорошо видна двойная стенка цисты: *dep.1* – углубление напротив ротовой присоски; *dep.2*, *v.p.* – углубление напротив хвоста; *fl.* – край цисты; *i.c.w.*, *i.c.1-2* – внутренняя стенка цисты; *o.c.w.*, *o.c.1-3* – наружная стенка цисты; *mc.*, *mt.* – метацеркария (из: слева – Rees, 1937; справа – Rees, 1967)

Биология, экология, распространение. Помимо мидий, метацеркарии *P. acanthus* обнаружены у кардииды *Cerastoderma edule*.

Первый промежуточный хозяин трематоды в водах Европы – *Nuccella lapillus* (= *Purpura lapillus*) (Lebour, 1907a; Prinz et al., 2009, 2011; Rees, 1967), у атлантических берегов Сев. Америки – *Stramonita haemastoma* (= *Thais haemastoma*) (Cooley, 1962), в водах Калифорнии – *Cerithideopsis californica* (= *Cerithidea californica*) (Dimitrov et al., 2001; Kaplan et al., 2009; Sousa, 1993), Британской Колумбии – *Nuccella lamellosa* (Ching, 1978). Вышедшие в воду церкарии прикрепляются к любой поверхности и быстро инцистируются. При этом через минуту после экструзии цистогенного материала тело церкарии сжимается, втягивается внутрь цисты и обездвиживается. Хвост отделяется от тела и в течение некоторого времени остаётся прикреплённым к наружной оболочке цисты. Спустя несколько часов личинка внутри цисты приобретает подвижность (Cooley, 1962).

В экспериментах оседание церкарий на мидий было менее успешным при использовании пустых и обросших створок, а также моллюсков с закрытыми створками, чем в опыте с одиночной мидией (Prinz et al., 2011). За исключением мидий с закрытыми створками и, естественно, пустых раковин, наблюдалось затягивание церкарий в мантийную полость моллюска. Однако церкарии, попавшие в мидию таким путём, выходили из неё, используя присоски, а затем инцистировались на поверхности раковин, предпочитая участки вдоль края створок. К тому же, на мелких моллюсках они инцистировались более успешно, чем на крупных: к примеру, 6 мелких мидий привлекли больше церкарий, чем одна крупная особь, причём с той же сырой массой. Таким образом, церкарии предпочтительно оседают на живых, необросших, активно фильтрующих воду мидиях.

Окончательные хозяева *P. acanthus* – околотовные птицы. К примеру, на Куршской косе Балтийского моря трематоду нашли у куликов – перевозчика, песочника исландского, фифи (Белопольская, 1975), в Англии – у чаек серебристой и сизой (Nicoll, 1907b), во Флориде – у американского белого ибиса (Bush, Forrester, 1976) и камнешарки (Loftin, 1960), на северо-западе Испании – у чайки хохотуньи (Sanmartín et al., 2005) и чайки средиземноморской (Álvarez et al., 2006), на оз. Байкал – у чайки серебристой (Некрасов и др., 2008) и т. д. *P. acanthus* способен выживать и в домашней птице: при экспериментальном заражении цыплят в тех были получены взрослые черви (Fried, 1973).

Семейство *Psilostomidae* Looss, 1900¹

Форма тела от почти сферической до удлинённой, иногда на заднем конце имеется хвостоподобный выступ. Тегумент толстый, обычно вооружённый. Ротовая присоска по размерам или равна брюшной присоске или меньше её. Фаринкс мускулистый, почти шарообразный, у некоторых форм отсутствует или рудиментарный. Кишечная бифуркация в передней части тела, кишечные ветви заканчиваются слепо у заднего конца тела. Семенников два, лежат тандемом или наискось в задней части тела. Сумка цирруса в передней части тела; внутренний семенной пузырь трубчатый или мешковидный, простой или двучастичный. Простатическая часть обычно слабо развита. Половая пора у бифуркации кишечника. Овальный яичник впереди семенников, иногда дорсально или выше брюшной присоски. Тельце Мелиса от диффузного до хорошо заметного. Лауреров канал открывается дорсально. Имеется маточный семяприемник. Матка выше яичника, между кишечными ветвями. Есть метратерм. Яйца с крышечкой, немногочисленные. Желточные фолликулы в двух латеральных полях. Экскреторный пузырь Y-образный. Паразиты птиц и млекопитающих. Виды *Ribeiroia* паразитируют также у амфибий, вызывая у них патологию в развитии конечностей, приводящую к гибели хозяев (Johnson et al., 1999). Жизненный цикл псилостомид триксенного типа – с двумя промежуточным и окончательным хозяевами. Типовой род – *Psilostomum* Looss, 1899.

Семейство объединяет 18 родов (<https://insects.tamu.edu/.../Psilostomidae>). У мидий обнаружены метацеркарии типового рода.

Род *Psilostomum* Looss, 1899

С характерными чертами семейства (Kostadinova, 2005b). Мелкие удлинённые трематоды, ниже уровня брюшной присоски имеется небольшое сжатие. Передняя часть тела короче задней. Тегумент не-

¹ В некоторых источниках можно встретить *Psilostomidae* (*Psilostomatidae*) Odhner, 1913 (см., напр., Смогоржевская, 1976; Caballero y Caballero, 1961; Chai et al., 2009; Gupta, 1957; Price, 1931; Yamaguti, 1958) или же Odhner, 1911 (напр., Reimer, 1962).

вооружённый, с чёткой исчерченностью. Брюшная присоска поперечно-овальная, располагается в середине передней половины тела. Бифуркация кишечника сразу же ниже фаринкса. Удлиненно-овальные семенники лежат тандемом, в основном в последней четверти тела. Сумка цирруса протягивается до уровня яичника. Внутренний семенной пузырёк крупный, 2-частичный. Простатическая часть нечёткая. Половое отверстие медианное. Яичник маленький, сферический. Тельце Мелиса диффузное. Матка длинная. Метратерм короткий. Паразиты кишечника птиц. Типовой вид – *Psilostomum brevicolle* (Creplin, 1829).

Род объединяет 13 видов, из числа которых один – *P. progeneticum* Wisniewski, 1932 известен только на стадии прогенетической метацеркарии, обнаруженной на Балканах в полости тела гаммарид². Мидии служат дополнительным хозяином в жизненном цикле двух видов данного рода, в том числе типового.

Psilostomum brevicolle (Créplin, 1829) Braun, 1902 (рис. 74)

Синонимы: *Distoma brevicolle* Créplin, 1829

Psilostomum platyurum (Mühlhling, 1896) Looss, 1899

Cercaria mytili Lebour, 1906

Х о з я и н: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная.

Л о к а л и з а ц и я: пищеварительная железа, нога, ротовые лопасти.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: Кандалакшский залив Белого моря, Южная Балтика, Бельт, юг и юго-восток Северного моря, североморское побережье Британских о-вов, эстуарий реки Икс (Ехе) (Англия), атлантическое побережье Франции (Аркашон) (Зеликман, 1966; de Montaudouin et al., 2000; Krakau et al., 2006; Lebour, 1906, 1911; Le Dréan-Quénechdu et al., 2001; Loos-Frank, 1968; Reimer, 1964; Thieltges et al., 2006).

Историческая справка. *P. brevicolle* в половозрелом состоянии паразитирует у различных околоводных и водоплавающих птиц. Метацеркарии этого вида впервые описаны от мидий и сердцевидок

² Wisniewski L. W. Über zwei progenetischen trematoden aus den Balkanischen Gammariden // Bull. Acad. Polon., Cracovie. – 1932. – В2. – Р. 259 – 272.

из Северного моря (Англия) и западного побережья Шотландии (Lebour, 1906) под названием *Cercaria mytili*. В работе 1911-го года по морским церкариям Британии (Lebour, 1911) автор обозначила этот вид как *Cercaria mytili* sp. inq. (Lebour, 1906). В действительности, судя по описанию, найденных личиной М. Лебур ошибочно определила как церкарий.

Жизненный цикл трематоды впервые расшифрован на материале от североморского побережья Германии (Loos-Frank, 1968).

Описание. Метацицеркарии заключены в непрозрачные, желтоватые или беловатые, округлые или овальные цисты, диаметром 0.341 мм (Зеликман, 1966). По данным других исследователей, диаметр цист 0.2 (Lebour, 1911), 0.208 – 0.230 (Lauckner, 1983; Reimer, 1964) или же 0.2 – 0.25 (Gam, 2008; Loos-Frank, 1968). В описании М. Лебур (Lebour, 1911), цисты сферические, толстостенные, совершенно прозрачные, содержат свёрнутую «церкарию». Автор подчёркивает трудности при изучении строения личинок, поскольку те почти всегда повреждаются при давлении на цисту.

Оболочка цист плотная; двойная: наружная оболочка толстая, 0.004 – 0.006 мм, внутренняя тонкая, ирридирующая, тесно прилегает к телу червя (с этим, видимо, и связано повреждение личинки при попытке надавить на цисту).

У метацицеркарии видна одна, реже две крупные присоски (Зеликман, 1966), при этом брюшная слегка крупнее ротовой.

В описании М. Лебур (Lebour, 1911), «церкарии» достигают в длину 0.46 мм. Задний конец их тела заострён, передний закруглён. Тело покрыто шипиками. Ротовая и брюшная присоски примерно одинаковых размеров, 0.06 мм. Брюшная присоска располагается непосредственно позади центра тела. Пищеварительная система не видна. Две боковые ветви экскреторного пузыря заполнены гранулами.

По (Reimer, 1964), длина тела извлечённых из цист метацицеркарий 0.206 – 0.250, ширина 0.123 – 0.125, диаметр ротовой присоски 0.073, брюшной 0.080 – 0.085, размер фаринкса 0.052 x 0.035 мм, диаметр экскреторных гранул 2 – 3 μ m.

Б. Лоос-Франк (Loos-Frank, 1968) приводит следующие размеры извлечённых из цисты метацицеркарий: длина тела 0.35 – 0.4, ширина 0.13 – 0.16, ротовая присоска 0.085 – 0.096 x 0.077 – 0.083,

брюшная 0.097 – 0.113 x 0.100 – 0.115, расстояние от заднего края ротовой присоски до переднего края брюшной – 0.198 – 0.230 мм. Впереди экскреторного пузыря латерально располагается пучок клеток – зачаток репродуктивных органов. Плотная, разветвлённая, заполненная гранулами экскреторная система полностью закрывает внутренние органы личинки, чрезвычайно затрудняя их изучение (Loos-Frank, 1968).

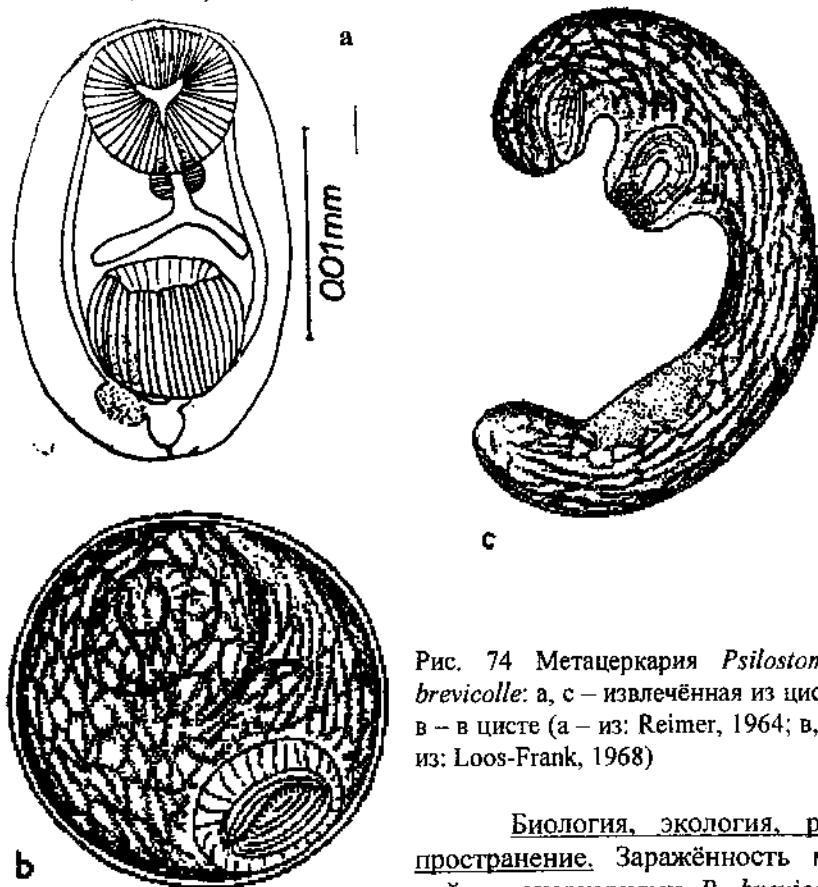


Рис. 74 Метацеркария *Psilostomum brevicolle*: а, с – извлечённая из цисты, в – в цисте (а – из: Reimer, 1964; в, с – из: Loos-Frank, 1968)

Биология, экология, распространение. Заражённость мидий метацеркариями *P. brevicolle* обычно невысока. На Белом море, к примеру, их обнаружили у 4 % моллюсков (Зеликман, 1966), в Балтийском море близ о. Рюген – у 0.08 % (Reimer, 1964), на юго-востоке Северного моря – у 0.9 ± 1.4 %

при интенсивности инвазии (среднее количество паразитов на заражённую особь) 1 ± 0 экз. (Thieltges et al., 2006).

На этом фоне особенно впечатляют показатели заражённости метацеркариями *P. brevicolle* других видов двусторчатых моллюсков, в частности представителей рода *Cerastoderma*. В водах Германии они зарегистрированы у 77.6 ± 38.4 % *Cerastoderma edule*, по 5.8 ± 2.8 экз. в одном моллюске, а также у 29.7 ± 41.9 % *C. glaucum*, по 2 ± 0 экз. (Thieltges et al., 2006). Сравните с приведёнными выше цифрами поражённости мидий, исследованных в том же районе (Thieltges et al., 2006).

Если же проанализировать всю информацию о регистрации метацеркарий *P. brevicolle* у моллюсков, то становится совершенно очевидной их явная приуроченность к кардидам. В частности, *C. edule* заражён этой трематодой в Балтийском (Reimer, 1964) и Северном (Loos-Frank, 1968; Thieltges et al., 2006) морях, в эстуарии реки Икс (Ехе) (Англия) (Goater et al., 1995), вдоль атлантических берегов Франции и Португалии (Fleury et al., 1999; Freitas et al., 2014; Lassale et al., 2007). У второго представителя каридид – *C. glaucum* метацеркарии зарегистрированы в Северном море (Thieltges et al., 2006), а также в Средиземном море у берегов Туниса (Derbali et al., 2009).

Помимо того, метацеркарии *P. brevicolle* встретились в Белом море у гастроподы *Littorina saxatilis* (Зеликман, 1966), в Северном – у двусторчатых моллюсков *Macoma balthica* и *Mya arenaria* (Thieltges et al., 2006) и гастроподы *Littorina littorea* (Loos-Frank, 1968), вдоль атлантических берегов Франции и Португалии – у вселенца в эти воды *Ruditapes philippinarum* (Lassale et al., 2007),

Первый промежуточный хозяин *P. brevicolle* в Северном море и у атлантического побережья Франции – гастропода *Peringia ulvae* (= *Hydrobia ulvae*) (Gam, 2008; Loos-Frank, 1968), на северо-западе Исландии – *Ecrobia ventrosa* (= *Hydrobia ventrosa*) (Galaktionov et al., 2002-2003; Skirnisson et al., 2004).

Церкарии гимноцефального типа, хвост узкий, с дорсо-вентральными плавниковыми складками, брюшная присоска с заметным мускулистым сфинктером, кишечные ветви достигают заднего конца тела, на каждой стороне тела, по меньшей мере, 40 пламенных клеток (Loos-Frank, 1968). По мнению последнего из цитируемых авторов, при описании церкарий «*P. brevicolle*» Л. Раймер (Reimer,

1964) допустил ошибку, отнеся к названному виду гигантоцеркарий, встреченных им на юге Балтийского моря у другого представителя гидробиевых – *Hydrobia stagnalis*. Описанные им церкарии обладали короткими, не достигающими уровня брюшной присоски кишечными ветвями, мускулистый сфинктер в брюшной присоске отсутствовал, а на каждой стороне тела имелось по 8 пламенных клеток. Вместе с тем, Л. Раймер скормил 9 цист, содержащих метацеркарий, кулику-сороке, а затем при его вскрытии обнаружил 5 взрослых особей *P. brevicolle*. При этом автор подчеркнул отсутствие данного вида трематод у контрольной птицы. Далее он сообщает, что его опыты по заражению моллюска *Hydrobia ulvae* (сиречь *Peringia ulvae*) яйцами паразита также были успешными.

Окончательные хозяева *P. brevicolle* – околотовдные и водоплавающие птицы: кулик-сорока, чайки серебристая, хохотунья, гага обыкновенная, турпан, синьга, чернеть морская, морянка (Le Dréan-Quénechdu, Goss-Custard, 1999; Le Dréan-Quénechdu et al., 2001; Goater et al., 1995; Goss-Custard et al., 1993; Gottschalk, Prange, 2011; Jameson, Nicoll, 1913; Loos-Frank, 1968; Nicoll, 1907b; Reimer, 1964; Rząd et al., 2008; Sanmartín et al., 2005; Skirnisson, Jónsson, 1996; Threlfall, 1964; и мн. др.). На юге Украины паразит обнаружен у гаги обыкновенной, пеганки, кулика-сороки и тулеса (Корнюшин и др., 1996; Смогоржевская, 1976).

Взрослые особи трематоды получены также в эксперименте (Зеликман, 1966; Loos-Frank, 1968). У птенцов чаек и кулика-сороки, пойманных в возрасте 2 и 3 недель и выкормленных сырыми мидиями, содержащими метацеркарий *P. brevicolle*, а также у отстрелянных взрослых птиц на Белом море, неизменно встречался *P. brevicolle* разного возраста (Зеликман, 1966).

***Psilostomum magniovum* Ching, 1980 (рис. 75)**

Х о з я и н: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная (в природе и экспериментально).

Л о к а л и з а ц и я: жабры, мантия, пищеварительная железа.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: тихоокеанское побережье Канады (Британская Колумбия) (Ching, 1980, 1991).

Историческая справка. Описывая псилостомидную трематоду, обнаруженную у тихоокеанских берегов Канады у трёх видов утиных – гоголя исландского, синьги и турпана пестроногого, автор находки (Ching, 1980) подчеркнула, что новый вид отличается от близкого *Psilostomum brevicolle* формой присосок и соотношением их размеров, соотношением размеров ротовой присоски, фаринкса и брюшной присоски (1 : 0.8 : 1.3), а также более крупными яйцами (91 – 148 х 57 – 97 μm). Кстати, последняя черта и послужила основанием для названия нового вида – *magniovum*, т.е. крупнойяйцовый. Церкарии описываемого вида развивались в *Littorina scutulata*, чем он, по мнению цитируемого автора, также отличался от *P. brevicolle*, первым промежуточным хозяином которого являются представители семейства гидробиевых.

Единственная информация о встречаемости у мидий метацеркарий *P. magniovum* содержится в цитируемой работе Х. Чинг (Ching, 1980). Работа 1991-го года этого же автора (Ching, 1991) представляет собой сводку (список) личиночных форм червей, зарегистрированных у морских беспозвоночных тихоокеанского побережья Северной Америки.

Описание. Метацеркарии заключены в тонкостенные, почти сферической формы цисты размером 0.274 – 0.291 х 0.251 – 0.296 мм. Стенка цисты однослойная.

Экцистированные метацеркарии (рис. 75, 2) примерно тех же размеров, что и церкарии (см. ниже размеры церкарий): 0.302 – 0.376 х 0.16 – 0.19 мм. Ротовая присоска 87 – 97 х 65 – 91, брюшная 110 – 134 х 103 – 142, фаринкс 71 – 84 х 35 – 47 μm . Экскреторный пузырь V-образный, заполнен гранулами (Ching, 1980).

Биология, экология, распространение. Жизненный цикл *P. magniovum* аналогичен таковому *P. brevicolle* (Loos-Frank, 1968), однако в отличие от сравниваемого вида первым промежуточным хозяином данной трематоды является гастропода из семейства литториновых – *Littorina scutulata*.

Церкарии (рис. 75, 1) довольно крупные, размеры их тела практически те же, что и у метацеркарий – 0.343 – 0.513 х 0.182 – 0.256 мм. Ротовая присоска 65 – 97 х 74 – 95, брюшная 68 – 91 х 97 – 130, фаринкс 49 – 68 х 42 – 58 μm (Ching, 1980). При экспериментальном заражении мидий церкариями из литорин в тех были полу-

чены метацеркарии, которыми затем заразили цыплёнка. Через 8 дн. в задней четверти его кишечника было найдено 7 экз. взрослых трематод, идентичных тем, что были найдены у утиных в природе и описаны как *Psilostomum magniovum* (Ching, 1980).

Такие же метацеркарии единично встречались у мидий естественных поселений. На этом основании был сделан вывод об их принадлежности к описываемому виду – *P. magniovum*.

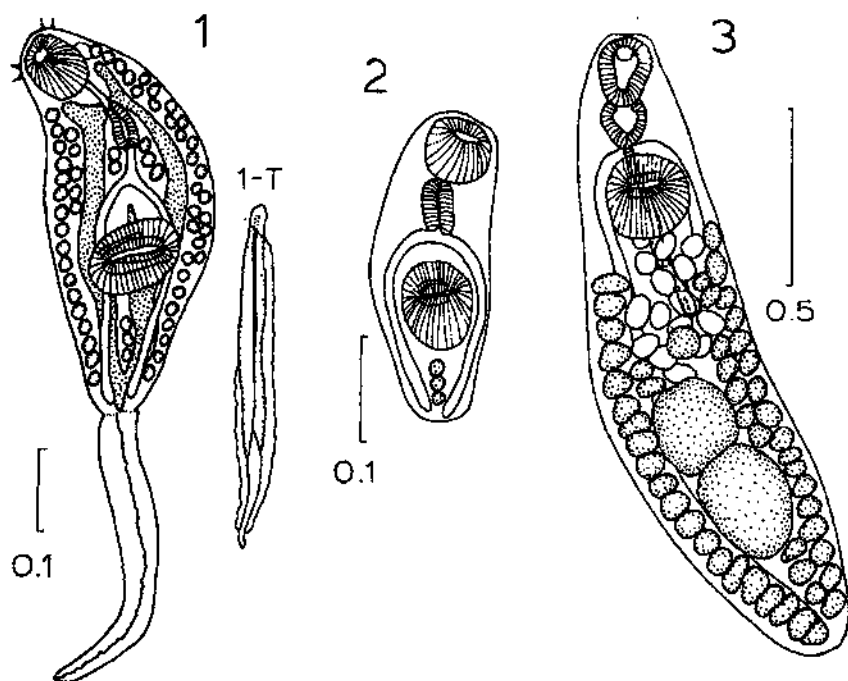


Рис. 75 *Psilostomum magniovum*: 1 – церкария; 1-Т – хвост церкарии с вентральным плавником; 2 – метацеркария; 3 – взрослая форма, полученная в экспериментально заражённом цыплёнке (из: Ching, 1980)

Тело трематод от округлой до овальной, почти грушевидной или булавовидной формы, часто зауженное позади. Tegument с шипиками. Имеются присоски: ротовая и маленькая брюшная; последняя в средней трети тела. Префаринкс отсутствует, фаринкс маленький, пищевод короткий или отсутствует. Кишечные ветви доходят до середины или заднего конца тела. Семенников обычно два (у представителей рода *Nephromonorch* – один семенник), неправильно дольчатые, располагаются симметрично или наискось примерно в средней трети тела. Сумка цирруса отсутствует. Мешкообразный семенной пузырь в передней части тела. Простатическая часть и семяизвергательный канал короткие или плохо различимые. Половой атриум маленький. Половое отверстие медианное, впереди брюшной присоски. Яичник неправильно лопастной, субмедианный, впереди или антеролатерально к одному из семенников. Семяприемник маленький. Петли матки заполняют большую часть тела впереди семенников. Гроздь желточных фолликулов латеральные, в средней или задней трети тела. Яйца мелкие, многочисленные. Экскреторный пузырь V- или Y-образный; экскреторная пора терминальная. Паразиты почек и мочевого пузыря птиц, питающихся двустворчатыми моллюсками и/или рыбой. Типовой род – *Renicola* Cohn, 1904.

В составе семейства 2 рода – уже упомянутая *Renicola* и *Nephromonorch* Leonov, 1958 (<https://insects.tamu.edu/.../Renicolidae>), объединяющие около 60 видов, 2 из которых описаны только по церкариям (Kharoo, 2013). Кстати, не все исследователи согласны со статусом *Nephromonorch* как самостоятельного рода (см., напр., Некрасов и др., 2008; Смогоржевская, 1976; Yamaguti, 1971), однако Д. Гибсон (Gibson, 2008) считает, что наличие одного семенника у трематод, отнесённых к данному роду, является надёжным родовым критерием (если только речь не идёт о случаях тератологии). В 3-м томе обзорной монографии «Keys to the Trematoda (Eds.) Gibson D. I., Bray R. A., Jones A. – CABI Publ. UK, 2008» он оставляет в составе семейства только эти два рода – *Renicola* и *Nephromonorch*.

У мидий зарегистрированы метацеркарии обоих родов, а также *Cercaria parvicaudata* Stunkard et Shaw, 1931 и *Renicolidae* sp. Последний из названных паразитов встретился в пищеварительной

железе мидии на Патагонии (Figueras, Novoa, 2012), а всё его описание свелось к следующей информации: «Экскреторный пузырь с включениями. Ротовая присоска крупнее брюшной. Метацеркарии в цисте сложены вдвое.».

Род *Renicola* Cohn, 1904

Синонимы (из: Kharoo, 2013):

Stamparia Nezhlobinski, 1926

Anatritrenicola Odening, 1962 (подрод)

Pseudorenicola Odening, 1962

Wrightrenicola Odening, 1962 (подрод)

С характерными чертами семейства (Gibson, 2008; Kharoo, 2013). Семенников два, симметричные, лежат вплотную друг к другу, могут перекрываться. Яичник дольчатый или нет. Желточники от немногочисленных до множественных, располагаются латерально в средней трети тела. Паразиты почек водоплавающих и рыбоядных птиц морских и солоноватоводных акваторий. Типовой вид – *Renicola pinguis* (Mehlis in Créplin, 1846) Cohn, 1904.

Для *Renicola* характерен триксенный тип жизненного цикла (рис. 2). Первый промежуточный хозяин у тех видов реникол, для которых он известен, – брюхоногие моллюски родов *Littorina*, *Turritella*. Развивающиеся в них церкарии принадлежат к так называемой группе *Rhodometopa*, а типовым «видом» этой группы является *Cercaria rhodometopa* Perez, 1924 (Wright, 1956). В качестве дополнительных хозяев *Renicola* зарегистрированы двустворчатые и брюхоногие моллюски, а также мелкие пелагические рыбы. К слову, мне приходилось довольно часто находить этих метацеркарий у североморского шпрота.

В составе рода насчитывается 57 видов (<https://insects.tamu.edu/.../Renicolidae>), у мидий обнаружены метацеркарии 3 из них. Кроме того, в нескольких публикациях приведена информация о регистрации у мидии обыкновенной метацеркарий реникол, чья видовая принадлежность не установлена, и они указаны как *Renicola* sp. Заражение мидий церкариями реникол происходит пассивно, когда те затягиваются током воды через вводный сифон в её мантийную полость (Прокофьев, Галактионов, 2009).

Несмотря на то, что у птиц черноморского побережья Украины и Крыма зарегистрировано несколько видов *Renicola*, личиночные стадии этих трематод у беспозвоночных и пелагических рыб в данном регионе пока не найдены.

***Renicola roscovita* (Stunkard, 1932) Werding, 1969 (рис. 76)**

Синоним: *Cercaria roscovita* Stunkard, 1932

Х о з я и н: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная (в природе и эксперименте).

Локализация: пальпы, пищеварительная железа, края мантии; в ноге встречаются редко (Lauckner, 1983).

Районы обитания: южная Балтика, Каттегат, Скагеррак, воды Дании, западного побережья Швеции, южная и юго-восточная части Северного моря, Ла-Манш, атлантическое побережье Франции (Аркашон, Росков) (Billgren, Håkansson, 1980; Buck et al., 2005; Fjälling et al., 1980; Goater, 1989; Granovich, Mikhailova, 2004; Krakau, 2004; Lauckner, 1983, 1984b; de Montaudouin et al., 2000; Svärth, 1999; Svärth, Johannesson, 2002; Svärth, Thulin, 1985; Thieltges, 2006; Thieltges et al., 2006).

Историческая справка. Вид впервые описан по церкариям, обнаруженным у гастроподы *Littorina saxatilis* в районе Роскова (побережье Бретани, Франция) как *Cercaria roscovita* Stunkard, 1932 (Stunkard, 1932). В 1969 г. появилась публикация, автор которой (Werding, 1969) сообщил, что в почках чайки серебристой им найдена взрослая форма *Cercaria roscovita*, зарегистрированной им же у *Littorina littorea* в водах о. Гельголанд (южная часть Северного моря). Трематода была отнесена к роду *Renicola* и описана как *R. roscovita*. К новому виду отнесены также – правда, под ?, – *Cercaria parvicaudata* Stunkard et Shaw, 1931 и *Renicola thaidus* Stunkard, 1964 (см. далее).

В этой связи следует напомнить о безуспешных попытках Г. Станкарда (Stunkard, 1971) скормить чайке тысячи экз. *C. parvicaudata*, чтобы получить половозрелую форму. Исходя из отрицательного результата этих экспериментов, он сделал вывод: *R. roscovita*, *C. parvicaudata* и *R. thaidus* являются отдельными видами.

В 1970 г. К. Оденинг (Odening, 1970) перенёс *R. roscovita*, а также *R. thaidus* в созданный им новый род *Pseudorenicola*¹, однако многие ведущие специалисты-систематики не поддерживали его.

По мнению ряда исследователей, *R. roscovita* является самым массовым паразитом двустворчатых моллюсков в Северном море (Thieltges, Rick, 2006).

Описание. Метациркории заключены в мелкие шарообразные цисты диаметром 0.15 мм, количество которых в одном моллюске может достигать нескольких тысяч экз. (Buck et al., 2005).

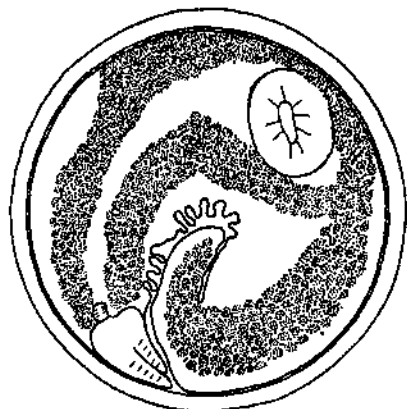


Рис. 76 *Renicola roscovita*, метациркория в цисте (из: Werding, 1969)

По другим данным (Werding, 1969), размеры цист 0.16 – 0.18 мм; толщина стенки цисты 6 – 8 μm . Сквозь оболочку цисты просвечивает заполненный мелкими тёмными гранулами крупный Y-образный экскреторный пузырь, чьи боковые ветви доходят до фаринкса. Хо-

рошо видны присоски. Цисты в организме моллюска увеличиваются в размерах, что явно связано с ростом личинки.

Биология, экология, распространение. Степень заражённости мидий метациркориями *R. roscovita* повсеместно довольно высока, но всё же зависит от района исследования, иначе говоря, от возможности реализации жизненного цикла паразита в тех или иных условиях. К примеру, на западе Швеции в 1979 г. мидии естественных поселений были заражены рениколой на 95 % при максимальной интенсивности инвазии, достигающей 6400 экз., а коллекторные – всего на 3 % (Fjälling et al., 1980). В марте – мае 1984 г. в двух естественных популяциях этого же региона метациркории были выявлены соответственно у 96 и 100 % мидий (интенсивность инвазии достигала 788

¹ Odening K. New hosts for some bird trematodes from Latin America and South Asia // An. Inst. Biol. Univ. Nac. Aut. Mexico, Zoologia. – 1970. – 41, 1. – P. 109 – 119.

экз.), а на плантациях – у 4 и 12 % (ИИ – 98 экз.) (Svårdh, Thulin, 1985). В популяции мидий в водах Дании на севере и юге пролива Скагеррак их заражённость рениколой колебалась от 4 до 54 %, причём моллюски из северных районов оказались инвазированы сильнее особей из южных акваторий (Svårdh, 1999; Svårdh, Johannesson, 2002).

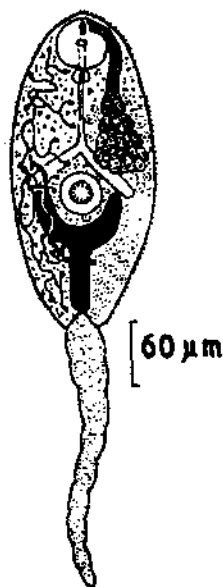
У берегов Германии в акватории о. Зюльт (Северо-Фризские о-ва) метацеркарий *R. roscovita* зарегистрировали у 97.2 % мидий при интенсивности инвазии 1 – 1311 экз. (Krakau, 2004). По другим данным (Thieltges et al., 2006), в прибрежье Германии средняя экстенсивность инвазии мидий этими метацеркариями составила 97.9 ± 2.4 %, а интенсивность – 84.2 ± 83.2 экз. В эстуарии реки Икси (Ламанш) этот паразит обнаружен у 90 – 100 % мидии обыкновенной, по 1 – 855 цист в моллюске (Goater, 1989).

Известно, что количество инцистированных метацеркарий *R. roscovita* в мидии может достигать нескольких тысяч экз. (Billgren, Håkansson, 1980; Buck et al., 2005; Fjälling et al., 1980; Svårdh, Thulin, 1985).

Помимо мидий, метацеркарии *R. roscovita* найдены у двустворчатых моллюсков *Cerastoderma edule*, *C. glaucum*, *Venerupis aurea*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Ensis americanus*, *Crassostrea gigas*, а также у гастропод *Littorina littorea*, *L. saxatilis*, *L. obtusata*, *L. fabalis*, *Nassa nitida*, *Crepidula fornicata* (Fleury et al., 1999; Freitas et al., 2014; Granovich, Mikhailova, 2004; Hansson, 1998; Krakau et al., 2006; Lassale et al., 2007; Lauckner, 1971, 1984b; Loos-Frank, 1967; Thieltges et al., 2006; и др.).

Локализация метацеркарий в организме моллюсков – мидий, церастодерм и мии – в значительной степени зависит от размера хозяина, т.е. от пространства, доступного для инцистирования большого количества личинок. К примеру, у очень молодых сердцевидок со средней длиной раковины 6.86 мм пальпы очень тонкие, в них мало места, а потому большая часть личинок оседает по краю мантии и в висцеральной массе (Lauckner, 1983). По мере роста моллюска наблюдается увеличение встречаемости цист в пальпах, и у самых крупных мидий и сердцевидок они могут быть так плотно заполнены цистами, что это серьёзно нарушает их функциональную активность.

Первый промежуточный хозяин *R. roscovita* – брюхоногие моллюски *Littorina littorea*, *L. obtusata*, *L. saxatilis* (Blakeslee et al., 2011; Davis, 1971-1973; Granovich, Mikhailova, 2004; James, 1968, 1971; Lauckner, 1983, 1984a, 1984b; Pohley, 1976; Robson, Williams, 1971; Thieltges, Rick, 2006; Werding, 1969; и др.), а также *Turritella communis* (Stunkard, 1932). Полный цикл развития трематоды детально изучен в эксперименте (Werdning, 1969).



Оптимальная температура воды для выхода церкарий (рис. 77) из моллюска составляет 20°C, а при 10, 15 и 25°C количество церкарий, покинувших хозяина, значительно снижается. Вместе с тем, при повышении температуры уменьшается выживаемость церкарий (Thieltges, Rick, 2006).

Рис. 77 *Rencicola roscovita*, церкария (из: James, 1968)

Окончательные хозяева *R. roscovita* – околотовные птицы, в основном чайки. К примеру, при исследовании чайки серебристой у побережья Северо-Фризских о-вов в Северном море эта трематода была обнаружена почти в каждой из них (Lauckner, 1983).

Патогенное влияние на мидий. Метацицеркарии *R. roscovita* негативно влияют на рост мидий, что обусловлено несколькими факторами. Прежде всего, при внедрении церкарий в соответствующий орган моллюска и последующем процессе формирования вокруг личинки цисты наблюдается разрыв тканей хозяина. Локализирующиеся в пальпах и висцеральной массе цисты, особенно в тех случаях, когда их количество достигает нескольких тысяч, фактически мешают нормальному процессу добычи пищи моллюском (Lauckner, 1983). И, наконец, рост цист, происходящий в организме моллюска, также связан с энергетическими потерями последнего (Thieltges, 2006). В целом, рост мидий негативно коррелирует с количеством локализующихся в их организме метацицеркарий *R. roscovita*, но особенно значительно оно выражено у моллюсков в зоне прилива-отлива, т.е. в местах наибольшего скопления и кормёжки птиц.

Питающиеся мидиями птицы – гага обыкновенная, чайки – предпочтительно употребляют в пищу более мелких моллюсков. Следовательно, уменьшение размеров мидий, обусловленное их замедленным ростом, при одновременно огромном количестве метацеркарий в них значительно увеличивает шансы паразита попасть к окончательному хозяину. Автор данного исследования подчёркивает, что поскольку заражение мидии метацеркариями *R. roscovita* может оказывать серьёзное влияние на её рост, то это может повлечь за собой негативные экономические последствия для хозяйств по культивированию этих моллюсков.

Renicola thaidus Stunkard, 1964 (рис. 78)

Х о з я и н: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная.

Л о к а л и з а ц и я: жабры, стенка наджаберных камер, мантия, нога.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: западное побережье Швеции, Исландия, атлантическое побережье Франции и Северной Америки, тихоокеанское побережье Канады (Ванкувер) (Ching, 1991; Granovich, Mikhailova, 2004; Stunkard, 1964).

Историческая справка. В начале 1960-х годов у моллюска *Nucella* (= *Thais*) *lapillus*, обитающего у атлантических берегов США (район Вудс-Хола), были найдены церкарии неизвестного рениколидного вида, которыми успешно заразили двустворчатых моллюсков – мидию съедобную и гребешка морского (Stunkard, 1964). При экспериментальном заражении мидий церкарии проникали в них и инцистировались в огромном количестве. Содержащих метацеркарий моллюсков затем скормили птенцам чаек, при вскрытии которых в их почках были найдены взрослые трематоды рода *Renicola*, оказавшиеся представителями нового вида – *Renicola thaidus* Stunkard, 1964 (Stunkard, 1964, 1983).

Уже в нынешнем, 21-м столетии, в результате генетических исследований *Renicola thaidus*, паразитирующей у моллюска *N. lapillus* в Исландии, и *Renicola somateriae* Belopolskaya, 1952, паразита почек гаги из этого же региона, исследователи (Skirnisson et al., 2002-2003) высказали мнение, что в действительности это – две развивающиеся стадии одного и того же вида.

Описание. Метациркрии заключены в цисты от овальной до сферической формы, диаметром 0.12 – 0.16 мм, толщина стенки которой составляет 8 – 9 μm . Для сравнения: размеры зрелых церкарий составляют 0.25 – 0.38 x 0.06 – 0.13 мм. Тегумент с заостренными шипиками, которые по направлению к заднему концу тела постепенно уменьшаются в размерах и количестве. Формула экскреторной системы [(3+3+3) + (3+3+3)]. Личинки на стадии метациркрии в цисте не растут, и поэтому цисты в мидиях не увеличиваются в размерах (Stunkard, 1964). Взрослые формы – одни из самых мелких среди *Renicola*, 0.7 – 1.16 x 0.4 – 0.6 мм.

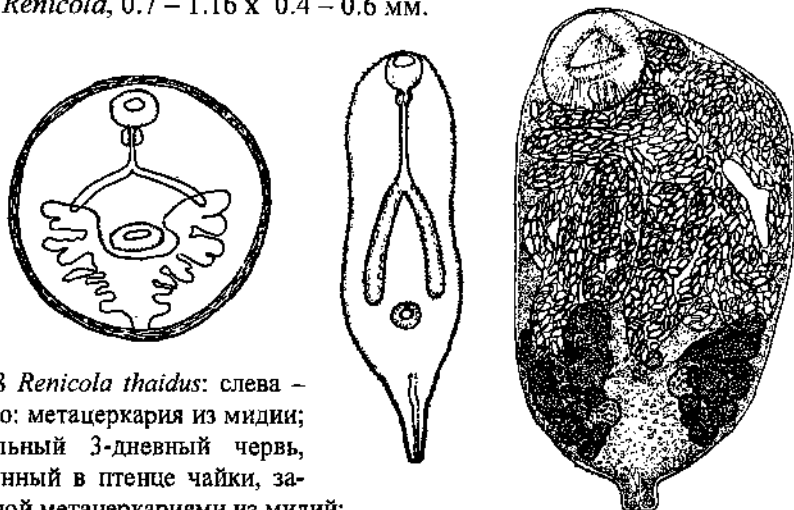


Рис. 78 *Renicola thaidus*: слева – направо: метациркрия из мидии; ювенильный 3-дневный червь, полученный в птенце чайки, заражённой метациркриями из мидий; взрослая трематода (из: Stunkard, 1964)

Биология, экология, распространение. А. И. Гранович и Н. А. Михайлова (Granovich, Mikhailova, 2004) приводят сводные данные о встречаемости метациркрий *Renicola thaidus* и *R. roscovita* у мидий вдоль западных берегов Швеции в 10 км от пролива Скагеррак: у о. Салтё (Saltö) ими заражено 5.7 – 54.55 % мидий, у о. Уршолмен (Ursholmen) – 23 – 100 %.

Первый промежуточный хозяин трематоды – моллюск *Nucella lapillus* (Прокофьев, 2001, 2006; Granovich, Mikhailova, 2004; Sannia, James, 1977; Stunkard, 1964).

В этой связи несомненный интерес представляет информация исследователей (Sannia, James, 1977), изучавших встречаемость ли-

чинок трематод у моллюсков в прибрежных водах Исландии. По их данным, наиболее распространёнными в регионе были церкарии *R. thaidus*, поражавшие от 34 до 100 % *N. lapillus*. Однако ни у одной мидии, собранной в тех же точках, что и заражённые гастроподы, метацеркарии *R. thaidus* не были найдены. На этом основании авторы сделали вывод, что в исландских водах дополнительным хозяином данного вида является какой-то иной моллюск.

В первые часы своей жизни после выхода из моллюска церкарии *R. thaidus* обладают положительным фототаксисом, но через 6 ч эта направленная фотореакция исчезает (Прокофьев, 2001). Наличие временного положительного фототаксиса явно способствует более широкому расселению церкарий в пространстве, а, следовательно, повышает шансы их попадания во второго промежуточного хозяина – двустворчатых моллюсков, ведущих практически неподвижный образ жизни. Тем самым обеспечивается более равномерное распределение инвазионного начала в их поселениях.

Помимо мидий, метацеркарии *R. thaidus* найдены у двустворчатых моллюсков – *Argopecten irradians* и *Gemma gemma*, а также гастропод *Littorina littorea*, *L. saxatilis*, *Nucella lapillus* (Galaktionov, Skirnisson, 2000; Granovich, Mikhailova, 2004; Stunkard, 1964, 1983).

Окончательные хозяева *R. thaidus* – чайки, в том числе серебристая.

***Renicola* spp.**

В нескольких публикациях сообщается о находках у мидии обыкновенной метацеркарий реникол, чья видовая принадлежность не устанавливалась (*Renicola* sp.). Судя по содержанию таких работ, их авторов для решения поставленных перед ними задач вполне устраивало определение зарегистрированных у мидий рениколид на уровне рода (Галактионов и др., 2010; Le Dréan-Quénechdu et al., 2001; Trébault et al., 2001). Например, французские исследователи (Trébault et al., 2001), изучая последствия разлива нефти в результате произошедшей 12 декабря 1999 г. у атлантического побережья Франции аварии танкера «Эрика» (тогда в море попало 20 тыс. т нефти), отмечают у мидий метацеркарий *Renicola*.

Метацеркарии *Renicola* sp. были объектом изучения сезонных колебаний встречаемости этих паразитов у беломорских мидий, в результате чего выяснилось, что значения этого параметра во все сезоны года составляли 75 – 80 % (Галактионов и др., 2010). Однако индекс обилия имел тенденцию роста с июня по октябрь. Зимой часть заражённых моллюсков погибала, и к июню индекс обилия паразита снижался.

На примере паразитирующих у мидий метацеркарий двух видов трематод – *Renicola* sp. и *Psilostomum brevicolle* было изучено влияние степени заражённости моллюсков на питание кулика-сороки, зимующего в эстуарии реки Икс (Ехе) (Англия) (Le Dréan-Quénechdu et al., 2001). Показано, что количество метацеркарий, попадающих к кулику с мидиями за день, варьирует в зависимости от места кормёжки птиц и размера моллюсков.

Род *Nephromonorch* Leonov, 1958

Синоним: *Neorenicola* Odening, 1962

Данный род был установлен для *Renicola* с одним семенником (см. стр. 172). Типовой вид – *Nephromonorcha skrzjabini* Leonov, 1958; описан от чайки и чегравы черноморского побережья².

Nephromonorch *lari* (Timon-David, 1933) (рис. 79)

Синонимы: *Renicola lari* Timon-David, 1933

Neorenicola lari (Timon-David, 1933) Vaidova, 1970

Х о з я и н: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная.

Л о к а л и з а ц и я: не указана.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: литораль о. Беринга (Командорские о-ва) (Цимбалюк и др., 1976).

Историческая справка. Единственное сообщение о регистрации метацеркарий *N. lari* (= *Renicola lari*) содержится в статье дальневосточных коллег (Цимбалюк А. и др., 1976). Причём отнесены

² Леонов В. А. Гельминтофауна чайковых птиц Черноморского заповедника и сопредельной акватории Херсонской области // Учён. зап. Горьск. пед. ин-та; биол.-геогр. ф-т. – 1958. – 20. – С. 266 – 296.

найденные личинки к данному виду, как явствует из текста статьи, априори (Цимбалюк А. и др., 1976; стр. 146). Уже после выхода в свет цитируемой работы появилась публикация французских исследователей, посвящённая расшифровке жизненного цикла *Renicola lari* (Prévôt, Bartoli, 1978). Выяснилось, что в Средиземном море первый промежуточный хозяин этой трематоды – брюхоногие моллюски рода *Cerithium* – *C. lividulum* (= *C. mediterraneum*) и *C. vulgatum* (= *C. rupestre*), дополнительный – рыбы, прежде всего, атерины, у которых метацеркарии локализуются в печени. Взрослые формы были получены при экспериментальном заражении чаек – серебристой и озёрной.

Описание (по: Цимбалюк и др., 1976). . Метацеркарии заключены в мелкие (0.27 мм в диаметре), сферические цисты с двойной оболочкой. Наружная оболочка бесцветная, толщиной 0.04 – 0.05 мм, пронизана редко разбросанными вкраплениями, внутренняя – тёмная и в 4 – 5 раз тоньше, 0.09 – 0.1 мм. Личинка в цисте сложена вдвое. Извлечённая из цисты личинка имеет в длину 0.28 и ширину 0.14 мм.

Тегумент с мелкими, редкими шипиками. Субтерминальная ротовая присоска диаметром 0.06, брюшная присоска 0.05, фаринкс 0.02 мм.

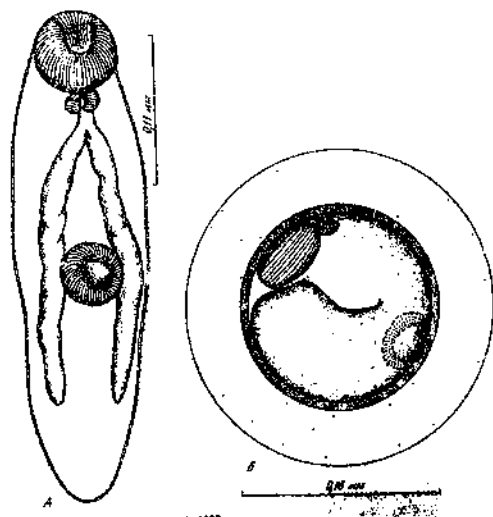


Рис. 79 *Nephromonorchis lari* из *Mytilus edulis*: слева – метацеркария, извлечённая из цисты; справа – метацеркария в цисте (из: (Цимбалюк и др., 1976, как ?*Renicola lari*)

Биология, экология, распространение. Заражённость мидий метацеркариями *R. lari* на литорали о. Беринга составила 90.1 % при интенсивности инвазии 1 – 51 экз. (в среднем 9.5) (Цимбалюк и др., 1976).

Исследователи попытались получить взрослую форму найденных у мидий метацеркарий, скормив 11-дневному птенцу чайки серокрылой в течение 4 дней 67 мидий, заражённых рениколами. При вскрытии птицы в её почках обнаружили 14 неполовозрелых трематод, длина тела которых увеличилась до 0.35 – 0.41, а ширина осталась примерно той же – 0.11 – 0.12 мм (см. выше).

Непродолжительность эксперимента, к сожалению, не позволила получить половозрелых трематод. «Однако, учитывая, что мидии (*M. edulis*) играют не последнюю роль в питании чайковых птиц, мы априорно относим данных метацеркарий к виду *R. lari*, который на Командорских островах у этих птиц обычен» (Цимбалюк А. и др., 1976; стр. 146).

В Беринговом море на о. Беринга метацеркарии данного вида встретились также у *Nucella lima* (46.1 %; 1 – 1000 экз., в среднем 32.5) и *Vuccinum baeri* (21 %; 1 – 4 экз., в среднем 1.3). Столь высокое количество метацеркарий, встречающихся в первом из них, поразительно, особенно если учесть, что экстенсивность его заражения в два раза ниже, чем мидий.

Окончательные хозяева *N. lari* – чайки обыкновенная, серебристая, сизая, большая морская, озёрная, малая, чернохвостая, серокрылая, крачки обыкновенная и малая, поморник короткохвостый, скопа, моёвка обыкновенная, говорушка красноголовая, гагара краснозобая (Некрасов и др., 2008; Смогоржевская, 1976; Цимбалюк и др., 1976; Kennedy, Frelier, 1984; Matskási, 1974; Prévôt, Bartoli, 1978; и многие др.).

Ареал вида включает Балтийское, Баренцево, Средиземное, Чёрное и Каспийское моря, Приморье, Курильские и Командорские о-ва, водоёмы Украины, Крыма, Венгрии, Польши, Западной Сибири, Канады, озеро Байкал.

***Cercaria parvicaudata* Stunkard et Shaw, 1931 (рис. 80, 81)**

Х о з я и н: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная

Л о к а л и з а ц и я: в основном нога (Lauckner, 1983), ткани ротовых лопастей, жабр, мантии, пищеварительной железы (Крапивин, 2012; Крапивин, Шуныкина, 2012); или же исключительно печень (Nikolaev et al., 2006).

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: Кандалакшский залив Белого моря, Баренцево море, атлантическое побережье США (Крапивин, 2012; Крапивин, Шунькина, 2012; Николаев, 2008, 2012; Николаев, Галактионов, 2012; Чубрик, 1966; Lauckner, 1983; Nikolaev, Galaknionov, 2011; Nikolaev et al., 2006).

Историческая справка. *Cercaria parvicaudata* впервые описана из гастроподы *Littorina littorea* из района Вудс-Хола (атлантическое побережье США) (Stunkard, Shaw, 1931), а затем более подробно исследована Г. Станкардом (Stunkard, 1950), отметившим её большое сходство с *C. roscovita*. Последний был описан им же (Stunkard, 1932) от *Littorina saxatilis* из района Роскова, Франция.

В. В. Прокофьев с коллегами (Прокофьев и др., 2001), описывая особенности дыхания и двигательной активности *C. parvicaudata*, рассматривают её представителем рода *Renicola* как *Renicola* sp. Об этом же писал Г. Станкард ещё в 1970 г. (Stunkard, 1970). Кстати, тогда же он высказал предположение о возможной идентичности *C. parvicaudata* и *C. roscovita* (напомню, что *C. roscovita* является личиночной стадией трематоды *Renicola roscovita*). Действительно, морфологически эти церкарии очень похожи, но вполне возможно, что различаются специфически (Lauckner, 1983). Однако позже Г. Станкард (Stunkard, 1971) пришёл к заключению, что *C. parvicaudata*, *R. roscovita* и *R. thaidus* являются отдельными видами.

Описание. Метациркарии заключены в цисты правильной сферической формы с совершенно прозрачными стенками. Толщина стенок в начале инцистирования небольшая, но с ростом метациркарии она увеличивается (рис. 80).

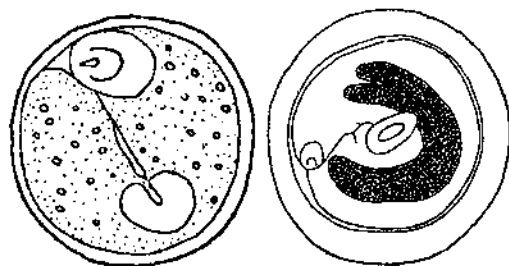


Рис. 80 *Cercaria parvicaudata*: слева – недавно инцистировавшаяся личинка; справа – сформировавшаяся метациркария в цисте (из: Чубрик, 1966).

Максимальные размеры цист достигают 0.18 x 0.19 мм (Чубрик, 1966). Свернувшаяся внутри цисты личинка также совершенно прозрачная. У неё хо-

рошо различимы обе присоски и заполненный гранулами экскреторный пузырь. Личинка внутри цисты находится в подвижном состоянии и совершает вращательные движения.

Биология, экология, распространение. Заражённость мидий метацеркариями *C. parvicaudata* в Кандалакшском заливе Белого моря, по данным разных авторов, составляет: 90 – 100 % (Николаев, 2008), 0 – 87.5 % (по 1 – 174 экз. в моллюске) (Крапивин, Шунькина, 2012), или же в среднем 91.6 ± 2.4 % (25.3 ± 2.5 экз.) (Nikolaev et al., 2006). Инвазия мидий происходит с середины июня по конец октября (Николаев, 2008), а самая высокая заражённость наблюдается с июля по сентябрь (Nikolaev, Galaknionov, 2011). Первые из цитируемых авторов отмечают высокую поражённость моллюсков, как в литоральных, так и в сублиторальных поселениях.

К. Е. Николаев с коллегами (Nikolaev et al., 2006) подчёркивают, что встречаемость метацеркарий в мидиях зависит от их размера: моллюски первой возрастной группы заражены на 78 ± 5.3 %, а 3-летние особи – на 88 ± 4.2 %. С возрастом увеличивается и средняя интенсивность инвазии: у однолетних моллюсков она составляет 0.8 ± 0.3 экз., у 7-летних – 10.7 ± 1.0 , у 8-летних особей – 18.9 ± 2.5 , однако у 9-летних мидий она падает до 6.3 ± 1.4 экз. Последнее, скорее всего, обусловлено селективной элиминацией наиболее заражённых особей (Николаев, 2012).

В тёплый сезон доля личинок, успешно инцистировавшихся в мидии, составляет 47 – 50 % (Николаев, Галактионов, 2012; Nikolaev, Galaknionov, 2011). Поскольку длительность их жизни в моллюске достигает 3.5 лет, это приводит к накоплению большого числа паразитов в организме второго промежуточного хозяина.

Однако, по данным Г. К. Чубрик (1966), метацеркарии у мидий встречались единично, и только в случае помещения в сосуд с моллюсками зрелых, хорошо плавающих церкарий, сохранявших жизнеспособность в течение 3 сут., количество метацеркарий в них было намного больше.

Первый промежуточный хозяин *C. parvicaudata* – брюхоногие моллюски рода *Littorina* – *L. littorea*, *L. obtusata*, *L. saxatilis* (Николаев, Галактионов, 2012; Подлипаев, 1975; Прокофьев, 2006; Про-

кофьев и др., 2001; Blakeslee et al., 2011; James, 1968; Newell, 1986; Nikolaev et al., 2006; Skirnisson et al., 2002-2003; Stunkard, 1983; Stunkard, Shaw, 1931). С. Ф. Марасаев (1987) сообщает о разовых – по его мнению, случайных – находках этих церкарий на шельфе Баренцева моря у моллюсков *Buccinum undatum* и *Neptunea despecta*. Поскольку география обнаружения церкарий у моллюсков гораздо шире, чем находки метацеркарий этой трематоды у мидий, то в будущем, видимо, следует ожидать обнаружения *C. parvicaudata* у мидий в новых районах. Например, *C. parvicaudata* зарегистрирована у литорин на островах Сцилли в Кельтском море (Newell, 1986), на юго-западном побережье Уэльса в Англии (James, 1968), в Исландии (Skirnisson et al., 2002-2003) и т.д., однако информация об их встречаемости у мидий в этих районах пока отсутствует.

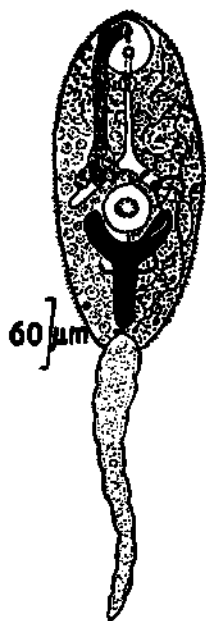


Рис. 81 *Cercaria parvicaudata*, церкария (из: James, 1968)

Из одной литорины *L. littorea*, заражённой спороцистами *C. parvicaudata*, в среднем за сутки выходит 2266 ± 122 (1053 – 3404) церкарий (Nikolaev et al., 2006). Столь высокая продуктивность спороцист не должна удивлять, поскольку она обусловлена компенсацией тех крайне ограниченных возможностей, которыми обладают церкарии для успешного продолжения жизненного цикла.

Если признать валидность *C. parvicaudata*, т.е. рассматривать её как самостоятельный вид, то приходится констатировать, что окончательный хозяин трематоды пока не известен. Г. Станкард (Stunkard, 1971) как-то попытался получить взрослую форму этой трематоды, скармливая в течение довольно продолжительного времени тысячи метацеркарий только что вылупившимся птенцам чайки серебристой и нескольких других морских птиц, но взрослых рениколид не обнаружил ни в одном из них.

В основном мелкие уплощённые черви с маленькой ротовой присоской. Брюшная присоска отсутствует. Шипики на тегументе есть или отсутствуют. Характерная черта трематод данного семейства – наличие на брюшной поверхности папилл или складок (у некоторых родов они отсутствуют). Фаринкс отсутствует, пищевод короткий, кишечные ветви простые, длинные, иногда соединяются позади яичника. Семенники у большинства родов симметричные, латеральные у заднего конца тела и разделены яичником и окончаниями простых кишечных ветвей. Сумка цирруса хорошо развита, содержит внутренний семенной пузырь, простатическую часть и длинный циррус. Половое отверстие открывается медианно или субмедианно в районе кишечной бифуркации. Тельце Мелиса медианное, всегда впереди яичника. Яичник обычно дольчатый, медианный. Иногда имеется маточный семяприемник. Матка занимает треть или три четверти тела. Метратерм хорошо развит. Яйца с одним или несколькими филламентами (иногда те отсутствуют) на обоих полюсах. Желточники в двух группах или рядах в задней половине тела. Паразиты пищеварительного тракта (чаще всего кишечника) околородных птиц (в том числе домашних гусей, уток), а также млекопитающих (включая крупный рогатый скот, овец, коз). Типовой род *Notocotylus* Diesing, 1839.

В составе семейства 13 родов (<https://insects.tamu.edu/.../Notocotylidae>). У всех нотокотилид, чей жизненный цикл известен, развитие проходит с участием только одного промежуточного хозяина, первого. В этой роли выступают брюхоногие моллюски, а покидающие их церкарии инцистируются во внешней среде на любом подходящем субстрате – на раковине моллюсков и ракообразных, на водорослях, песчинках и т.п. Иногда метацеркарий находят в том же хозяине, в котором происходило развитие церкарий. Продолжительность жизни метацеркарий нотокотилид, инцистировавшихся во внешней среде, довольно велика – до 7 – 8 мес. (Dönges, 1969).

У мидий зарегистрированы метацеркарии только одного рода – *Paramonostomum* Lühe, 1909.

Род *Paramonostomum* Lühe, 1909

Синонимы (из: <https://insects.tamu.edu/.../Notocotylidae>):

Hofmonostomum Harwood, 1939

Neoparamonostoma Lal, 1936

Paramonostomum (*Paramonostomoides*) Yamaguti, 1971

С характерными чертами семейства (Barton, Blair, 2005; Lal, 1936). Очень мелкие трематоды с удлинённым или овальным телом. Тегумент иногда с мелкими шипками. Папиллы или кольца на брюшной поверхности и фаринкс отсутствуют. Кишечные ветви доходят почти до заднего конца тела и заканчиваются медианно к семенникам. Семенники латеральные, симметричные, у заднего конца тела. Наружный семенной пузырёк хорошо развит. Сумка цирруса медианная, дубинкообразная, сужающаяся кпереди. Половое отверстие открывается выше уровня кишечной бифуркации. Яичник между семенниками. Петли матки занимают три четверти тела. Яйца с филламентом на каждом полюсе. Желточные фолликулы в двух боковых полях. Эскреторный пузырь Y-образный. Паразиты кишечника и ректума птиц. Типовой вид – *Paramonostomum alveatum* (Mehlis in Créplin, 1846).

Трематоды данного рода, паразитирующие у птиц во взрослом состоянии, при высокой численности могут представлять серьёзную угрозу для здоровья своих хозяев, особенно птенцов (см. далее).

Род объединяет 53 вида (<https://insects.tamu.edu/.../Notocotylidae>). Однако некоторые виды описаны только по одному экземпляру, без учёта возможных колебаний тех или иных признаков, связанных с возрастом и степенью зрелости червя, степенью уплощения препарата под давлением покровного стекла и т.д. (Stunkard, 1967).

У мидий зарегистрированы метацеркарии *P. alveatum*.

Paramonostomum alveatum (Mehlis in Créplin, 1846) Lühe, 1909
(рис. 82)

Синоним: *Monostoma alveatum* Mehliis, 1846

Х о з я и н: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная.

Л о к а л и з а ц и я: поверхность раковины, мантийная полость.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: Белое море (Зеликман, 1966; Кулачкова, 1954).

Историческая справка. См. выше.

Описание. Метациркарии заключены в цисты тёмно-коричневой окраски, шлемообразной формы. При взгляде сверху видно, что края цисты неровные. Оболочка цист состоит из двух слоёв – внутреннего, тонкого и прозрачного, и наружного, толстого и менее прозрачного. Стенка цисты относительно герметична и препятствует высушиванию её содержимого. Личинка внутри цисты подвижна, и, если не погибает, то остаётся инвазионной в течение длительного времени – недель, а возможно, и месяцев (Stunkard, 1967).

Диаметр цисты с оболочками 0.19 – 0.21, без оболочек 0.153 – 0.186, высота цисты 0.124 мм. Длина тела инцистирующихся церкарий 0.219 – 0.279, ширина 0.134 – 0.170, диаметр ротовой присоски 0.011 – 0.048 мм (Зеликман, 1966). У личинки в цисте хорошо видны крупные конкреции, заполняющие выделительную систему, и тёмные полосы, протянувшиеся от глазных пятен к заднему концу тела. По другим данным (Stunkard, 1967), диаметр цист 0.15 – 0.16 мм.

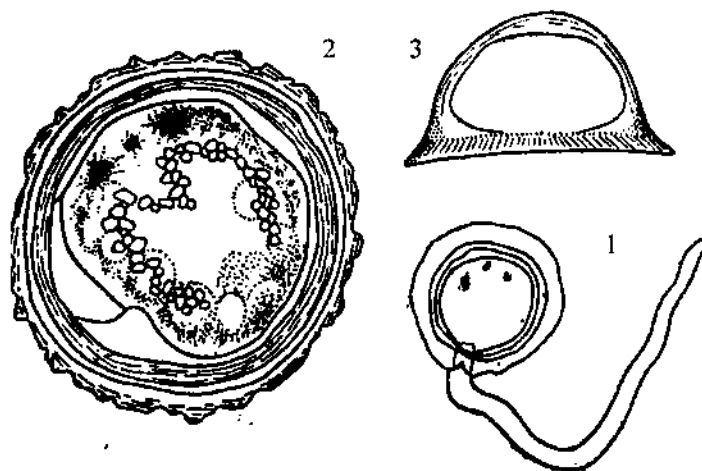


Рис. 82 *Paramonostomum alveatum*: 1 – церкария в процессе инцистирования; 2 – инцистированная метациркария; 3 – циста, вид сбоку (из: Зеликман, 1966)

Биология, экология, распространение. В Кандалакшском заливе Белого моря метацеркарии парамоностомы были обнаружены у 28.1 % мидий, а среднее количество цист на одном моллюске составляло 3 экз., при максимуме в 100 цист (Кулачкова, 1954). По данным Э. А. Зеликман, (1966), среди заражённых мидий у 3.12 – 38.86 % особей метацеркарии встретились на раковине, а у 1.5 – 18.9 % – в мантийной полости.

Первый промежуточный хозяин *P. alveatum* – моллюски семейства гидробиевых: *Ecrobia ventrosa* (= *Hydrobia ventrosa*), *Peringia ulvae* (= *Hydrobia ulvae*), *Spurwinkia salsa* (= *Hydrobia salsa*) (Галактионов и др., 2002; Зеликман, 1966; Кулачкова, 1954; Чубрик, 1966; Probst, Kube, 1999; Stunkard, 1967; и др.).

Г. К. Чубрик (1966) подчёркивает, что редии¹ и церкарии *P. alveatum* ни разу не были найдены ею у моллюсков Баренцева моря, тогда как на Белом море это – обычный паразит *Peringia ulvae*, у которой они локализируются в печени и гонаде. Церкарии *P. alveatum* были обнаружены ею у 35 % гидробий в Гридинской губе, 5 – 10 % – на островах Онежского залива и 44 % – в Кандалакшском заливе. По данным Э. А. Зеликман (1966), в Кандалакшском заливе Белого моря церкарии *P. alveatum* встречались у 9.5 – 44 % гидробий. Однако в начале 2000-х годов К. В. Галактионов с соавт. (2002) приводят более низкие показатели поражённости беломорских моллюсков этой трематодой – 1.4 ± 0.49 %. Возможно, что за те десятилетия, которые разделяют работы названных исследователей, в экосистеме Белого моря произошли определённые изменения, отразившиеся и на численности популяции трематоды *P. alveatum* в этом водоёме.

Церкарии *P. alveatum* моностомного типа, обладают положительным фототаксисом. В опытах, покинув моллюска, они концентрируются на освещённой стороне сосуда. Во внешней среде церкарии инцистируются на раковине или крышечке того же моллюска, из которого вышли, на раковинах и/или внутри мелких литорин, мидий, а также на слоевищах фукоидов, листьях zostеры, поверхности кам-

¹ Г. К. Чубрик называет их спороцистами (Чубрик, 1966; стр. 125), тогда как у нотокотилидных трематод, в том числе и рода *Paramonostomum*, церкарии развиваются в редиях. Скорее всего, это – описка, т.к. далее по тексту церкарии других представителей нотокотилид описаны ею как развивающиеся в редиях.

ней, песчинок, на гаммарусах и в них. Э. А. Зеликман (1966) сообщает, что она встречала цисты, сцепленные плоской стороной с поверхностной плёнкой воды.

В процессе инцистирования церкария прикрепляется к субстрату ротовой присоской, её тело сокращается до округлой формы, хвост, как правило, отбрасывается, и по всем сторонам из заполняющих паренхиму тела одноклеточных цистогенных желез извергается цистогенный материал. Первоначально тело церкарии окружается тонкой прозрачной оболочкой, а уже затем наращивается вторая оболочка, толстая и менее прозрачная. У старых цист гиалиновая оболочка разрушается. При благоприятных условиях весь процесс инцистирования личинки занимает 10 – 15 мин.

P. alveatum – бореально-арктический вид. Среди хозяев этого паразита – многочисленные околотовные птицы, в том числе гуси, утки, кряква, синьга, лебеди, казарка, гага, пеганка, морянка, крачки. На черноморском побережье Украины паразит обнаружен у гаги обыкновенной, лебедей – кликуна и шипуна (Корнюшин и др., 1996; Смогоржевская, 1976). При экспериментальном заражении птенцов гаги метацеркариями *P. alveatum* черви достигали зрелости за 6 – 8 дней.

Во взрослом состоянии при высокой численности эти трематоды могут быть патогенными для птиц, особенно в молодом возрасте. В. Г. Кулачкова (1954) описывает массовую гибель на Белом море птенцов гаги, основной причиной которой стала их высокая заражённость *P. alveatum*: в погибших птенцах насчитывалось до 50 тыс. парамфистом. Многочисленные трематоды, внедряясь между ворсинками кишечника, вызвали у птенцов воспаление и разрушение кишечного эпителия и мембран.

Описан также случай гибели домашних и диких уток в Испании в районе Толедо, спровоцированной их высоким заражением *P. alveatum* при одновременном отсутствии у домашних уток иммунитета к данному гельминту (Tarazona, 1974). Внешне больные утки выглядели очень изнурёнными, истощёнными, а при их вскрытии обнаружилось, что в полости тела отсутствовал полостной жир.

Некрупные черви овальной, продолговатой или грушевидной формы (Madhavi, 2008). Тегумент с шипиками. Ротовая присоска субтерминальная, брюшная расположена в передней части тела. Глотка и пищевод имеются. Кишечные ветви или узкие и длинные, или широкие и короткие. Семенников 1 или 2. Сумка цирруса крупная или маленькая, содержит семенной пузырёк, простатическую часть и вооружённый изогнутыми шипами циррус. Яичник овальный или слегка лопастной, лежит выше семенника(ов). Семяприемник имеется или отсутствует. Лауреров канал имеется. Половое отверстие располагается выше или на уровне брюшной присоски. Желточные фолликулы умеренно развиты, ограничены двумя небольшими полями. Петли матки заполняют всю заднюю половину тела. Яйца иногда с филаментами. Экскреторный пузырь трубчатый или мешковидный. Паразиты желудочно-кишечного тракта морских, реже пресноводных, рыб. Жизненный цикл триксенного типа, в роли первого и второго промежуточных хозяев выступают двусторчатые моллюски. Типовой род – *Monorchis* Monticelli, 1993.

Семейство объединяет 51 род². У мидий зарегистрированы метациркулярии единственного вида – *Paratimonia gobii* Prévot et Bartoli, 1967, причём информация об этом содержится только в одной обзорной работе (Bartoli, 1984), посвящённой трематодам морских двусторчатых моллюсков средиземноморского побережья Франции.

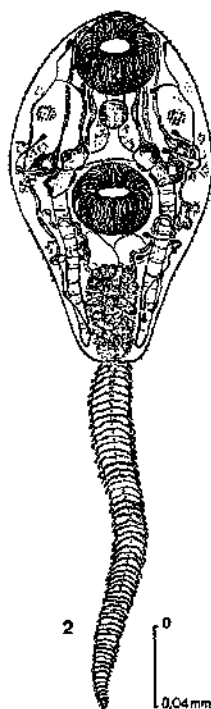
Замечу, что жизненный цикл *P. gobii* расшифрован ещё в 1970-е годы (Maillard, 1975) на материале из Средиземного моря. Установлено, что первым промежуточным хозяином данного вида трематод является абра овальная (*Abra ovata*), дополнительным – моллюски этого же вида, а также, но значительно реже, сердцевидка (*Cerastoderma glaucum*), окончательный хозяин – малый бычок-

¹ В статье «Lokhande L. U. *Opisthomonorchoides yamagutinsis* sp. nov. from the intestine of pomfret *Stromateus argentinensis* // J. Mar. Biol. Ass. India. – 1993. – 35, 1-2. – P. 229 – 232» приведена следующая информация по поводу авторства данного семейства: Monorchidae (Odhner, 1911) Nicoll, 1955

² Cribb T., Gibson D. (2014). Monorchidae Odhner, 1911. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=108453>.

бубырь *Pomatoschistus microps*. Покинувшие моллюска церкарии, относящиеся к гимноцефальному типу (рис. 83), заносятся током воды, который создаёт вводный сифон моллюска, в другую особь абры, или, реже, сердцевидку, где и инцистируются. Количество цист в одном сифоне может достигать 100 экз.

Рис. 83 Церкария *Paratimonia gobbii* (из: Maillard, 1975)



Известно, что абра – излюбленный кормовой объект некоторых рыб – живёт на мягких песчано-илистых грунтах и ведёт зарывающийся образ жизни, погружаясь в грунт на всю длину раковины. Мощный вводный сифон, способный вытягиваться в длину, в несколько раз превышающую длину раковины, находится в постоянном движении, втягивая ток воды, в котором находятся питательные частицы, а, следовательно, и церкарии *P. gobbii*. В поисках пищи бычки довольно часто обкусывают сифоны у закопавшихся в песок абр, получая вместе с пищей и цисты с метацеркариями. В данном случае мы наблюдаем идеальную приспособленность паразита к попаданию в окончательного хозяина.

Что касается мидии средиземноморской, у которой были обнаружены метацеркарии *P. gobbii*, то, скорее всего, это – явно нетипичный случай. Образ жизни мидии, ведущей сидячий образ жизни, её анатомические особенности как-то не увязываются с особенностями питания бычка-бубыря. Эти некрупные рыбки, чья длина обычно не превышает 10 см, живут на песчаных грунтах и питаются мелкими беспозвоночными, особенно амфиподами. Обычно они неподвижно лежат на дне, чему способствует и их камуфляжная окраска, подкарауливая очередную жертву. Вводный сифон абры, активно шарящий по поверхности грунта, – вполне подходящий кормовой объект для этих рыбок.

Черви от мелких до крупных размеров, форма тела может быть от удлинённо-цилиндрической до уплощённой. Тегумент обычно с шипиками. Ротовая присоска от шарообразной до воронковидной, терминальная или субтерминальная. Брюшная присоска простая, орнаментированная или с мускулистыми губами, обычно находится в средней трети тела. Префаринкс и пищевод имеются, иногда отсутствуют. Фаринкс от шарообразного до овального. Бифуркация кишечника в передней или в начале задней части тела; редко кишечная ветвь одна. Кишечные ветви заканчиваются или в передней части тела, или доходят до заднего конца. Семенников два, от овальных до шарообразных, цельнокрайные или дольчатые, располагаются в задней или в конце передней части тела. Сумка цирруса хорошо развита, от короткой мешкообразной до удлинённой цилиндрической, прямая или изогнутая. Семенной пузырёк внутренний, мешкообразный или узкий, слегка изогнутый, трубчатый, двучастичный. Простатическая часть обычно заметная, семяизвергательный канал мускулистый, может формировать выступающий циррус с шипоподобными образованиями или бугорками. Половой атриум или маленький простой, или длинный мускулистый, окружён железистыми клетками. Половая пора вентральная, иногда дорсально субмаргинальная, или более обычно маргинальная, синистральная, открывается в передней части тела, иногда сбоку от брюшной присоски или в начале задней части тела. Яичник от цельнокрайного до многодольчатого, лежит обычно перед семенниками. Имеются каналикулярный семяприемник, Лауреров канал и тельце Мелиса (может отсутствовать). Петли матки проходят за гонады, содержат многочисленные яйца. Желточники одинарные или парные, обычно в двух латеральных полях, в передней или задней части тела. Экскреторный пузырь от короткого мешкообразного до длинного трубчатого, или I-образный. Паразиты пищеварительного тракта, жёлчного пузыря, жёлчных протоков, мочевого пузыря в основном морских костистых, изредка хрящевых, рыб. Типовой род — *Zoogonus* Looss, 1901.

Жизненный цикл зоогонид включает смену трёх хозяев — первого и второго промежуточных и окончательного. У некоторых форм дополнительный хозяин может отсутствовать.

Семейство объединяет 33 рода. У мидий зарегистрированы метацеркарии только одного из них – *Diptherostomum* Stossich, 1903.

Под *Diptherostomum* Stossich, 1903

Синонимы: *Diptherostomum* Stafford, 1905

Zoonogenus Nicoll, 1912

Neodiptherostomum Bilquees et al., 2003

С характерными чертами семейства (Bray, 2008). Черви небольших размеров. Брюшная присоска хорошо развита, с мускулистыми валиками. Пищевод длинный. Кишечные ветви короткие, мешкообразные. Желточники в виде двух компактных масс. Экскреторный пузырь мешкообразный. Типовой вид – *Diptherostomum brusinae* (Stossich, 1889) Stossich, 1903.

В настоящее время в составе рода известно 13 видов, но эта цифра может не соответствовать действительности из-за неясного систематического положения некоторых из описанных видов (Bray, Justine, 2014). Впрочем, вполне вероятно, что в перспективе можно ожидать и описания новых для науки представителей данного рода.

Виды *Diptherostomum*, как правило, внешне очень похожи между собой, отличаясь немногими чертами. Наиболее распространённым и изученным представителем рода является его типовой вид – *D. brusinae*. Цитируемые выше авторы (Bray, Justine, 2014) насчитали более 200 публикаций с описаниями различных стадий жизненного цикла трематод данного рода, из числа которых более 130 (66 %) относятся к *D. brusinae*. Кстати, метацеркарии именно этого вида оказались единственными представителями зоогонид, зарегистрированными в мидиях.

Diptherostomum brusinae (Stossich, 1889) Stossich, 1903

(рис. 84 – 87)

Синонимы (из: Bray, Gibson, 1986):

Distoma brusinae Stossich, 1888

Pleurogenes brusinae (Stossich, 1888) Stossich, 1899

Distoma (Brachycaecum) brusinae (Stossich, 1888) Barbagallo et Drago, 1903

(?) *Sporocystis* sp. de Filippi, 1854
 (?) *Distomum buccini mutabilis* de Filippi, 1855
 (?) *Cercaria (Acanthocephala) buccini mutabilis* (de Filippi, 1855) Diesing, 1858
 (?) *Agamodistomum buccini mutabilis* (de Filippi, 1855) Parona, 1912
Cercaria crispata Pelseneer, 1906
Cercaria incostans Sintzin, 1911
Adolescaria incostans Sintzin, 1911
Diptherostomum sargus annularis Vlasenko, 1931
Diptherostomum spari Yamaguti, 1938
Diptherostomum macrosaccum Montgomery, 1957
Diptherostomum anisotremi Nahhas & Cable, 1964
Diptherostomum tropicum Durio & Manter, 1963
Diptherostomum israelense Fischthal, 1980

К числу синонимов данного вида следует отнести также *Diptherostomum* sp. Francisco et al., 2010. Под таким названием описали авторы (Francisco et al., 2010b) зоогонидных метацеркарий, обнаруженных ими в португальских мидиях; в публикации 2011 г. вид определен ими же (Francisco et al., 2011) как *D. brusinae*.

Х о з я е в а: *Mytilus edulis* – мидия обыкновенная, *Mytilus gallo-provincialis* – мидия средиземноморская.

Локализация: пальпы.

Р а й о н о б н а р у ж е н и я: Керченский пролив (коса Тузла), черноморское побережье Крыма, эстуарий Авейро (Португалия) (Гавевская и др., 1997; Francisco et al., 2010, 2011; собств. данные).

Историческая справка. Впервые церкарии и метацеркарии *D. brusinae* были описаны Д. Ф. Синицыным (1911) из моллюсков Чёрного моря под названиями соответственно *Cercaria incostans* (от *Nassarius reticulatus*) и *Adolescaria incostans* (от *N. reticulatus* и *Parvicardium simile*) (рис. 84). Автор отметил удивительную способность обнаруженных им партенит формировать церкарий двух размерных групп: первые из них, мелкие, могли инцистироваться в партенитах, не покидая их (рис. 85), а вторые, крупные, покидали партенит и инцистировались либо в печени того же хозяина, либо вообще в другом моллюске. Марита данного вида личинок, по мнению Д. Ф. Синицына, была неизвестна.

А. Паломби (Palombi, 1934), обнаруживший подобных личинок в средиземноморском моллюске *Nassarius mutabilis*, определил их принадлежность к *D. brusinae* – характерному паразиту губановых и спаровых рыб, указав, однако, на некоторые отличия синицынской *Cercaria incostans* от церкарий *D. brusinae*. А. В. Долгих (1965б, 1965в) подробно описала личиночные стадии этой трематоды от черноморского *N. reticulatus*, также отметив способность церкарий инцистироваться в партенитах.

А. В. Долгих и Н. Н. Найдёнова (1967) экспериментально изучили жизненный цикл *D. brusinae* в Чёрном море, подтвердив принадлежность *Cercaria incostans* к данному виду и подчеркнув способность церкарий инцистироваться во внешней среде с образованием стадии адолескарии.

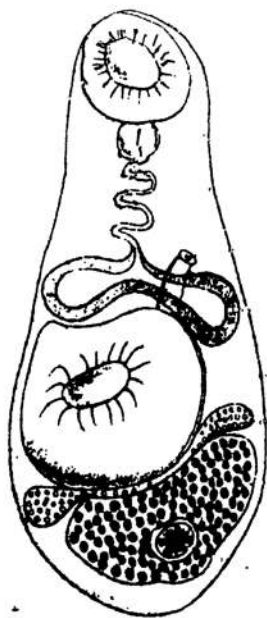


Рис. 84 Метацеркария *Diphtherostomum brusinae* (из: Синицын, 1911; как *Adolescaria incostans*)

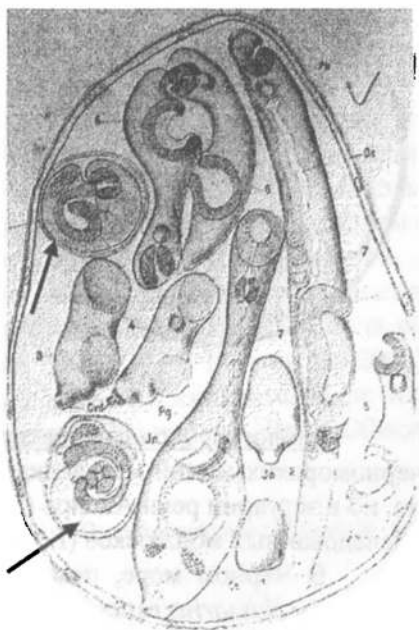


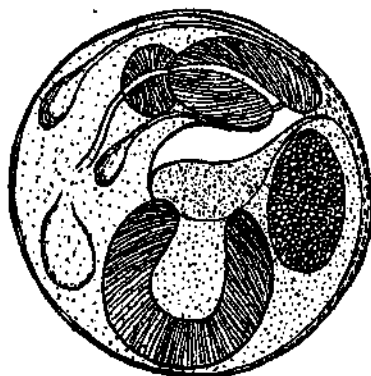
Рис. 85 Церкарии и метацеркарии (показаны стрелкой) *Diphtherostomum brusinae* в спороцисте (из: Синицын, 1911; как *Cercaria incostans*)

В Чёрном море метацеркарии *D. brusinae* у мидий впервые были найдены нами в конце 1980-х – начале 1990-х годов при исследовании паразитофауны этих моллюсков, обитающих вдоль черноморского побережья Крыма, а также в Керченском проливе (Гаевская и др., 1997).

И, наконец, уже в начале 21-го столетия появились публикации о первых находках метацеркарий *D. brusinae* у мидий в водах Португалии (Francisco et al., 2010b, 2011).

Описание. Округлые цисты размерами 0.109 – 0.130 x 0.096 – 0.128 (0.122 x 0.128) (Долгих, 1965в), или 0.14 мм (Palombi, 1934). Оболочка цист тонкая, прозрачная, формируется секретом многочисленных цистогенных клеток, расположенных на спинной стороне тела церкарии.

Личинка в цисте обычно спирально свёрнута (рис. 86), при этом брюшная присоска или перегибается, или же в неё вкладывается передний конец тела (см. рис. 85). Метацеркарии морфологически



очень похожи на церкарий (рис. 85, 87), лишь кишечные ветви более вздуты. У них имеется характерная преацетабулярная прямоугольная полоса с заметными треугольными шипиками. Личинки хорошо заметны благодаря крупному мешкообразному выделительному пузырю, заполненному рефракционными гранулами.

Рис. 86 Метацеркария *Diphtherostomum brusinae* (из: Palombi, 1934)

Биология, экология, распространение. У исследованных нами черноморских мидий метацеркарии *D. brusinae* встречались единично, но в эстуарии реки Авейро (Португалия) ими было заражено 58 % обследованных моллюсков (Francisco et al., 2010 b).

В Чёрном море, помимо мидий, метацеркарии *D. brusinae* найдены у *Nassarius reticulatus* (вместе с партенитами и церкариями), а также у *Modiolus adriaticus*, *Spisula subtruncata*, *Meretrix rudis*, *Gouldia minima*, *Chamelea gallina* (Долгих, 1965б).

В других водоёмах наиболее обычным хозяином *D. brusinae* является сердцевидка обыкновенная *Cerastoderma edule*, у которой метацеркарии локализуются в ноге, по краю мантии и на жабрах и у которой они зарегистрированы в водах Португалии (Santos, Coimbra, 1995; Francisco et al., 2011; Freitas et al., 2014; Pina et al., 2009; Russel-Pinto, 2006), у атлантических берегов Франции (Lassale et al., 2007), на севере атлантического побережья Марокко в полузакрытой прибрежной лагуне Мерья Зегра (Gam et al., 2008). Так, в эстуарии реки Авейро (Португалия) метацеркарии *D. brusinae* были выявлены у 87.7 % церастодерм (Russel-Pinto, 2006). В водах Италии в Неаполитанском заливе трематода найдена у *Parvicardium simile* (Palombi, 1934).

Помимо того, в Средиземном море в районе Марселя метацеркарии *D. brusinae* были обнаружены внутри криноидного каликса морской лилии *Antedon mediterranea* по 1 – 15 экз. (Prévot, 1966).

Жизненный цикл *D. brusinae* может протекать с участием двух (первого промежуточного и окончательного; при этом метацеркарии инцистируются в организме первого промежуточного хозяина или во внешней среде) или трёх (первого и второго промежуточных и окончательного) хозяев (см. рис. 5).

Первый промежуточный хозяин *D. brusinae* – брюхоногие моллюски семейства Nassariidae – *Nassarius mutabilis* и *N. reticulatus*, у которых этот паразит найден в Чёрном и Средиземном морях, в водах Португалии, у атлантических берегов Франции (Долгих, 1965б, 1965в; Синицын, 1911; Francisco et al., 2011; Palombi, 1930, 1934; Pina et al., 2009). Участие *Natica alderi* в жизненном цикле этого вида трематод сомнительно (Bray, Gibson, 1986).

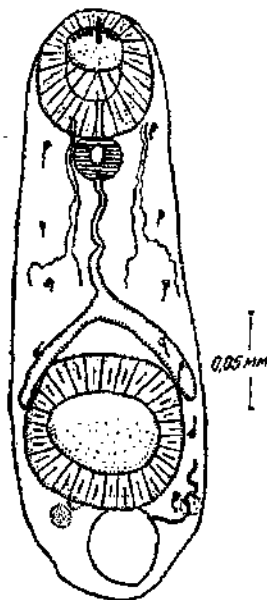


Рис. 87 Церкария *Diphtherostomum brusinae* (из: Долгих, 1965в)

Вышедшие в воду церкарии ползают по субстрату наподобие пиявок, попеременно прикрепляясь к нему то ротовой присоской, то задним концом тела, функционирующим как присоска, а затем инцистируются в моллюсках, или на беспозвоночных животных, ведущий неподвижный образ жизни, а также на водорослях (Долгих, 1965в; Bray, Gibson, 1986; Palombi, 1934; Pina et al., 2009). Как отмечено выше, характерной особенностью жизненного цикла данной трематоды является способность церкарий инцистироваться в первом промежуточном хозяине внутри спороцист «в ожидании», когда этого моллюска съест рыба – окончательный хозяин данного паразита (Долгих, 1965в; Сеницын, 1911; Pina et al., 2009).

Взрослые формы этой трематоды зарегистрированы у рыб 12 семейств, однако её основными хозяевами являются спаровые и губановые. В целом паразит известен у рыб Чёрного, Адриатического и Средиземного морей, в водах Туниса, Новой Каледонии, Австралии, Японии, Ямайки, Кувейта, у атлантического побережья Франции, Испании, Африки, побережья Калифорнии (Гаевская, 1996¹; Bray, Gibson, 1986; Derbel et al., 2012; и др.). Совершенно очевидно, что ареал вида намного шире, чем известные находки личиночных стадий этой трематоды.

Паразиты *D. brusinae*. В свою очередь, трематода *D. brusinae* сама может становиться «обителем» для паразитов. К примеру, в кишечном эпителии и соединительной ткани *D. brusinae*, обнаруженного в кишечнике морского карася *Diplodus annularis*, отловленного на средиземноморском побережье Корсики, были выявлены микроспоридии *Nosema diphterostomi* (Levron et al., 2004).

¹ Гаевская А. В. Новые находки трематод у рыб Восточной Атлантики // Паразитология. – 1996. – 30, 6. – С. 504 – 504.

Глава 5, или Заключение

Первоначально немного статистики.

Анализ собственных материалов и всех доступных литературных данных показал, что фауна трематод мидий (*Mytilus*) Мирового океана в настоящее время представлена 10 семействами, 18 родами и 39 достоверными видами. Помимо того, у этих моллюсков зарегистрированы 3 вида *Cercaria*, родовая и видовая принадлежность которых пока не известна, а также 13 – 15 «видов», точная систематическая принадлежность которых не установлена, а определение доведено до уровня рода или семейства и даже просто класса (при этом не исключено, что в ряде случаев у разных авторов речь может идти об одном и том же виде).

Выше неоднократно подчёркивалось, что по ряду причин исследователи не всегда определяют видовую и даже родовую принадлежность найденных у мидий личинок трематод (стр. 22, 24, 52, 76, 136, 156). Однако иногда такая задача перед ними явно не стояла. Например, при изучении состояния здоровья мидий обыкновенной, средиземноморской и их гибридов, обитающих и выращиваемых в Ирландии и Уэльсе, исследователи только констатируют, что у них встречаются трематоды – спороцисты, но в основном метацеркарии (Lynch et al., 2014; стр. 62: «Trematodes (sporocyst but mainly metacercaria stages) were observed in...»).

В целом у *Mytilus* мировой фауны известно более 50 видов трематод, паразитирующих у них на стадии партеногенетического поколения или же метацеркарий. Цифра довольно впечатляющая. Однако напомним, что в данном случае речь идёт о богатейшем в видовом отношении классе паразитических плоских червей – трематодах, хозяева которых – представители рода *Mytilus* – характеризуются высокой численностью, широким географическим распространением и весомой ролью в трофико-паразитарных системах Мирового океана. Следовательно, приведённые цифры в действительности могут носить предварительный характер.

В пользу этого говорит и тот факт, что фауна трематод отдельных представителей рода мидий и даже одного и того же вида, но в разных регионах, изучена явно неравномерно. Наибольшее число работ, освещающих результаты исследования трематодофауны этих моллюсков, относится к Белому, Баренцевому, Северному, Средиземному и Чёрному морям, а также атлантическому побережью Франции, Португалии, Испании, прибрежным водам Ирландии и Великобритании. В итоге наиболее полно исследованы трематоды мидий обыкновенной и средиземноморской, обитающих вдоль берегов Европы; здесь у них зарегистрировано и подавляющее большинство видов трематод (более 30) из общего числа, известных у *Mytilus* Мирового океана и его морей. Значительно менее разнообразна фауна трематод у четырёх видов мидий в прибрежных водах североамериканского континента: немногим более 10 видов, учитывая и неопределённые формы. В юго-западной Атлантике у мидии аргентинской отмечено всего 3 вида трематод, но это, скорее, результат недостаточного внимания специалистов к данному моллюску, информация о трематодофауне которого содержится буквально в единичных публикациях (см. обзор: Etchegoin et al., 2013). У мидии в западной Гренландии трематоды вообще не были обнаружены, хотя у обитающей здесь же *Hiatella byssifera* найдены церкарии *Gymnophallus somateriae* (Petersen, 1984). Автор только отмечает, что мидия «showed minor attacks of cercarians» (стр. 202). Напомню, что во всех регионах, где обследовались мидии, гимнофаллиды являются одними из наиболее обычных паразитов этих моллюсков.

Кстати, в Чёрном море трематодофауна обитающей здесь мидии средиземноморской насчитывает всего 4 вида (2 птичьих – *Echinostoma sudanense* и *Parvatrema duboisi* и 2 рыбьих – *Proctoeces maculatus* и *Diptherostomum brusinae*). Однако сетовать на её слабую изученность в данном водоёме не приходится, т.к. уже более 50 лет этот моллюск является одним из основных паразитологических объектов в тематике нескольких научных учреждений, и, прежде всего, Института биологии южных морей в Севастополе (Долгих, 1965б, 1965г, 1967а; Гаевская и др., 1990а, 1990б; Мачкевский, Гаевская, 2008; Мачкевский, и др., 1993; Холодковская, 2003; Gaevskaya, Machkevsky, 1996а; и др.). К слову, список литературы по трематодам черноморской мидии в монографии сознательно ограничен, поскольку

подавляющее большинство публикаций цитируется в коллективной монографии (Гаевская и др., 1990а) и сводках (Холодковская, 2003; Щелкунов и др., 1997), а также в библиографическом справочнике¹. И всё же отрицать, что у мидий в Чёрном море в дальнейшем могут быть обнаружены и другие виды трематод, никак нельзя, особенно если учесть выявленный нами локальный характер распределения гельминтов среди этих моллюсков по акватории. Кстати, в Чёрном море основные паразитологические исследования мидий выполнялись в северо-западной части моря, акватории крымского побережья и Керченском проливе. Следовательно, расширение географии этих работ вполне может сопровождаться и новыми находками паразитов, включая трематод, у черноморских мидий.

Среди семейств трематод, регистрируемых у мидий, представители 4-х (*Bucephalidae*, *Fellodistomidae*, *Monorchidae*, *Zoogonidae*) во взрослом состоянии паразитируют у рыб, 6-ти (*Gymnophallidae*, *Echinostomatidae*, *Philophthalmidae*, *Psilostomidae*, *Renicolidae*, *Notoctylidae*) – у водоплавающих или околоводных птиц. Среди птичьих трематод, выявленных у мидий, отдельные виды, прежде всего, из гимнофаллид и эхиностоматид, способны паразитировать и у млекопитающих, включая человека (см. стр. 50, 132).

В равной степени наибольшее число видов трематод, выявленных у мидий, принадлежит ко второй, птичьей, группе семейств. Морские птицы, характеризующиеся высокой подвижностью и большой численностью, обладающие способностью преодолевать во время миграционных перемещений огромные расстояния, играют значительную роль в циркуляции паразитов в морских экосистемах и способствуют их распространению на огромных акваториях. К тому же, для многих птиц, таких как гаги, кулики, чайки и пр., мидии являются их обычной, а у некоторых даже предпочтительной, пищей.

Уже давно установлен факт, что взрослые трематоды при высокой численности могут быть патогенными для их хозяев. Не явля-

¹ Паразитология и патология животных Чёрного и Азовского морей: библиографический справочник / Под ред. А. В. Гаевской; авторский коллектив: Гаевская А. В., Белофастова И. П., Корнийчук Ю. М., Полякова Т. А., Мачкевский В. К., Дмитриева Е. В., Юрахно В. М., Пронькина Н. В., Лозовский В. Л., Квач Ю. В., Кривохижин С. В. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2007. – 160 с.

ются в этом отношении исключением и описанные в данной монографии гельминты. Время от времени появляется информация о заболеваниях и даже гибели диких и домашних птиц в том или ином регионе в результате их поражения отдельными видами трематод из числа перечисленных выше. Немногочисленные, но достаточно яркие примеры сказанного приведены в тексте при изложении материала по соответствующим видам этих гельминтов (см. стр. 70, 191).

Столь же хорошо известно, какую серьёзную угрозу могут представлять для здоровья мидий паразитирующие в них партениты трематод (см. стр. 26, 31, 39, 45, 113 – 121). При высокой численности спороцисты или же редии, а также покидающие их церкарии практически замещают внутренние органы хозяина. Такой моллюск сильно ослаблен, створки его раковины полностью не захлопываются, у него наблюдаются определённые гистопатологические изменения и негативные отклонения в физиологическом состоянии, вплоть до паразитарной кастрации. При сильном поражении больные особи погибают. Исследователи не исключают также возможной токсичности и для людей метаболитов, аккумулирующихся в тканях мидий в результате дегенерации нейтральных жирных кислот под действием энзимов, секретируемых партенитами трематод, в частности *Proctoeces maculatus* (стр. 121).

И даже паразитирование покоящихся стадий трематод – метацеркарий – зачастую не проходит бесследно для моллюсков. Выше были перечислены случаи негативного влияния высокой численности тех или иных видов метацеркарий на рост мидий и продукцию ими биссуса, на формирование различного рода блистеров на раковине и образование жемчуга и т.д. (см. тр. 55 – 57, 63, 65, 74, 89 – 91, 132, 144, 146, 177). Совершенно очевидно, что подобная ситуация не может не отразиться на экономической эффективности мидиевых хозяйств, а посему паразитологический мониторинг акватории является обязательным элементом биотехнологии культивирования не только мидий, но, в принципе, любых моллюсков.

Справедливости ради следует сказать, что, видимо, не всегда паразитирование у мидий метацеркарий приводит к негативным последствиям для хозяина. Например, в интерстициальной ткани мидии обыкновенной на североморском побережье Германии (Нижняя Саксония) были обнаружены метацеркарии (авторы не определяли их),

но какой-либо воспалительной реакции в месте локализации паразитов у хозяина не наблюдалось (Watermann et al., 2008)..

И всё же гораздо больше фактов, свидетельствующих о негативном воздействии трематод на организм их хозяев – мидий, о серьёзных социально-экономических последствиях, которые могут иметь случаи поражения этих моллюсков в хозяйствах по их выращиванию. По этой причине совершенно оправданными выглядят те многочисленные публикации и обзоры по паразитам мидий, которые регулярно появляются в печати. И чем более активно развивается марикультура этих моллюсков в той или иной стране, тем большее число исследователей обращается к изучению их паразитофауны, подчёркивая необходимость организации паразитологического мониторинга акватории хозяйств и обязательного включения санитарно-микробиологического и паразитологического контроля в биотехнологию культивирования этого моллюска. И вполне естественно, что рост объёма искусственного выращивания мидий сопровождается появлением обобщающих статей и сводок по патогенам и паразитам этих моллюсков, основанных на оригинальных материалах, как это в разное время имело место в Ирландии и Англии (Bignell et al., 2008), Португалии (Francisco et al., 2010b), Тунисе (Gargouri Ben Abdallah et al., 2012), Мексике (Cáceres-Martínez et al., 1999) и США (Figueras, Novoa, 2012), или же литературных данных, например, в Австралии (Pregenzer, 1983) и Новой Зеландии (Hine, 1997; Webb, 2008) и т.д.

Вместе с тем, до сего времени никто даже не предпринимал попытки составить обобщающую монографию по паразитам и болезням мидий рода *Mytilus* Мирового океана и его морей. В этом плане опубликованная мною серия монографий (Гаевская, 2006 – 2010, 2014) по паразитам разных систематических групп, встречающихся у этих моллюсков, является единственной в своём роде. Безусловно, можно было бы пойти по пути включения всего материала в единый том, а не разбивать его на отдельные книги. Но, во-первых, это была бы невероятно объёмная монография с огромным массивом данных и тысячами процитированных источников. К примеру, объём монографии по полихетам в итоге составил 137 стр., по членистоногим – 193, бактериям – 202 и т.д. Иными словами, общий объём единого тома, если бы он был написан, превысил бы 1000 стр. На практике работать с подобными фолиантами очень трудно, особенно в тех слу-

чаях, когда необходимо найти информацию, включая библиографию, только по одной конкретной группе организмов. На мой взгляд, гораздо удобнее ориентироваться в соответствующей литературе, если она содержит материалы по какой-нибудь одной группе, заинтересовавшей исследователя, будь то вирусы или бактерии, грибы или водоросли, полихеты или членистоногие, моллюски или губки, турбеллярии или трематоды. А во-вторых, что немаловажно, на написание подобной обобщающей монографии как раз и ушли бы те годы, в течение которых ежегодно выходили из печати очередные две серии. Ведь не секрет, что опубликованное, скажем, в 2006 или 2008-м годах отражает только тот объём информации и тот уровень знаний, которые были доступны на момент написания книги. Иными словами, я предпочла сосредотачиваться на какой-нибудь одной группе и в максимально короткие сроки доводить до завершения работу над ней.

И, наконец, небольшой перерыв, возникший между публикациями 9-й (2010 г.) и нынешней 10-й сериями, был вызван работой над 2-томной монографией по паразитам и болезням рыб Чёрного и Азовского морей, а также написанными совместно с моей аспиранткой М. В. Лебедовской монографией по паразитам и болезням гигантской устрицы и главой в коллективной монографии по промысловым биоресурсам Чёрного и Азовского морей².

² Гаевская А. В. Паразиты и болезни рыб Чёрного и Азовского морей: I – морские, солоноватоводные и проходные рыбы. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2012. – 380 с.

Гаевская А. В. Паразиты и болезни рыб Чёрного и Азовского морей: II – полупроходные и пресноводные рыбы. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2013. – 356 с.

Гаевская А. В., Лебедовская М. В. Паразиты и болезни гигантской устрицы (*Crassostrea gigas*) в условиях культивирования. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2010. – 218 с.

Гаевская А. В., Лебедовская М. В. 6.1. Микробиологические и паразитологические аспекты биотехнологии культивирования гигантской устрицы (*Crassostrea gigas*) в Чёрном море. – С. 193 – 209 / Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей / Ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя; НАН Украины, Институт биологии южных морей НАН Украины. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – 367 с.

Литература

- Алиев Ш. К. Эколого-фаунистическая и эпизоотологическая характеристика охотничье-промысловых птиц Северного Кавказа: Автореф. дисс...докт. биол. наук. 03.00.19 – паразитология. – М., 2006. – 48 с.
- Белопольская М. М. Трематоды куликов Куршской косы // Экологическая и экспериментальная паразитология. – Изд-во ЛГУ, 1975. – Вып. 1. – С. 19 – 51.
- Белоусова Ю. В. *Hydrobia acuta* (Draparnaud, 1805) – новый дополнительный (транспортный) хозяин для *Proctoeces maculatus* Odhner, 1911 (Trematoda: Fellodistomidae) в эстуарии реки Чёрная (Севастополь) // Морск. экол. журн. – 2013. – 12, 2. – С. 26.
- Бергер В. Я. Адаптации морских моллюсков к изменениям солёности // Исследования фауны морей. – Л.: Наука, 1986. – Вып. 32 (40). – 216 с.
- Вальтер Е. Д. Гельминты морской козочки (*Caprella septentrionalis* Kroyer) района Ругозерской губы Белого моря // Тез. докл. 2-го Всесоюз. симп. по паразитам и болезням морских животных. – Калининград: АтлантНИРО, 1976. – С. 11 – 12.
- Володина В. В. К вопросу о паразитировании *Pseudamphistomum truncatum* у каспийского тюленя // Паразитология в изменяющемся мире: Мат. V съезда Паразитол. общ-ва при РАН. – Новосибирск: Гарамонд, 2013. – С. 48.
- Гаевская А. В. О биологии *Parvatrema timondavidi* Bartoli, 1963 (Trematoda, Gymnophallidae) в Чёрном море // Паразитология. – 1973. – 7, 1. – С. 61 – 66.
- Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). I – IX. – Севастополь, ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006 – 2010. (9 выпусков).
- Гаевская А. В. Паразиты и болезни рыб Чёрного и Азовского морей: I – морские, солоноватоводные и проходные рыбы. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2012. – 380 с.
- Гаевская А. В., Губанов В. В., Мачкевский В. К., Найдёнова Н. Н., Солонченко А. И., Ткачук Л. П., Холодковская Е. В. Паразиты, комменсалы и болезни черноморской мидии. – Киев: Наук. думка, 1990а. – 132 с.
- Гаевская А. В., Ерохин В. Е., Солонченко А. И., Ленин А. В. Некоторые аспекты математической оценки паразитологической ситуации в мидийных хозяйствах // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 18 – 23.
- Гаевская А. В., Мачкевский В. К. Паразитологические аспекты концепции марикультуры // Тез. докл. Междунар. симпози. по современным пробле-

- мам марикультуры в социалист. странах (Анапа, 25 сентября – 1 октября 1989 г.). – М., 1989. – С. 222 – 224.
- Гаевская А. В., Мачкевский В. К. Паразитологическая концепция марикультуры / Состояние и перспективы научно-практических разработок в области марикультуры России: Мат. совещания. – М.: Изд-во ВНИРО, 1996. – С. 66 – 71.
- Гаевская А. В., Мачкевский В. К. Паразитологические аспекты концепции марикультуры на Черном море // Гидробиол. журн. – 1991. – 27, 2. – С. 76 – 79.
- Гаевская А. В., Мачкевский В. К., Найдёнова Н. Н., Солонченко А. И., Ткачук Л. П. Паразиты и комменсалы мидии *Mytilus galloprovincialis* в Чёрном море // Тез. докл. Междунар. симпоз. по совр. проблемам марикультуры в соц. странах (Анапа, 25 сент. – 1 окт. 1989 г.). – М., 1989. – С. 215 – 217.
- Гаевская А. В., Мордвинова Т. Н. Об обнаружении у черноморских мидий метацеркарий эхиностоматидных трематод // Мат. V Всесоюз. конф. по пром. беспозвоночным (Минск, 1990 г.). – М., 1990. – С. 176 – 177.
- Гаевская А. В., Мордвинова Т. Н. Симбиоз черноморской мидии в озере Донузлав // Тез. докл. XI конф. УНОП (Киев, сентябрь 1993 г.) – Киев, 1993. – С. 25 – 26.
- Гаевская А. В., Николаева В. М. О цикле развития трематоды *Viscerophalus marinus* в Чёрном море // Мат. Всес. симп. по изуч. Чёрного и Азовского морей, использ. и охране их ресурсов (Севастополь, октябрь 1973 г.). – Севастополь, 1973. – Ч. II. – С. 62 – 66.
- Гаевская А. В., Солонченко А. И., Лобанова Т. М. Симбионты, обрастатели и вредители черноморских мидий // Справочник. – Симферополь: Редотдел Крымского полиграфиздата, 1990б. – 20 с.
- Галактионов К. В., Бершер В. Я., Прокофьев В. В. Сравнение устойчивости к факторам внешней среды моллюсков, зараженных партенитами трематод и свободных от инвазии // Паразитология. – 2002. – 36, 3. – С. 195 – 202.
- Галактионов К. В., Николаев К. Е., Прокофьев В. В., Левакин Л. А. Сезонно-обусловленные изменения в трансмиссии паразитов в прибрежье Белого моря // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Мат. III междунар. конф. с элементами школы для молодых учёных, аспирантов и студентов (22 – 26 июня 2010 г.). – Петрозаводск, Карельский НЦ РАН, 2010. – С. 126 – 129.
- Долгих А. В. (Гаевская А. В.). О зараженности различных возрастных групп черноморских моллюсков *Mytilus galloprovincialis* Lmk. и *Venus gallina* L. личинками трематод // Мат. научн. конф. ВОГ. – М., 1964. – Ч. 1. – С. 99 – 102.

- Долгих А. В. Прогенетические метацеркарии рода *Proctoeces* у черноморских моллюсков // Мат. научн. конф. Всесоюзн. общ-ва гельминтологов. – М., 1965а. – Ч. 2. – С. 84 – 88.
- Долгих А. В. Личинки трематод – паразиты моллюсков крымского побережья Чёрного моря: Дисс. канд. биол. наук. – Севастополь-Львов, 1965б. – 344 с.
- Долгих А. В. Личинки трематод – паразиты черноморского моллюска *Nassa reticulata* var. *pontica* Mont. // Бентос. – Киев: Наук. думка, 1965в. – С. 122 – 138.
- Долгих А. В. Зависимость зараженности черноморских моллюсков от наличия окончательных хозяев трематод // Работы по паразитофауне юго-запада СССР. – Кишинев, 1965г. – С. 52 – 54.
- Долгих А. В. Новые для фауны Чёрного моря виды церкариев // Мат. научн. конф. ВОГ. – М., 1967а. – Ч. 5. – С. 141 – 152.
- Долгих А. В. О прогенезе у трематод рода *Proctoeces* Odhner, 1911 // Паразитология. – 1967б. – 1, вып. 3. – С. 219 – 221.
- Долгих А. В. О биологии птичьей трематоды *Parvatrema timondavidi* Bartoli, 1963 в Чёрном море // Вопросы морской биологии. – Киев: Наук. думка, 1969. – С. 35.
- Долгих А. В., Найдёнова Н. Н. О биологии *Diptherostomum brusinae* (Stoss., 1889) Stossich, 1914 // Зоол. журн. – 1967. – 46, вып. 7. – С. 1094 – 1097.
- Дульбеева И. Г. Микропатоморфологические изменения у беззубки при заражении партенидами *Rhipidocotyle illense* (Ziegler, 1813) // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. – Новосибирск, 1990. – С. 114 – 117.
- Зеликман Э. А. Трематоды как компоненты литорального комплекса моря // Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ-ва. – 1950. – 2. – С. 214 – 230.
- Зеликман Э. А. Личинки сосальщиков семейства Gymnophallidae Morozov, 1955 (Trematoda: Digenea) и их развитие // Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та. – 1962. – Вып. 4 (8). – С. 186 – 201.
- Зеликман Э. А. Некоторые эколого-паразитологические связи на литорали северной части Кандалакшского залива // Жизненные циклы паразитических червей северных морей. – Вып. 10 (14). – М.-Л.: Наука, 1966. – С. 7 – 77, 159 – 166.
- Иванов В. М., Семёнова Н. Н., Паришина О. Ю., Калмыков А. П., Фелорович В. В. Пути проникновения новых для дельты Волги видов трематод // Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов: Мат. Междунар. научн. конф., посвящ. 130-летию со дня рождения акад. К. И. Скрябина (9 – 11 декабря 2008 г., Москва). – М., 2008. – С. 145 – 148.

- Ишчулов Д. Г. О видовой принадлежности личинок трематод рода *Himasthla* (Trematoda: Echinostomatidae) из моллюсков *Littorina saxatilis* Кандалакшского залива Белого моря // Паразитология. – 2001. – 35, 1. – С. 81 – 85.
- Ишчулов Д. Г. Трематоды рода *Himasthla* (Trematoda: Echinostomatidae) Баренцева моря. Фауна и биологические адаптации к арктическим морским биоценозам: Автореф. дисс... канд. биол. наук. – Мурманск, 2005. – 24 с.
- Ишчулов Д. Г., Куклин В. В. К фауне химастилин Восточного Мурмана // Паразитология. – 1998. – 32, 1. – С. 84 – 94.
- Ковальчук Н. А. Зараженность мидий из различных районов северо-западной части Чёрного моря трематодой *Proctoeces maculatus* // Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по пром. беспозвоночным (Севастополь, апрель, 1986 г.). – М., 1986. – Ч. II. – С. 342 – 343.
- Корнюшин В. В., Искова Н. И., Смогоржевская Л. А., Ардамацкая Т. Б. Структура гельминтофауны изолированной популяции гаги обыкновенной (*Somateria mollissima*) / Паразитология в Україні: Мат. ювін. конф. УНТП, 16 – 17 травня 1995 р. – Київ, 1996. – С. 39 – 49.
- Крапивин В. А. Симбионты *Mytilus edulis* литорали и верхней сублиторали Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря // Паразитология. – 2012. – 46, 3. – С. 203 – 225.
- Крапивин В. А., Шунькина К. В. Симбионты мидий литорали и верхней сублиторали губы Кереть Кандалакшского залива Белого моря // Мат. V Всеросс. конф. с междунар. участием по теоретич. и морск. паразитологии. – Светлогорск, 23 – 27 апреля 2012 г. – Калининград: АтлантНИРО, 2012. – С. 106 – 109.
- Кудинский О. Ю., Холодковская Е. В. Влияние паразитов на половые железы мидий Чёрного моря // Экология моря. – 1990. – Вып. 36. – С. 83 – 86.
- Куклин В. В. Паразитические плоские черви чаек рода *Larus* Баренцева моря // Паразитология в XXI веке: Мат. IV Всеросс. съезда Паразитол. общ-ва при РАН. – СПб, 2008. – 2. – С. 106 – 111.
- Куклин В. В. Многолетние исследования фауны и экологии паразитов птиц Баренцева моря и взаимоотношений в системе «гельминты – морские птицы» // Вестн. Кольск. НЦ РАН. – 2010. – 1. – С. 19 – 25.
- Кулаковский Э. Е. Биологические основы марикультуры мидий в Белом море // Исследования фауны морей. – СПб: Изд-во ЗИН РАН, 2000. – Вып. 50 (58). – 168 с.
- Кулачкова В. Г. Жизненный цикл и патогенное значение трематоды гаги *Paramonostomum alveatum* (Mehlis, 1846) // Тр. проблемн. и тематич. совещаний ЗИН (VII совещ. по паразит. проблемам). – 1954 – Вып. 4. – С. 118 – 122.
- Кулачкова В. Г., Гроздилова Т. А. Паразиты съедобной мидии (*Mytilus edulis* L.) и их патогенное значение // Исследования фауны морей. – Л., 1982. –

- 27 (35). – С. 25 – 35 (Экологические исследования перспективных объектов марикультуры Белого моря).
- Кулачкова В. Г., Муравьёва Г. В. Паразиты мидии (*Mytilus edulis* L.) – перспективного объекта марикультуры в Белом море // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря: Мат. первого координац. совещ. (Ленинград, май 1982 г.). – Л., 1982. – С. 48 – 49.
- Куликов В. В., Цимбалюк А. К., Баранова Т. И. Трематоды беспозвоночных литорали острова Парамушир // Паразитологические и зоологические исследования на Дальнем Востоке: Уч. зап. ДГУ. – 1970. – 16. – С. 12 – 23.
- Левакин И. А., Исакова Л. П. Различия во взаимодействии церкарий *Himasthla elongata* со вторыми промежуточными хозяевами (*Mytilus edulis* и *Macoma balthica*) // IX научн. сессия МБС СПбГУ: тез. докл. – СПб, 2008. – С. 52.
- Марасаев С. Ф. Жизненные циклы трематод донных биоценозов шельфа Баренцева моря / Жизненные циклы паразитов в биоценозах северных морей. – Апатиты, 1987. – С. 28 – 42.
- Махмудова Е. А. Эколого-фаунистический анализ трематод водно-болотных птиц Малого Гызылагачского залива Каспийского моря // Вісн. Запорізького нац. ун-ту. Біол. науки. – 2012. – № 1. – С. 59 – 70.
- Мачкевский В. К. Биология и экология трематоды *Proctoeces maculatus* – паразита черноморских мидий: Автореф. дисс...канд. биол. наук. – М., 1984. – 24 с.
- Мачкевский В. К., Гаевская А. В. Диагностика и профилактика опасного заболевания мидии – проктекозиса как составной части биотехнологии культивирования черноморской мидии // Наук.-техн. та інновац. проекти ІнБІМ НАН України у 2008 р. – ІнБІОМ НАН України, г. Севастополь, 2008. – С. 22 – 23
- Мачкевский В. К., Гаевская А. В., Лобанова Т. М. Жемчугообразование у черноморских мидий как реакция на присутствие эндосимбионтов // Тез. докл. XI конф. УНОП (Киев, сентябрь 1993 г.). – Киев, 1993. – С. 91 – 92.
- Найдёнова Н. Н., Корнийчук Ю. М., Гаевская А. В. Замечания и дополнения к описанию *Vucephalus marinus* Vlassenko, 1931 (Trematoda: Vucephalidae) // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 25 – 28.
- Некрасов А. В., Пронин Н. М., Санжиева С. Д., Тимошенко Т. М. Разнообразие гельминтофауны серебристой чайки (*Larus argentatus*) озера Байкал: особенности пространственного распределения и заражённости // Паразитология. – 2008. – 33, 5. – С. 426 – 436.
- Николаев К. Е. Пространственная структура и сезонная динамика гемипопуляции метацеркарий *Himasthla elongata* – паразита беломорских мидий

- (*Mytilus edulis*) // Вестник СПбГУ. Сер. 3. – 2002. – Вып. 4 (№ 27). – С. 30 – 33.
- Николаев К. Е. Сезонная динамика гемипопуляции партенит и метациркарий трематод *Himasthla elongata* и *Cercaria parvicaudata* в литоральных экосистемах Кандалакшского залива Белого моря // Паразитология в XXI веке: Мат. IV Всеросс. съезда Паразитол. общ-ва при РАН. – СПб, 2008. – 3. – С. 8 – 11.
- Николаев К. Е. Особенности реализации жизненных циклов трематод семейств Echinostomatidae и Rencolidae в литоральных экосистемах Кандалакшского залива Белого моря: Автореф. дисс...канд. биол. наук. – 03.00.19 – паразитология. – СПб, 2012. – 24 с.
- Николаев К. Е., Галактионов К. В. Особенности реализации жизненных циклов трематод семейств Echinostomatidae и Rencolidae в литоральных экосистемах Кандалакшского залива Белого моря // Мат. V Всеросс. конф. с междунардн. участием по теоретич. и морск. паразитологии. – Светлогорск, 23 – 27 апреля 2012 г. – Калининград: АтлантНИРО, 2012. – С. 150 – 153.
- Николаев К. В., Зайцева М. А. Исследование зависимости восприимчивости беломорской мидии (*Mytilus edulis*) к заражению церкариями *Himasthla elongata* (Trematoda: Echinostomatidae) от размера хозяина // VII научн. сессия Морск. биол. ст. С.-Петербург. гос. унив-та: Тез. докл. (С.-Петербург, 9 февраля 2006 г.). – СПб, 2006. – С. 67 – 68.
- Орловская О. М. Литоральные беспозвоночные – промежуточные хозяева рыб Северного Охотоморья // Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов: Мат. Междунар. научн. конф., посвящ. 130-летию со дня рождения акад. К. И. Скрябина (9 – 11 декабря 2008 г., Москва). – М., 2008. – С. 270 – 273.
- Патент 82302 С2. Способ диагностики и профилактики проктекозиса черноморских мидий в условиях марикультуры / Мачевский В. К., Гаевская А. В.; Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского НАН Украины. – № а 2007 02955; заявл. 20.03.2007; опубл. 25.03.2008. Бюл. № 6.
- Патент 82920 U UA, МПК A01K 61/00 Спосіб діагностики пінозису у мідій і устриць, що культивують у Чорному морі / Лебедовська М. В. (UA), Гаєвська А. В. (UA), Мачевський В.К. (UA); заявник Інститут біології південних морів ім. О. О. Ковалевського НАН України (UA). – № u2013 00089; заявл. 08.01.2013; опубл. 27.08.2013, Бюл. №16.
- Подлипаев С. А. Влияние скоплений птиц на заражённость моллюсков *Littorina saxatilis* (Oliv.) и *Littorina obtusata* (L.) партенитами трематод // Экологическая и экспериментальная паразитология. – Изд-во ЛГУ, 1975. – Вып. 1. – С. 58 – 61.

- Прокофьев В. В. Реакции на свет церкарий морской литоральной трематоды *Renicola thaidus* (Trematoda: Renicolidae) // Паразитология. – 2001. – 35, 5. – С. 429 – 435.
- Прокофьев В. В. Стратегия заражения животных-хозяев церкариями трематод: опыт анализа в экосистемах прибрежных морей и озёр северо-запада России: Автореф. дисс...докт. биол. наук, специальность 03.00.19 – паразитология. – С.-Петербург, 2006.
- Прокофьев В. В. Хемореакция церкарий *Himasthla elongata* // Паразитология в изменяющемся мире: Мат. V съезда Паразитолог. общ-ва при РАН. – Новосибирск: Гарамонд, 2013. – С. 150.
- Прокофьев В. В., Бергер В. Я., Галактионов К. В. Дыхание и двигательная активность церкарий трёх видов трематод из литоральных моллюсков *Littorina littorea* L. (Gastropoda) Белого моря // Паразитология. – 2001. – 35, 4. – С. 325 – 332.
- Прокофьев В. В., Галактионов К. В. Стратегии поискового поведения церкарий трематод // Труды ЗИН РАН. – 2009. – 313, 3. – С. 308 – 318.
- Рыбаков А. Б. К вопросу о паразитофауне черноморских мидий // Вопросы паразитологии водных беспозвоночных животных (Тематический сборник) – Вильнюс, 1980. – С. 89 – 90.
- Рыбаков А. В. Фауна и экология трематод массовых видов моллюсков северо-западной части Японского моря: Автореф. дисс...канд. биол. наук, 03.00.19 – паразитология. – Владивосток – Ленинград, 1983. – 24 с.
- Рыбаков А. В. Паразиты и комменсалы промысловых моллюсков в заливе Петра Великого Японского моря. – Владивосток: Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, 1986. – Препринт № 15. – 36 с.
- Рыбаков А. В., Холодковская Е. В. Паразиты и комменсалы мидии *Mytilus galloprovincialis* в северо-западной части Чёрного моря // Биология моря. – 1987. – № 2. – С. 22 – 29.
- Скрябин К. И. Трематоды животных и человека. – М.: Изд-во АН СССР, 1955. – 10. – С. 315 – 316.
- Скрябин К. И., Шульц Р. С. Гельминтозы человека (основы медицинской гельминтологии). – М.-Л.: Медгиз, 1931. – Ч. 2. – 767 с.
- Смогоржевская Л. И. Гельминты водоплавающих и болотных птиц Украины. – Киев: Наук. думка, 1976. – 416 с.
- Стенько Р. П., Король Э. Н. Циркуляция трематод в районе заповедных Лебяжьих островов / Заповедники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование: Мат. III научн. конф., 22 апреля 2005 г., Симферополь, Крым. – Симферополь, 2005. – Ч. II. – С. 78 – 82.
- Холодковская Е. В. Паразитофауна черноморской мидии в природных популяциях и марикультуре // Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по промысловым

- беспозвоночным (Севастополь, апрель 1986 г.). – М., 1986. – Ч. II. – С. 350 – 351.
- Холодковская Е. В. Фауна паразитов и комменсалов мидии *Mytilus gallo-provincialis* Lam. в северо-западной части Чёрного моря (систематика, экология, практическое значение): Автореф. дисс... канд. биол. наук. – М., 1989. – 18 с.
- Холодковская Е. В. Итоги изучения фауны симбионтов промысловых черноморских двустворчатых моллюсков // Экология моря. – 2003. – Вып. 63. – С. 66 – 72.
- Цимбалюк А. К., Куликов В. В., Баранова Т. И., Цимбалюк Е. М. Беспозвоночные литорали острова Беринга – промежуточные и дополнительные хозяева гельминтов птиц и млекопитающих // Гельминты животных Тихого океана: сб. – М.: Наука, 1968. – С. 129 – 152.
- Чубрик Г. К. О жизненном цикле рыбьего сосальщика *Proserhynchus squamatus* // Докл. АН СССР. – 1952. – 83, №2. – С. 327 – 329.
- Чубрик Г. К. Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей // Жизненные циклы паразитических червей северных морей. – Вып. 10 (14). – М.-Л.: Наука, 1966. – С. 78 – 158, 159 – 166.
- Щелкунов И. С., Гаевская А. В., Юхименко Л. Н. Болезни гидробионтов в марикультуре и их профилактика / Биологические основы марикультуры. – М., 1997. – С. 246 – 294.
- Щепкина А. М. Влияние партенит *Proctoeces maculatus* на содержание гликогена и липидный состав тканей черноморской мидии // Экология моря. – 1985. – Вып. 20. – С. 66 – 69.
- Эфендиева И. И., Джимова Н. Д., Якимов А. В., Шаповалов М. И. Трематоды рыб Кабардино-Балкарской республики. – Доступно online: vestnik.adygnet.ru/files/2011.3/1324/efendieva2011_3.pdf.
- Aarab N., Godal B. F., Bechmann R. K. Seasonal variation of histopathological and histochemical markers of PAN exposure in blue mussel (*Mytilus edulis* L.) // Mar. Environ. Res. – 2011. – 71. – P. 213 – 217.
- Abdul-Salam J., Al-Taqui M., Sreelatha B. S. Ulytrstructure of the tegument of the metacercaria of *Proctoeces maculatus* (Digenea, Fellodistomidae) // Helminthologia. – 2003. – 40, 4. – P. 101 – 109.
- Abdul-Salam J., Sreelatha B. S. Studies on cercariae from Kuwait Bay. XI. Description and surface topography of *Cercaria kuwaitae* XI sp. n. (Digenea: Echinostomatidae) // Mem Inst Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro. – 1999. – 94, 6. – P. 743 – 750.
- Abdul-Salam J., Sreelatha B. S., Ashkanani H. M. *Proctoeces maculatus* (Digenea, Fellodistomidae) metacercaria in the gastropod *Priotrochus obscurus* in Kuwait: occurrence and surface morphology // Helminthologia (Bratislava). – 1997. – 34, 1. – P. 15 – 22.

- Adams J. E., Martin W. E. Life-cycle of *Himasthla rhigedana* Dietz, 1909 (Trematoda: Echinostomatidae) // Trans. Amer. Micr. Soc. – 1963. – 82, 1. – P. 1–6.
- Aitken-Ander P., Levin N. L. Occurrence of adult and developmental stages of *Proctoeces maculatus* (Trematoda: Digenea) in the gastropod *Crepidula convexa* // Trans. Amer. Microsc. Soc. – 1985. – 104, 3. – P. 250–260.
- Alicata J. E. Parasitic infections of man and animals in Hawaii. – Hawaii Agricult. Exper. Stat., Univ. Hawaii, Honolulu, Hawaii. – 1964. – Tech. Bull. no. 61. – 138 pp.
- Álvarez M. F., Cordeiro J. A., Leiro J. M., Sanmartín M. L. Influence of host age and sex on the helminth fauna of the yellow-legged gull (*Larus michahellus*) in Galicia (northwestern Spain) // J. Parasitol. – 2006. – 92, 3. – P. 454–458.
- Angel L. M. *Cercaria haswelli* Dollfus, 1927; a re-examination of Haswell's material, with discussion of the genus *Tergestia* // Libro Homenaje al Dr. Eduardo Caballero, Jubileo 1930–1960. – 1960. – P. 75–86.
- Atkins D. On abnormal conditions of the gills in *Mytilus edulis*. II. Structural abnormalities, with a note on the method of division of mantle cavity in normal individuals // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 1931. – 17, 2. – P. 489–543.
- Bartoli P. Développement expérimental d'une métacercarie nouvelle de la famille des «Gymnophallidae» Morozov, 1955 (Trematoda: Digenea), parasite de lamellibranches marins // Bull. Soc. Zool. France. – 1965. – 90. – P. 571–580.
- Bartoli P. Recherches sur le Gymnophallidae F. N. Morozov, 1955 (Digenea) parasites d'oiseaux des côtes de Camarague: systematique, biologie et ecologie. – These: Univ. de Droit, d'Econ. et des Sci. d'Aix-Marseille; 1974a. – 338 pp.
- Bartoli P. Un cas d'exclusion compétitive chez les Trématodes: L'élimination de *Gymnophallus choledochus* T. Odhner, 1900 par *G. nereicola* J. Rebecq et G. Prévot, 1962 en Camarague (France) (Digenea, Gymnophallidae) // Bull. Soc. Zool. France. – 1974b. – 99, no. 4. – P. 551–559.
- Bartoli P. Ségrégation biologique et écologique de deux espèces jumelles sympatrique de Trématodes (Trematoda: Gymnophallidae) // Z. Parasitkde. – 1981. – 65. – P. 167–180.
- Bartoli P. Les stades larvaires de *Meiogymnophallus strigatus* (M. V. Lebour, 1908) n. comb. (Trematoda: Gymnophallidae) // Ann. Parasitol. Hum. Comp. – 1983. – 58, 3. – P. 227–242.
- Bartoli P. Distomatoses des lamellibranches marins sur le littoral méditerranéen français // Halictis. – 1984. – 14. – P. 98–107.
- Bartoli P., Gibson D. I. Synopsis of the life cycles of Digenea (Platyhelminthes) from lagoons of the northern coast of the western Mediterranean // J. Nat. Hist. – 2007. – 41. – P. 1553–1570.
- Barton D.P., Blair D. Family Notocotylidae / Keys to the Trematoda (Eds.) Jones A., Bray R.A., Gibson D.I. – Wallingford, UK: CABI Publ., 2005. – 2. – P. 383–396.

- Biavati S., Manera M. Aspetti istopatologici ed istochimici nella cercariosi in *Mytilus galloprovincialis* // Atti 45 Conv. Soc. Ital. Sci. Vet., Altavilla Milicea (PA), 25 – 28 Settembre 1991. – 1991. – P. 881.
- Biavati S., Manera M. Istopatologia ed istochimica in un caso di cercariosi in *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) // Boll. Soc. It. Patol. Ittica. – 1992. – 9. – P. 12 – 16.
- Bignell J. P., Dodge M. J., Feist S. W., Lyons B., Martin P. D., Taylor N. G. H. et al. Mussel histopathology: effects of season, disease and species // Aquat. Biol. – 2008. – 2. – P. 1 – 15.
- Bignell J. P., Stentiford G. D., Taylor N. G. H., Lyons B. P. Histopathology of mussels (*Mytilus* sp.) from the Tamar Estuary, U. K. // Mar. Environ. Res. – 2011. – 72. – P. 25 – 32.
- Billgren O., Håkansson N. Occurrence of parasites in *Mytilus edulis* in the proximity of Lysekil in 1979 – a pilot study // Medd. Havsfiskelab., Lysekil. – 1980. – Nr 263. – P. 26 – 35. (Swedish text, English summary).
- Bishop C. A., Threlfall W. Helminth parasites of the common eider duck, *Somateria mollissima* (L.). in Newfoundland and Labrador // Proc. Helminth. Soc. Wash. – 1974. – 41, 1. – P. 25 – 35.
- Blakeslee A. M. H., Altman J., Miller A. W., Byers J. E., Hamer C. E., Ruiz G. M. Parasites and invasions: a biogeographic examination of parasites and hosts in native and introduced ranges // J. Biogeogr. – 2011. – P. 1 – 14 (доступно: jebryers.ecology.uga.edu/.../Blakeslee-et-al-2011).
- Bower S. M., Figueras A. J. Infectious diseases of mussels, especially pertaining to mussel transplantation // World Aquaculture. – 1989. – 20. – P. 89 – 93.
- Bower S. M., McGladdery S. E. Synopsis of Infectious Diseases and Parasites of Commercially Exploited Shellfish: Bucephalid Trematode Diseases of Mussels. 2009 – URL: [ftp://devios-inter.dfo-mpo.gc.ca/science/species-especes/shellfish-coquillages/diseases-maladies/pages/bucephmu-eng.htm](http://devios-inter.dfo-mpo.gc.ca/science/species-especes/shellfish-coquillages/diseases-maladies/pages/bucephmu-eng.htm).
- Bower S. M., McGladdery S. E., Price I. M. Synopsis of infectious diseases and parasites of commercially exploited shellfish // Ann. Rev. Fish Dis. – 1994. – 4. – P. 1 – 199.
- Bowers E. A., Bartoli P., James B. L. A demonstration of allopatric sibling species within the Gymnophallidae // Syst. Parasitol. – 1990. – 17. – P. 143 – 152.
- Boyle M. S. Trematode and nematode parasites of *Pleurobrachia pileus* O. F. Müller in New Zealand waters // Trans. R. Soc. N. Z. (Zool.). – 1966. – 8, 1. – P. 51 – 62.
- Bray R. A. Some digenetic trematodes in fishes from the Bay of Biscay and nearby waters // Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.). – 1973-1974. – 26. – P. 149 – 184.

- Bray R. A. On the fellodistomid genus *Proctoeces* Odhner, 1911 (Digenea), with brief comments on two other fellodistomid genera // J. nat. Hist. – 1983. – 17. – P. 321 – 339.
- Bray R. A. Family Zoogonidae Odhner, 1902 / Keys to the Trematoda (Eds.) Gibson D. I., Bray R. A., Jones A. – CABI Publ. UK, 2008. – 3. – P. 605 – 629.
- Bray R. A., Gibson D. I. The Fellodistomidae (Digenea) of fishes from the northeast Atlantic // Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.). – 1980. – 37, no 4. – P. 199 – 293.
- Bray R. A., Gibson D. I. The Zoogonidae (Digenea) of fishes from the north-east Atlantic // Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.). – 1986. – 51. – P. 127 – 206.
- Bray R. A., Justine J.-L. A review of the Zoogonidae (Digenea: Microphalloidea) from fishes of the waters around New Caledonia, with the description of *Overstreetia cribbi* n. sp. // PeerJ. – 2014. – 2. – doi: 10.7717/peerj.292.
- Breton G. Une epizootie à larves de *Bucephalus mytili* Cole, affectant les populations naturelles et cultivées de *Mytilus edulis* L. de la région de Coutances (Manche) // C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D, Sci. Nat. – 1970. – 271, 12. – P. 1049 – 1052.
- Brisinello W., Grassi F., D'Alba A., Giorgetti G., Vanelli M. Incidenza di *Mytilicola intestinalis* e *Cercaria tenuans* nei mitili allevati (*Mytilus galloprovincialis*) nella zona centrale della Laguna di Venezia // Atti S.I.S. Vet. – 1986. – 40. – P. 1034 – 1036.
- Brousseau D. J. Aspects of reproduction of the blue mussel, *Mytilus edulis* (Pelecypoda: Mytilidae) in Long Island Sound // Fish. Bull. – 1983. – 81. – P. 733 – 739.
- Buck B. H., Thielges D. W., Walter U., Nehls G., Rosenthal H. Inshore – offshore comparison of parasite infestation in *Mytilus edulis*: implications for open ocean aquaculture // J. Appl. Ichthyol. – 2005. – 21. – P. 107 – 113.
- Bush A. O., Forrester D. J. Helminths of the white ibis in Florida // Proc. Helminth. Soc. Wash. – 1976. – 43, 1. – P. 17 – 23.
- Caballero y Caballero E. Situación taxonómica de las especies del género *Mehlisia* S. J. Johnston, 1913 (Trematoda, Digenea) // Rev. Biol. Trop. – 1961. – 9, 1. – P. 61 – 66.
- Cable R. M. The life cycle of *Parvatrema borinquense* gen. et ap. Nov. (Trematode: Digenea) and the systematic position of the subfamily Gymnophallinae // J. Parasitol. – 1953. – 39, 4. – P. 408 – 421.
- Cable R. M., Martin W. E. *Parorchis avitus* (Linton, 1914), a synonym of *P. acanthus* (Nicoll, 1906) // J. Parasitol. – 1935. – 21, 6. – P. 436 – 437.
- Cáceres-Martínez J., Vásquez-Yeomans R. Metazoan parasites and pearls in coexisting mussel species: *Mytilus californianus*, *Mytilus galloprovincialis*, and *Septifer bifurcatus*, from an exposed rocky shore in Baja California, Northwestern Mexico // Veliger. – 1999. – 42, 1. – P. 10 – 16.

- Calvo-Ugarteburu G., McQuaid C. D.* Parasitism and invasive species: effects of the digenetic trematodes on mussels // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1998a. – 169. – P. 149 – 163.
- Calvo-Ugarteburu G., McQuaid C. D.* Parasitism and invasive species: epidemiology of trematodes in the intertidal mussels *Perna perna* and *Mytilus galloprovincialis* // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1998b. – 220, 1. – P. 47 – 66.
- Canaris A. G., Kinsella J. M.* Helminth communities of shorebirds (Charadriidae) on King Island, Tasmania // *Paper & Proc. R. S. Tasmania.* – 1998. – 132. – P. 49 – 57.
- Canaris A. G., Kinsella J. M., Braby R.* Helminth parasites in two species of shorebirds from Namibia // *Comp. Parasitol.* – 2003. – 70, 2. – P. 155 – 161.
- Canzonier W. J.* *Cercaria tenuans*, larval trematode parasite of *Mytilus* and its significance in mussel culture // *Aquaculture.* – 1972. – 1, 3. – P. 267 – 278.
- Castellanos Z. J. A. de.* Estudios larvales de Trematode-Bucephalidae en el mejillon "*Mytilus platensis*" // *Notas Mus. de la Plata, Zool.* – 1961. – 20 (188). – P. 21 – 24.
- Cerruti A.* Le forme larvali di trematodi rinvenute nei mitili del mar Grande e del Mar Piccolo di Taranto // *Riv. Biol.* – 1948. – 40. – P. 74 – 101.
- Ceschia G., Mion A., Orel G., Giorgetti G.* Parasitological studies in mussel culture in Friuli-Venezia Giulia // *Hydrores. Inf.* – 1991. – 8. – P. 5 – 12.
- Chai J. Y., Choi M. H., Yu J. R., Lee S. H.* *Gymnophalloides seoi*: a new human intestinal trematode // *Trends Parasitol.* – 2003. – 19, 3. – P. 109 – 112.
- Chai J.-Y., Han E.-T., Choi D., Seo M., Kim J.-L., Guk S.-M., Shin E.-H., Lee S.-H.* A new gymnophallid trematode from the intestine of mice infected with metacercariae from the razor clam *Siniovacula constricta* // *J. Parasitol.* – 2007. – 93, 1. – P. 132 – 137.
- Chai J.-Y., Hong S. T., Lee S. H., Lee G. C., Min Y. I.* A case of echinostomiasis with ulcerative lesions in the duodenum // *Korean J. Parasitol.* – 1994. – 32, 3. – P. 201 – 204.
- Chai J. Y., Shin E., Lee S. H., Rim H.-J.* Foodborne intestinal flukes in Southeast Korea // *Korean J. Parasitol.* – 2009. – 47, Suppl. – P. 69 – 102.
- Cheng T. C., Shuster C. N., Anderson A. H.* A comparative study of the susceptibility and response of eight species of marine pelecypods to the trematode *Himasthla quissetensis* // *Trans. Amer. Microsc. Soc.* – 1966a. – 85, 2. – P. 284 – 295.
- Cheng T. C., Shuster C. N., Anderson A. H.* Effects of plasma and tissue extracts of marine pelecypods on the cercaria of *Himasthla quissetensis* // *Experim. Parasitol.* – 1966b. – 19, 1. – P. 9 – 14.
- Ching H. L.* Some digenetic trematodes of shore birds at Friday Harbor, Washington // *Proc. Helminth. Soc. Wash.* – 1960. – 27, 1. – P. 53 – 62.

- Ching H. L. Description of *Gymnophallus somateriae* (Levensen, 1881) from *Macoma inconspicua* and diving ducks from Vancouver, Canada // *Canad. J. Zool.* – 1973. – 51. – P. 901 – 906.
- Ching H. L. New marine hosts for *Parorchis acanthus*, *Cryptocotyle lingua*, *Maritrema megametrius*, and *Maritrema graciosum*, trematodes of birds from British Columbia, Canada // *Canad. J. Zool.* – 1978. – 56, 8. – P. 1877 – 1879.
- Ching H. L. The life cycle of *Psilostomum magniovum* n. sp. (Trematoda: Psilostomidae) // *Proc. Helminth. Soc. Wash.* – 1980. – 47, 2. – P. 179 – 185.
- Ching H. L. Lists of larval worms from marine invertebrates of the Pacific coast of North America // *J. Helminth. Soc. Wash.* – 1991. – 58, 1. – P. 57 – 68.
- Ching H. L. Evaluation of characters of the digenean family Gymnophallidae Morozov, 1955 // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1995a – 52 (Suppl. 1). – P. 78 – 83.
- Ching H. L. Four new gymnophallid digeneans from rice rats, willets, and molluscs in Florida // *J. Parasitol.* – 1995b. – 81, 6. – P. 924 – 928.
- Chipev N., Kostadinova A. Digenean parasite assemblages in birds of the family Ardeidae from a lake ecosystem in Bulgaria // *Parasit. hung.* – 1995. – 28. – P. 109 – 112.
- Cho C. M., Tak W. Y., Kweon Y. O., Kim S.K., Choi Y. H., Kong H. H., Chung D. I. A human case of *Echinostoma hortense* (Trematoda: Echinostomatidae) infection diagnosed by gastroduodenal autopscope in Korea // *Korean J. Parasitol.* – 2003. – 41, 2. – P. 117 – 120.
- Chung O.-S., Lee H.-J., Sohn W.-M., Park Y.-K., Chai J.-Y., Seo M. Discovery of *Parvatrema duboisi* and *Parvatrema homoeotectum* (Digenea: Gymnophallidae) from migratory birds in Korea // *Korean J. Parasitol.* – 2010. – 48, 3. – P. 271 – 274.
- Cochôa A. R., Magalhães A. R. M. Perdas de sementes de mexilhões *Perna perna* (L., 1758), cultivados na Baía Norte – Ilha de Santa Catarina / SC // *Boll. Inst. Pesca, São Paulo.* – 2008a. – 34, 1. – P. 1 – 10.
- Cochôa A. R., Magalhães A. R. M. Protocolo de identificação e quantificação de bucefalose (enfermidade laranja) em mexilhões *Perna perna* // *Boll. Inst. Pesca.* – 2008b. – 34, 1. – P. 11 – 19.
- Cole H. A. On some larval trematode parasites of the mussel (*Mytilus edulis*) and the cockle (*Cardium edule*). Part I // *Parasitol.* – 1935. – 27. – P. 276 – 280.
- Cole H. A. On some larval trematode parasites of the mussel (*Mytilus edulis*) and the cockle (*Cardium edule*). Part II. A new larval *Gymnophallus* (*Cercaria cambrensis*) sp. nov. from the cockle (*Cardium edule*) // *Parasitol.* – 1938. – 30. – P. 40 – 43.
- Cooley N. R. Studies on *Parorchis acanthus* (Trematoda: Digenea) as a biological control for the southern oyster drill, *Thais haemastoma* // *Fish. Bull.* 201, Fish & Wildlife Serv. – 1962. – 62. – P. 78 – 91.

- Coustau C., Combes C., Maillard C., Renaud F., Delay B. *Proisorhynchus squamatus* (Trematoda) parasitosis in the *Mytilus edulis* / *Mytilus galloprovincialis* complex: specificity and host-parasite relationships. – F.O. Perkins and T.C. Cheng (eds.) Pathology in Marine Science. – Acad. Press Inc., New York, 1990. – P. 291 – 298.
- Coustau C., Renaud F., Delay B., Robbins I., Mathieu M. Mechanisms involved in parasitic castration: in vitro effects of the trematode *Proisorhynchus squamatus* on the gametogenesis and the nutrient storage metabolism of the marine bivalve mollusc *Mytilus edulis* // Exp. Parasitol. – 1991a. – 73, 1. – P. 107 – 115.
- Coustau C., Renaud F., Maillard C., Pasteur N., Delay B. Differential susceptibility to a trematode parasite among genotypes of the *Mytilus edulis* / *galloprovincialis* complex. – Genet. Res. – 1991b. – 57, 3. – P. 207 – 212.
- Coustau C., Robbins I., Delay B., Renaud F., Mathieu M. The parasitic castration of the mussel *Mytilus edulis* by the trematode parasite *Proisorhynchus squamatus*: specificity and partial characterization of endogenous and parasite-induced anti-mitotic activities. – Comp. Biochem. Physiol., Part A: Physiology. – 1993. – 104, 2. – P. 229 – 233.
- Cremonte F., Vázquez N., Ituarte C. The development of *Gymnophallus australis* Szidat, 1962 (Digenea: Gymnophallidae) from the Patagonian coast (Argentina) from metacercaria to adult, with an amended diagnosis of *Gymnophallus* Odhner, 1905 // Syst. Parasitol. – 2008. – 69, 1. – P. 23 – 31.
- Cribb T. H., Bray R. A., Littlewood D. T. J. The nature and evolution of the association among digeneans, molluscs and fishes // Intern. J. Parasitol. – 2001. – 31. – P. 997 – 1011.
- Cribb T. H., Bray R. A., Olson P. D., Littlewood D. T. J. Life cycle evolution in the Digenea: a new perspective from phylogeny // Adv. Parasitol. – 2003. – 54. – P. 198 – 254.
- Cribb T. H., Miller T. L., Bray R. A., Cutmore S. C. The sexual adult of *Cercaria praecox* Walker, 1971 (Digenea: Fellodistomidae) with the proposal of *Oceroma* // Syst. Parasitol. – 2014. – 88, 1. – P. 1 – 10.
- Culurgioni J., D'Amico V., Coluccia E., Mulas A., Figus V. Metazoan parasite fauna of conger eel *Conger conger* L. from Sardinian waters (Italy) // Ittopatologia. – 2006a. – 3. – P. 253 – 261.
- Culurgioni J., D'Amico V., De Murtas R., Trotti G. C., Figus V. Parasitological monitoring of commercial native bivalves from St. Gilla lagoon (Sardinia, South Western Mediterranean) // Ittopatologia. – 2006b. – 3. – P. 243 – 252.
- Culurgioni J., Sabatini A., De Murtas R., Matiucci S., Figus V. Helminth parasites of fish and shellfish from the Santa Gilla Lagoon in southern Sardinia, Italy // J. Helminthol. – 2013. – 10pp. – doi:10.1017/S0022260813000066
- Coussé O., Renaud F. Seasonal variations and spatial distributions of snails // Invertebr. Biol. – 2007. – 126, 3. – P. 235 – 246.

- D'Alba A., Giorgetti G., Ceschia G., Brisinello W., Labura Z. Incidenza di *Mytilicola intestinalis* e *Cercaria tenuans* nei mitili (*Mytilus galloprovincialis*) allevati in Friuli-Venezia Giulia // Atti S.I.S. Vet. – 1986. – 40. – P. 1031 – 1034.
- Da Ros L., Massignann F. Indagine parasitologica su *Mytilus galloprovincialis* Lmk. allevato in Laguna di Venezia (Bacino di Chioggia) // Oedalia. – 1985. – 11, 3. – P. 809 – 811.
- Davis D. S. Variation in the northern rough periwinkle, *Littorina saxatilis* (Olivi) in Nova Scotia // Proc. N. S. Inst. Sci. – 1971-73. – 27. – P. 61 – 90.
- Dawes B. The Trematoda, with special reference to British and other European forms. – Cambridge Univ. Press, 1946. – 646 pp.
- Deblock S. Inventaire des trématodes larvaires parasites des mollusques *Hydrobia* (Prosobranches) des côtes de France // Parasitologia. – 1980. – 22. – P. 1 – 105.
- de Montaudouin X., Jensen K. T., Desclaux C., Wegeberg A. M., Sajus M. C. Effect of intermediate host size (*Cerastoderma edule*) on infectivity of cercariae of *Himasthla quissetensis* (Echinostomatidae: Trematoda) // J. Mar. Biol. Ass. U. K. – 2005. – 85, 4. – P. 809 – 812.
- de Montaudouin X., Kisieleski I., Bachelet G., Desclaux C. A census of macroparasites in an intertidal bivalve community, Arcachon Bay, France // Oceanol. Acta. – 2000. – 23, 4. – P. 453 – 468.
- Dennis E. A., Sharp M., Douglas R. Carbohydrate reserves and phosphatase activity in the mollusc-trematode relationship of *Mytilus edulis* L. and *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) Odhner, 1911 // J. Helminth. – 1974. – 48, 1. – P. 1 – 14.
- Derbali A., Garboui O., Ghorbel M. Reproductive biology of the cockle *Cerastoderma glaucum* (Mollusca: Bivalvia) from the north coast of Sfax (Gulf of Gabes, Tunisia) // Cienc. Marin. – 2009. – 35, 2. – P. 141 – 152.
- Derbel H., Chääri M., Neifar L. Digenean species diversity in teleost fishes from the Gulf of Gabes, Tunisia (Western Mediterranean) // Parasite. – 2012. – 19. – P. 129 – 135.
- Dethlefsen V. Zur Parasitologie der Miesmuschel (*Mytilus edulis* L., 1758) // Ber. Dtsch. Wis. Komm. Meeresforsch. – 1972. – 22, 3. – P. 344 – 371.
- Dias A. A., Serrano M. D. Alterações das brânquias e parasitismo nos mexilhões (*Mytilus edulis*) da Ria de Aveiro // Bol. inform. Inst. Biol. Marit., Lisboa – 1972. – No. 3. – P. 1 – 12.
- Diaz JI., Cremonte F. *Himasthla escamosa* n. sp. (Digenea: Echinostomatidae) from the kelp gull, *Larus dominicanus* (Charadriiformes: Laridae), on the Patagonian coast, Argentina // J. Parasitol. – 2004. – 90, 2. – P. 308 – 314.
- Dietz E. Die Echinostomiden der Vögel // Zool. Anz. – 1909. – 34. – P. 180 – 192.

- Dietz E. Die Echinostomiden der Vögel // Zool. Jb. (Suppl.). – 1910. – 12. – P. 256 – 512.
- Digiani M. C. Digeneans and cestodes parasitic in the white-faced ibis *Plegadis chihi* (Aves: Threskiornithidae) from Argentina // Folia Parasitol. – 2000. – 47, 3. – P. 195 – 204.
- Dimitrov V., Huspeni T., Kanev I., Radev V. Chaetotaxy of the cercariae of *Parorchis acanthus* (Nicoll, 1906) Nicoll, 1907 (Trematoda: Philophthalmidae) on materials collected in the USA // Exp. Pathol. Parasitol. – 2001. – 4/5. – P. 7 – 12.
- Dollfus R. Une méta-cercaire margaritifère parasite de *Donax vittatus* Da Costa // Mém. Soc. zool. Fr. – 1912. – 25. – P. 85 – 144.
- Dollfus R. P. Le Trématode des perles de nacre des moules de Provence // C. R. Acad. Sci., Paris. – 1923. – 176. – P. 1427 – 1429.
- Dollfus R. Notules sur des cercaires atlantiques. I. Sur une larve planctonique figurée par Saville Kent // Bull. Soc. zool. Fr. – 1927. – 52. – P. 111 – 114.
- Dönges J. Entwicklungs- und Lebensdauer von Metacercarien // Z. Parasitenk. – 1969. – 31. – P. 340 – 366.
- Dos Santos A. M. T., Coimbra J. Growth and production of raft-cultured *Mytilus edulis* L., in Ria de Aveiro: gonad symbiotic infestation // Aquaculture. – 1995. – 132, 3-4. – P. 195 – 211.
- Dubots R. Sur le mécanisme de la formation des perles fines dans le *Mytilus edulis* // C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris (Ser. D). – 1901. – 133. – P. 603 – 605.
- Dubois R. L'origine des perles chez le *Mytilus galloprovincialis* // C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris (Ser. D). – 1903. – 136. – P. 178 – 179.
- Dubois R. Sur les metamorphoses du distome parasite des *Mytilus* perliers // C. r. Séanc. Soc. Biol. – 1907. – 63. – P. 334 – 336.
- Dumitrescu E., Telembici A., Lazar A. Etat de sante des mollusques bivalves de la baie de Mamaia // Cercet. Mar., Constanta. – 1998. – no. 31. – P. 231 – 237.
- Dumitrescu E., Zaharia T. Maladies signalees chez *Mytilus galloprovincialis* Lmk. de la Baie de Mamaia – littoral Roumain de la Mer Noire // Cercetări Marine, I. R. C. M. – 1993. – No 26. – P. 143 – 150.
- Dupouy J., Martinez J.-C. Action de *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) (Trematoda: Fellodistomatidae) sur le développement des gonades chez *Mytilus galloprovincialis* Lmk. // C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris (Ser. D). – 1973. – 277, no. 18. – P. 1889 – 1892.
- Durfort M., Bigas M., Bozzo M. G., Ferrer J., Valero L. G. et al. Biodiversidad parasitaria en molluscos bivalvos de la costa Mediterránea // Comunicaciones sobre Zoología de Invertebrados no Artrópodos: XII Bienal Real Soc. Esp. Hist. Nat. – Madrid, 11 – 15 marzo 1996. – Accessed through: <http://rshn.geo.ucm.es/biena/12/b12-znar.htm>.

- Edwards R. L. The reproductive and percentage solid cycles of *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus* in Humboldt County, California: M. S. Thesis. Humboldt State Univ., Arcata. – 1984. – 57 pp. (цит. по: Shaw et al., 1988).
- Endo T., Hoshina T. Redescription and identification of a gymnophallid trematode in a brackish water clam, *Tapes (Ruditapes) philippinarum* // Jap. J. Parasitol. – 1974. – 23. – P. 73 – 77.
- Etchegoin J. A., Merlo M. J., Gilardoni C., Cremonte F. Digeneos larvaes que parasitan a moluscos de ambientes marinos y estuariales de Argentina: relevamiento y perspectivas de estudio // Rev. Arg. Parasitol. – 2013. – 1, 3. – P. 9 – 27.
- Feng S. L. Host response to *Proctoeces maculatus* infection in the blue mussel, *Mytilus edulis* L. // J. Shellfish Res. – 1988. – 7. – P. 118.
- Fernandes F. C., Seed R. The incidence of pearls in populations of the blue mussel, *Mytilus edulis* L., from North Wales // J. moll. Stud. – 1983. – 49. – P. 107 – 115.
- Ferrer J. C. Estructura y ultraestructura del esporocisto de un tremátodo parásito del mejillón *Mytilus edulis* L. // Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. Secc. Biol. – 1981. – 79, 1-4. – P. 5 – 14.
- Ferrer J. C. “*Proctoeces maculatus* (Trematoda: Digenea)”, paràsit del musclo “*Mytilus edulis*”: estructura, desenvolupament i ultraestructura de la cercària // Bull. Inst. Cat. Hist. Nat. – 1983a. – 49 (Sec. Zool., 5). – P. 5 – 12.
- Ferrer J. C. Estudio ultraestructural del desarrollo del tegumento de la cercària de un tremátodo parásito del mejillón *Proctoeces maculatus* (Trematoda, Digenea, Fellodistomatidae) // Rev. Ibér. Parasitol. – 1983b. – 43, 3. – P. 229 – 248.
- Ferrer J. C. Intestinal cecum of a fellodistomatid digenetic trematode a parasite of a mussel *Mytilus edulis*: ultrastructural study // Rev. Ibér. Parasitol. – 1986. – 46, 3. – P. 245 – 256.
- Figueras A. J., Jardón C. F., Caldas J. R. Diseases and parasites of mussels (*Mytilus edulis*, Linnaeus, 1758) from two sites on the east coast of the United States // J. Shellfish Res. – 1991a. – 10. – P. 89 – 94.
- Figueras A. J., Jardón C. F., Caldas J. R. Diseases and parasites of rafted mussels (*Mytilus galloprovincialis*): preliminary results // Aquaculture. – 1991b. – 99, 1-2. – P. 17 – 33.
- Figueras A. J., Novoa B. (coord.) Enfermedades de moluscos bivalves de interés en acuicultura // Publ. Cient. Techn. Fund. Observ. Esp. Acuicult. – 2012. – 541 pp.
- Fjälling A., Kolsäter L., Thulin J. A parasitological investigations of wild and cultured mussels, *Mytilus edulis*, in the Tjärnö-area, Bohuslän, Sweden // Medd. Havsfiskelab., Lysekil. – 1980. – Nr 263. – P. 1 – 24. (Swedish text, English summary).

- Fleury P. G., Langlade A., Le Cogic M. J., Thébault A., Chellet B., Ponthoreau C., Devulder G. Monitoring of cockle rearing of Le Croisic in 1998; Primary results // Ifremer: DRV/RA/LCB/99-04. – 1999. – 15 pp.
- Francisco C. J., Almeida A., Castro A., Pina S., Russell-Pinto F., Rodrigues P., Santos M. J. Morphological and molecular analysis of metacercariae of *Diphtherostomum brusinae* (Stossich, 1888) Stossich, 1903 from a new bivalve host *Mytilus galloprovincialis* // J. Helminthol. – 2011. – 85, 2. – P. 179 – 184.
- Francisco C. J., Almeida A., Castro A., Santos M. J. Development of a PCR-RFLP marker to genetically distinguish *Proisorhynchus crucibulum* and *Proisorhynchus aculeatus* // Parasitol. Intern. – 2010a. – 59, 1. – P. 40 – 43.
- Francisco C. J., Hermida M. A., Santos M. J. Parasites and symbionts from *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) (Bivalves: Mytilidae) of the Aveiro Estuary, Portugal // J. Parasitol. – 2010b. – 96, 1. – P. 200 – 205.
- Francisco C. J., Hermida M. A., Santos M. J. *Proisorhynchus crucibulum* (Digenea: Bucephalidae) miracidium morphology and its passive transmission pattern // Parasite. – 2012. – 19, 3. – P. 277 – 280.
- Frank B. Der bemerkenswerte Lebenszyklus des marinen Vogeltrematoden *Gymnophallus choledochus* // J. Orn., Lpz. – 1969. – 110, H. 4. – P. 471 – 474.
- Franz D. R., Feng S. Y. Preliminary report on host responses by the blue mussel, *Mytilus edulis*, to the infection of the larval trematode, *Cercaria milfordensis* // 19th Ann. Shellfish Pathol. Conf. Oakdale, N. Y.: abstracts, 1967.
- Freeman R. F. H., Llewellyn J. An adult digenetic trematode from an invertebrate host: *Proctoeces subtenuis* (Linton) from the lamellibranch *Scrobicularia plana* (Da Costa) // J. mar. biol. Ass. U. K. – 1958. – 37. – P. 435 – 457.
- Freitas R., Martins R., Campino B., Figueira E., Soars A. M. V. M., Montaudouin X. Trematode communities in cockle (*Cerastoderma edule*) of the Ria de Aveiro (Portugal): Influence of inorganic contamination // Mar. Pollut. Bull. – 2014. – 82. – P. 117 – 126.
- Fried B. Infectivity, growth, and development of *Parorchis acanthus* (Trematoda) in the domestic chicks // J. Parasitol. – 1973. – 59, 4. – P. 743 – 744.
- Gaevskaya A. V., Machkevsky V. K. Functioning of *Proctoeces maculatus* parasite system in various geographical regions / Functioning of coastal ecosystems in various geographical regions: Abstr. 2nd Intern. Symp. (Sopot, Poland, September 5 – 7, 1996). – 1996a. – P. 27.
- Gaevskaya A. V., Machkevsky V. K. The role of Black Sea marine and coastal birds in infections of fish and molluscs with trematodes // Bull. Scand. Soc. Parasitol. – 1996b. – 6, 2. – P. 121.
- Galaktionov K. V. Life cycles and distribution by seabird helminthes in the Arctic and Sub-Arctic regions // Bull. Scand. Soc. Parasitol. – 1996. – 6. – P. 31 – 49.

- Galaktionov K. V. Phenomenon of parthenogenetic metacercariae in gymnophallids and aspects of trematode evolution // Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. – 2006. – 310. – P. 51 – 58.
- Galaktionov K. V., Kozminsky E. V., Skirnisson K. Patterns in macro- and microscale distribution of trematode infections in mudsnail *Hydrobia ventrosa* populations in Iceland // Bull. Scand. Soc. Parasitol. – 2002 – 2003. – 12–13. – P. 11 – 12.
- Galaktionov K. V., Skirnisson K. Digeneans from intertidal molluscs of SW Iceland // Syst. Parasitol. – 2000. – 47. – P. 87 – 101.
- Galaktionov N. K., Podgornaya O. I., Fedorov A. V. Characterization of mariner transposon from the genome of *Himasthla elongata* fluke // Cell and Tissue Biology. – 2009. – 3, 6. – P. 527 – 531.
- Galinou-Mitsoudi S., Giannakourou A., Petridis D., Papathanasiou E. Mussel endobionts in Greek cultures: first occurrence and effects // On-line: www.srcosmos.gr/srcosmos/showpub.aspx?aa... – 11 pp.
- Gam M. Dynamique des systèmes parasites – hôte, entre trématodes digènes et coque *Cerastoderma edule*: comparaison de la lagune de Merja Zegra avec le Bassin d'Arcachon. – These grade Doct., spec. biogéochimie et écosystèmes, 2008. – 207 pp.
- Gam M., Bazairi H., Jensen K. T., de Montaudouin X. Metazoan parasites in an intermediate host population near its southern border: the common cockle (*Cerastoderma edule*) and trematodes in a Moroccan coastal lagoon (Merja Zegra) // J. Mar. Biol. Ass. U. K. – 2008. – 88, 2. – P. 357 – 364.
- Gargouri Ben Abdallah L., Chargui T., Abildi S., Trigui El Menif N. Associated and digenean fauna of the mussel *Mytilus galloprovincialis* cultured on shellfish tables in the lagoon of Bizerta (Tunisia) // Transit. Waters Bull. – 2012. – 6, 1. – P. 20 – 33.
- Garner R. On the formation of British pearls and their possible improvement // J. Linn. Soc., London, Zool. – 1872. – 11. – P. 426 – 428.
- Giard A. Sur les trématodes margaritigenes du Pas-de-Calais (*Gymnophallus somateriae* Levinsen et *G. bursicola* Odhner) // C. R. Soc. Biol., Paris. – 1907. – 63. – P. 416 – 420.
- Gibson D. I. Trematoda / Guide to the parasites of fishes of Canada. – Ed. by L. Margolis, Z. Kabata. – Canad. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. – 1996. – 124. – 373 pp.
- Gibson D. I. Family Rencolidae Dollfus, 1939 / Keys to the Trematoda (Eds.) Gibson D. I., Bray R. A., Jones A. – CABI Publ. UK, 2008. – 3. – P. 591 – 594.
- Gibson D., Cribb T. (2013). Echinostomatidae Looss, 1899. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=108420> on 2013-09-12.

- Giles D. E. New bucephalid cercaria from the mussel *Mytilus californianus* // J. Parasitol. – 1962. – 48, 2, Sect. 1. – P. 293 – 295.
- Goater C. P. Patterns of helminth parasitism in the oystercatcher, *Haematopus ostralegus*, from the Exe estuary, England: PhD thesis, Univ. Exeter, Exeter, 1989. (urr. no: Aquitte-Macedo M. L., Kennedy C. R. Diversity of metazoan parasites of the introduced oyster species *Crassostrea gigas* in the Exe estuary // J. Mar. Biol. Ass. U. K. – 1999. – 79, 1. – P. 57 – 63.
- Goater C. P., Goss-Custard J. D., Kennedy C. R. Population dynamics of two species of intestinal helminths in oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) // Can. J. Zool. – 1995. – 73, 2. – P. 296 – 308.
- Gorbushin A. M., Levakin I. A. Encystment *in vitro* of the cercariae *Himasthla elongata* (Trematoda: Echinostomatidae) // J. Evol. Biochem. Physiol. – 2005. – 41, 4. – P. 428 – 436.
- Goss-Custard J. D., West A. D., Durell S. E. The availability and quality of the mussel prey (*Mytilus edulis*) of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) // Neth. J. Sea Res. – 1993. – 31, 4. – P. 419 – 439.
- Gottschalk C., Prange H. Über Vogelparasiten auf der Inseln Mellum an der niedersächsischen Nordseeküste // Zool. Garden. – 2011. – 80, 1-2. – P. 29 – 85.
- Granovich A. I., Mikhailova N. A. Rocky shore trematodes of the west coast of Sweden: distribution and life cycle strategies // Acta Parasitol. – 2004. – 49, 3. – 9 pp.
- Guk S. M., Park J. H., Shin E. H., Kim J. L., Lin A., Chai J. Y. Prevalence of *Gymnophalloides seoi* infection in coastal villages of Haenam-gun and Yeongam-gun, Republic of Korea // Korean J. Parasitol. – 2006. – 44, 1. – P. 1
- Gupša P. D. On *Psilochasmus indicus*, sp. n. (family Psilostomidae Odhner, 1913) // Parasitol. – 1957. – 47, 3-4. – P. 452 – 456.
- Gutiérrez M. *Cercaria tenuans* y *Marteilia refringens* en un ejemplar de mejillón *Mytilus edulis* (L.) de la costa noroeste de España // Invest. Pesq. (Barcelona) – 1978. – 42, 2. – P. 467 – 470 (исп.; рез. англ.).
- Halajian A., Tavakol S., Mortazavi P., Shokoofeh S., Powell L. W. *Clinostomum complanatum* in birds, a potential pathogen for fishes, Iran // VIII Intern. Symp. Fish Parasites, 26 – 30 Sept., 2011, Vía del mare, Chile: Abstr. – 2011. – P. 56 – 57.
- Halton D. W. Observations on the nutrition of digenetic trematodes // Parasitol. – 1967. – 57, 4. – P. 639 – 660.
- Han E.-T., Whang J.-D., Chai J.-Y. *Himasthla alincia* (Echinostomatidae): metacercariae in brackish water bivalves and their growth and development in experimental animals // J. Parasitol. – 2009. – 95, 6. – P. 1415 – 1420.
- Hansson H. G. (comp.) NEAT: South Scandinavian marine Plathelminthes Check-list. 1998 [http://www.tmb.lgu.se/libdb/taxon/neat_pdf?NEAT*Plathelminth.pdf].

- Harris M. P. The incidence of some species of Trematoda in three species of *Larus* gulls in Wales // *Ibis*. – 1964. – **106**. – P. 532 – 537/
- Haswell W. A. On two remarkable sporocysts occurring in *Mytilus latus* on the coast of New Zealand // *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales* for the 1902. – 1902-03. – **27**. – P. 497 – 515.
- Hechinger R. F., Lafferty K. D., Mancini F. T., Warner R. R., Kuris A. M. How large is the hand in the puppet? Ecological and evolutionary factors affecting body mass of 15 trematode parasitic castrators in their snail host // *Evolut. Ecol.* – 2009. – **23**. – P. 651 – 667.
- Herman S. M., Bacha W. J. Jr. Growth, development, and site location of the trematode *Himasthla quissetensis* in the chick following cloacal drop infections with cercariae // *J. Parasitol.* – 1978. – **64**, 5. – P. 827 – 830.
- Hickmann R. W. Incidence of a pea crab and a trematode in cultivated and natural green-lipped mussels // *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* – 1978. – **12**, 2. – P. 211 – 215.
- Hine P. M. Health status of commercially important molluscs in New Zealand // *Surveillance*. – 1997. – **24**, 1. – P. 25 – 28.
- Hine P. M., Jones J. B. *Bonamia* and other aquatic parasites of importance to New Zealand // *N. Z. J. Zool.* – 1994. – **21**. – P. 49 – 56.
- Hoberg E. P. Trematode parasites of marine birds in Antarctica: The distribution of *Gymnophallus deliciosus* (Olsson, 1893) // *Antarctic J. of the U. S. Review*. – 1984. – P. 159 – 160.
- Howell M. A contribution to the life history of *Bucephalus longicornutus* (Manter, 1954) // *Zool. Publ. Victoria Univ. Wellington, N. Z.* – 1966. – No. 40. – 42 pp.
- Howell M. The trematode, *Bucephalus longicornutus* (Manter, 1954) in the New Zealand mud-oyster, *Ostrea lutaria* // *Trans. Roy. Soc. N. Z.* – 1967. – **8**, 22. – P. 221 – 237.
- Hutton R. E. Studies on the parasites of *Cardium edule* L.: *Cercaria fulbrighti* n. sp., a *Gymnophallus* larva with a forked tail // *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* – 1952. – **31**, 2. – P. 317 – 326.
- Iakovleva N. V., Gorbushin A. M. Carbohydrate mimicry of the parasite in the *Himasthla elongata* (Trematoda: Echinostomatidae) – *Littorina littorea* (Mollusca: Prosobranchia) system // *J. Evol. Biochem. Physiol.* – 2005. – **41**, 2. – P. 143 – 149.
- Irwin S. W. B., McKerr G., Judge B. C., Moran I. Studies on metacercarial excystment in *Himasthla leptosoma* (Trematoda: Echinostomatidae) and newly emerged metacercariae // *Intern. J. Parasitol.* – 1984. – **14**, 4. – P. 415 – 421.
- James B. L. The distribution and keys of species in the family Littorinidae and of their digenean parasites, in the region of Dale, Pembrokeshire // *Field. Stud.* – 1968. – **2**. – P. 615 – 650.

- James B. L. Host selection and ecology of marine digenean larvae // IV Eur. Mar. Biol. Symp. – Ed. D. J. Crisp. – Cambridge Univ. Press, 1971. – P. 179 – 196.
- Jameson H. L. On the origin of pearls // Proc. Zool. Soc. Lnd, P. Z. S., 1902. – 1902. – P. 140 – 166.
- Jameson H. L., Nicoll W. On some parasites of the Scoter duck (*Oedemia nigra*), and their relation to the pearl-inducing trematode in the edible mussel (*Mytilus edulis*) // Proc. Zool. Soc. Lnd, 1913. – 1913. – I. – P. 53 – 62.
- Jangoux M. Diseases of Echinodermata. II. Agents metazoans (Mesozoa to Bryozoa) // Dis. aquat. Org. – 1987. – 2. – P. 205 – 234.
- Jeffs A. G., Holland R. C., Hoker S. H., Hayden B. J. Overview and bibliography of research on the greenshell mussel, *Perna canaliculus*, from New Zealand // J. Shellfish Res. – 1999. – 18, 2. – P. 347 – 360.
- Jensen K. T., Castro N. F., Bachelet G. Infectivity of *Himasthla* spp. (Trematoda) in cockle (*Cerastoderma edule*) spat // J. Mar. Biol. Ass. U. K. – 1999. – 79, 2. – P. 265 – 271.
- Johansen M. V., Sithithawom P., Bergquist R., Utzinger J. Towards improved diagnosis of zoonotic trematode infection in Southeast Asia // Important Helminth Infections in Southeast Asia: Diversity and Potential for Control and Elimination, Part B: Adv. Parasitol. – 2010. – 73, Chapt. 7. – P. 171 – 196.
- Johnson P. I. J., Lunde K. B., Ritchie E. G., Launer A. E. The effect of trematode infection on amphibian limb development and survivorship // Science. – 1999. – 284. – P. 802 – 804.
- Jones J. B. Studies on animals closely associated with some New Zealand marine shellfish: Theses. – 1975. (pepepar: Accepted on-line: <http://hdl.handle.net/10063/661>).
- Jones J. B. A redescription of *Tergestia agnostomi* Mantz, 1954, based on gravid specimens (Trematoda: Fellodistomatidae) // J. Roy. Soc. N. Z. – 1978. – 8, 2. – P. 157 – 159.
- Josten N. Die Parasitengemeinschaften in der Flensburger Förde und die Populationsdynamik ihrer Wirte: Diss. Dokt. Biol. – Univ. Hamburg. – Hamburg, 2004. – 253 pp.
- Kanev I., Radev V., Fried B. Family Philophthalmidae / Keys to the Trematoda (Eds.) Jones A., Bray R. A., Gibson D. I. – Wallingford, UK: CABI Publ., 2005. – 2. – P. 87 – 98.
- Kaplan A. T., Rebhal S., Lafferty K. D., Kuris A. M. Small estuarine fishes feed on large trematode cercariae: Lab and field investigations // J. Parasitol. – 2009. – 95, 2. – P. 477 – 489.
- Karagiannis D., Vatsos I. N., Theodorides A., Angelidis P. Effect of culture system on the prevalence of parasites of the Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) // J. Hellenic Vet. Med. Soc. – 2013. – 64, 2. – P. 113 – 121.

- Keilin D. On the life-history of *Helicosporidium parasiticum*, n. g., n. sp., a new type of protist parasitic in the larva of *Dasyhelea obscura* Winn. (Diptera, Ceratopogonidae) and some other arthropods // *Parasitol.* – 1921. – 13, 2. – P. 97 – 113.
- Kennedy M. J., Frelser P. F. *Renicola lari* Timon-David, 1933 from the osprey, *Pandion haliaetus* (L.), from Alberta, Canada // *J. Wildlife Dis.* – 1984. – 20, 4. – P. 350 – 351.
- Kharoo V. K. A review of the history and classification of the family Renicolidae Dollfus, 1939 (Trematoda: Digenea) // *Indian J. Fund. Appl. Life Sci.* – 2013. – 3, 2. – P. 6 – 12.
- Kim Y., Powell E. N. Distribution of parasites and pathologies in sentinel bivalves: NOAA status and trends “Mussel Watch Program” // *J. Shellfish Res.* – 2007. – 26, 4. – P. 1115 – 1151.
- Kollien A. H. *Cercaria patellae* (Lebour, 1907) developing in *Patella vulgata* as the cercaria of *Echinostephilla haematopi* (Chingr, 1960) (Digenea: Philophthalmidae) // *Z. f. Bakteriol.* – 1995. – 282, 2. – P. 174.
- Kollien A. H. *Cercaria patellae* Lebour, 1911 developing in *Patella vulgata* is the cercaria of *Echinostephilla patellae* (Lebour, 1911) n. comb. (Digenea: Philophthalmidae) // *Syst. Parasitol.* – 1996. – 34, 1. – P. 11 – 25.
- Kostadinova A. Family Echinostomatidae Looss, 1899 / Keys to the Trematoda (Eds.) Jones A., Bray R. A., Gibson D. I. – Wallingford, UK: CABI Publ., 2005a. – 2. – P. 9 – 64.
- Kostadinova A. Family Psilostomidae Looss, 1900 / Keys to the Trematoda (Eds.) Jones A., Bray R. A., Gibson D. I. – Wallingford, UK: CABI Publ., 2005b. – 2. – P. 99 – 118.
- Krakau M. Eingeschleppte und heimische Mollusken im Wattenmeer: Unterschiede in Bewuchs und Parasitierung?: Diplomarb. Univ. Bremen. – 2004. – 94 pp.
- Krakau M., Thielges D. W., Reise K. Native parasites adopt introduced bivalves of the North Sea // *Biol. Invasions.* – 2006. – 8, 4. – P. 919 – 925.
- Kuris A. M., Hechinger R. F., Shaw J. C., Whitney K. L., Aguirre-Macedo L. et al. Ecosystem energetic implications of parasites and free-living biomass in three estuaries // *Nature.* – 2008. – 454. – P. 515 – 518.
- Kyle D. E., Noblet G. P. Occurrence of metacercariae (Trematoda: Gymnophallidae) on *Amphitrite ornata* (Annelida: Terebellidae) // *J. Parasitol.* – 1985. – 71. – P. 366 – 368.
- Lafuente M., Roca V., Carbonel E. Trematodes of Audouin's gull, *Larus audouini* (Aves, Laridae), from Chafarinas Islands (W Mediterranean) // *Miscellanea Zool.* – 1998. – 21, 2. – P. 105 – 112.

- Lal M. B. A review of the genus *Paramonostomum*, Lühe; with descriptions of two new species and remarks on the genera of the sub-family Notocotylinae // Proc. Indian Acad. Sci. – 1936. – 3. – P. 25 – 34.
- Lang W. H., Dennis E. A Morphology and seasonal incidence of infection of *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) Odhner, 1911 (Trematoda) in *Mytilus edulis* L. // Ophelia. – 1976. – 15, 1. – P. 65 – 75.
- Lasiak T. Bucephalid trematode infections in mytilid bivalves from the rocky intertidal of southern Chile // J. moll. Stud. – 1991. – 58. – P. 29 – 36.
- Lassalle G., de Montaudouin X., Soudant P., Paillard C. Parasite co-infection of two sympatric bivalves, the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) and the cockle (*Cerastoderma edule*) along a latitudinal gradient // Aquat. Living Resour. – 2007. – 20. – P. 33 – 42.
- Lauckner G. Zur Trematoden fauna der Herzmuscheln *Cardium edule* und *Cardium lamarcki* // Helgoländer Wissenschaft. Meeresunters. – 1971. – 22, 3/4 – P. 377 – 400.
- Lauckner G. Diseases of Mollusca: Bivalvia / Diseases of marine animals. – Edit. O. Kinne. – II. – Biol. Anst. Helgoland, Hamburg, FRG, 1983. – P. 477 – 879.
- Lauckner G. Brackish-water submergence of the common periwinkle, *Littorina littorea*, and its digenean parasites on the Baltic Sea and the Kattegat // Helgoländer Meeresunters. – 1984a. – 37, 1 – 4. – P. 177 – 184.
- Lauckner G. Impact of trematode parasitism on the fauna of a North Sea tidal flat // Helgoländer Meeresunters. – 1984b. – 37, 1 – 4. – P. 185 – 199.
- Lebour M. V. Notes on Northumbrian trematodes // Northumberland Sea Fish. Rep. for 1905. – P. 100 – 105.
- Lebour M. V. On three mollusk-infesting trematodes // Ann. Mag. nat. Hist., 7th Ser. – 1907a. – 19. – P. 102 – 106.
- Lebour M. V. Some trematodes in *Mytilus* // Proc. Univ. Durham Philosophical Ses. – 1907b. – 2. – P. 231 – 238.
- Lebour M. V. A contribution to the life history of '*Echinostomum secundum*' Nicoll // Parasitol. – 1908. – 1, 4. – P. 352 – 358.
- Lebour M. V. A review of the British marine cervariae // Parasitol. – 1912. – 4, 4 (1911). – P. 416 – 456.
- Lebour M. V. Some larval trematodes from Millport // Parasitol. – 1914. – 7, 1. – P. 1 – 11.
- Lebour M. V., Elmhirst R. A contribution towards the life history of *Parorchis acanthus* Nicoll, a trematode in the herring gull // J. Mar. Biol. Ass. U. K. – 1922. – 12, 4. – P. 829 – 832.
- Le Breton J., Khalfallah H., Lubet P. Etude épidémiologique préliminaire d'une parasitose à *Proctoeces maculatus* (Trématoda, Digenea) chez la moule de bouchot, *Mytilus edulis* L., sur la côte ouest du Cotentin (France) // Haliotis. – 1989. – 19. – P. 347 – 356.

- Le Breton J., Lubet P. Résultats d'une intervention à *Proctoeces maculatus* (Trematoda, Digenea) affectant la mytiliculture de l'ouest Cotentin // Les Mollusques Marins. Biologie et Aquaculture. – Ifremer, Actes de Colloques, Soc. Fr. Malacol. – 1992. – No. 14. – P. 107 – 118.
- Le Dréan-Quénechdu S., Goss-Custard J. D. Répartition spatiale des huîtres pie (limicoles) en hivernage et charge parasitaire intestinale // Can. J. Zool. – 1999. – 77, 7. – P. 1117 – 1127.
- Le Dréan-Quénechdu S., Goss-Custard J. D., Durell S. E., West A. D., Marion L., Mahéo R. Influence of parasitism of mussels on the diet of limicolae: The example of the European oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) a wintering in the Exe Estuary // Can. J. Zool. – 2001. – 79, 7. – P. 1301 – 1315.
- Lee S. H., Chai J. Y. A review of *Gymnophalloides seoi* (Digenea: Gymnophallidae) and human infection in the Republic of Korea // Korean J. Parasitol. – 2001. – 39, 2. – P. 85 – 118.
- Lee S. H., Chai J. Y., Hong S. T. *Gymnophalloides seoi* n. sp. (Digenea: Gymnophallidae), the first report of human infection by a gymnophallid // J. Parasitol. – 1993. – 79, 5. – P. 677 – 680.
- Leela G. E., Balakrishnan N. N. Observations on *Bucephalus* sp. parasitic in *Musculista arcuata* // J. Invertebr. Pathol. – 1974. – 24, 1. – P. 63 – 69.
- Levakin I. A., Losev E. A., Nikolaev K. E., Galaktionov K. V. In vitro encystment of *Himasthla elongata* (Digenea: Echinostomatidae) in the haemolymph of blue mussels *Mytilus edulis* as a tool for assessing cercarial infectivity and molluscan susceptibility // J. Helminthol. – 2013. – 87, 2. – P. 180 – 188.
- Levron C., Ternengo S., Toguebaye B. S., Marchand B. Ultrastructural description of the life cycle of *Nosema diptherostomi* sp. n., a microsporidia hyperparasite of *Diptherostomum brusinae* (Digenea: Zoogonidae), intestinal parasite of *Diplodus annularis* (Pisces: Teleostei) // Acta Protozool. – 2004. – 43. – P. 329 – 336.
- Linton E. Notes on trematode sporocysts and cercariae in marine molluscs of the Woods Hole region // Biol. Bull. – 1915. – 28, 4. – P. 198 – 209.
- Linzey M. C. The biology of *Cercaria haswelli* (Dollfus, 1927) larval digenean parasites of the mussel *Perna canaliculus* (Gmelin, 1791): Unpubl. M. Sc. thesis, Univ. Canterbury, Zool. Departm., 1971.
- Loftin H. An annotated check list of trematodes and cestodes and their vertebrate hosts from northwest Florida // Quart. J. Florida Acad. Sci. – 1960. – 23. – P. 302 – 324.
- Loos-Frank B. Experimentelle Untersuchungen über Bau, Entwicklung und Systematik der Himasthlinae (Trematoda, Echinostomatidae) des Nordseeraumes // Z. ParasitKde. – 1967. – 28. – P. 299 – 351.

- Loos-Frank B. Der Entwicklungszyklus von *Psilostomum brevicolle* (Creplin, 1829) [Syn.: *P. platyurum* (Mühling, 1896)] (Trematoda, Psilostomatidae) // Z. ParasitKde. – 1968. – 31, 2. – P. 122 – 131.
- Loos-Frank B. Zur Kenntnis der gymnophalliden Trematoden des Nordseeraumes. I. Die Alternativ-Zyklen von *Gymnophallus choledochus* Odhner, 1900 // Z. ParasitKde. – 1969a. – 32. – P. 135 – 156.
- Loos-Frank B. Zwei adulte Trematoden aus Nordsee-Mollusken: *Poctoeces buccini* n. sp. und *P. scrobiculaiae* n.sp. // Z. ParasitKde. – 1969b. – 32. – P. 324 – 340.
- Loos-Frank B. Zur Kenntnis der gymnophalliden Trematoden des Nordseeraumes. III. *Gymnophallus gibberosus* n. sp. und seine Metacercarie // Z. ParasitKde. – 1971a. – 35. – P. 270 – 281.
- Loos-Frank B. Zur Kenntnis der gymnophalliden Trematoden des Nordseeraumes. IV. Übersicht über die gymnophalliden Larven aus Mollusken der Gezeitenzone // Z. ParasitKde. – 1971b. – 36. – P. 206 – 232.
- Lopez M. C., Carballal M. J., Mourelle S. G., Villalba A., Monts J. Parasites and diseases of mussels *Mytilus galloprovincialis* Lmk, from estuaries of Galicia // 4th Intern. Colloq. Pathol. Mar. Aquac., September 1990, Vigo (Spain). – 1990. – P. 105.
- Lutz R. A. Pearl incidence in *Mytilus edulis* L. and its commercial raft cultivation implications // World Maricult. Soc.: Proc. Ann. Meeting. – 1978. – 9, 1-4. – P. 507 – 522.
- Lynch S. A., Morgan E., Carlsson J., Mackenzie C., Wootton E. C., Rowley A. F., Molham S., Culloty S. C. The health status of mussels, *Mytilus* spp., in Ireland and Wales with the molecular identification of a previously undescribed haplosporidian // J. Invert. Pathol. – 2014. – 118. – P. 59 – 65.
- Madhavi R. Family Monorchidae Odhner, 1911 / Keys to the Trematoda (Eds.) Gibson D. I., Bray R. A., Jones A. – CABI Publ. UK, 2008. – 3. – P. 145 – 176.
- Mailard C. Cycle évolutif de *Paratimonia gobii* Prévot et Bartoli, 1967 (Trematoda: Monorchidae) // Acta Trop. – 1975. – 32, 4. – P. 827 – 839.
- Manter H. W. Digenetic trematodes of fishes from the Galapagos Islands and the neighboring Pacific // Univ. South California Publ. Allan Hancock Pacif. Exped. – 1940. – 2, 14. – P. 329 – 497.
- Marchiori N. C., Magalhães A. R. M., Pereira J., Jr. The life-cycle of *Bucephalus margaritae* Ozaki et Ishibashi, 1934 (Digenea, Bucephalidae) from the coast of Santa Catarina, Brazil // Acta Sci. Biol. Sci. (UEM). – 2010 (January 1, 2010). Accessed at: [www.thefreelibrary.com/Acta+Scientiarum+Biological+Sciences+\(UEM\)/2010/January/1-p51367](http://www.thefreelibrary.com/Acta+Scientiarum+Biological+Sciences+(UEM)/2010/January/1-p51367).
- Markowitz K., Williams J., Krause M. The trematode *Proctoeces maculatus* in the blue mussel, *Mytilus edulis*: molecular identification, prevalence and intensity // 34th Milford Aquaculture Seminar, February 24 – 24th, 2014. – P. 8.

- Marshall I. Biochemical studies on the host-parasite relationship of marine Digenea. – Ph.D. thesis, Univ. College, Swansea, 1973 (Цит. по: Sannia, James, 1977).
- Martínez J.-C. Recherches sur quelques stades larvaires de Digènes parasites de *Mytilus galloprovincialis* Lmk: Thèse Univ. Sci. Tech. Languedoc. – 1972. (цит. по: Ferrer, 1983).
- Martínez J.-C. La progenesis dans le cycle évolutif de *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) Odhner, 1911 (Trematoda: Fellodistomatidae) // Bull. Soc. D'Hist. Nat. d'Afrique du Nord. – 1973. – 64. – P. 39 – 46.
- Martorelli S. R., Morriconi E. A new gymnophallid metacercaria (Digenea) in *Nacella (P.) magellanica* and *N. (P.) deaurata* (Mollusca, Patellidae) from the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina // Acta Parasitol. – 1998. – 43, 1. – P. 20 – 25.
- Matskási I. Trematodes of birds in Hungary // Parasit. Hung. – 1974. – 7. – P. 91 – 98.
- Matthews R. A. The life-cycle of *Proisorhynchus crucibulum* (Rudolphi, 1819) Odner, 1905, and a comparison of its cercaria with that of *Proisorhynchus squamatus* Odhner, 1905 // Parasitol. – 1973. – 66, 1. – P. 133 – 164.
- McArthur F., McGladdery S. E. *Proisorhynchus squamatus* (Digenea: Platyhelminthes) infection of blue mussels, *Mytilus edulis*, in Atlantic Canada. – Final Report for DFO-Science and Technology, Internship Program 1997/98. Department of Fisheries and Oceans Canada, Moncton, NB. – 2000. – P. 1 – 13.
- McGladdery S. E., Stephenson M. F. A parasite castrator of blue mussels, *Mytilus edulis* from Atlantic Canada // Atlantic Canada Assoc. Parasitol. – Fredericton, August 1997.
- McGladdery S. E., Stephenson M. F., McArthur F. *Proisorhynchus squamatus* (Digenea: Platyhelminthes) infection of blue mussels, *Mytilus edulis*, in Atlantic Canada // J. Shellfish Res. – 1999. – 18. – P. 297 (Abstract).
- Mengoli A. Parassiti e competitori dei mitili // Laguna. – 1998. – 6. – P. 12 – 21.
- Meyers T., Burton T. Diseases of wild and cultured shellfish in Alaska. – Alaska Department of Fish and Game, Fish Pathology Laboratories, 2009. – 129 pp.
- Millar R. H. Oysters killed by trematode parasites // Nature. – 1963. – 197. – P. 616.
- Miller H. M., Northup F. E. The seasonal infestation of *Nassa obsoleta* (Say) with larval trematodes // Biol. Bull. – 1926. – 50. – P. 490 – 509.
- Mladineo I., Peharda M. Histopathology of *Gymnophallus* sp. sporocysts in the edible mytilid, *Modiolus barbatus* // J. Shellfish Res. – 2005. – 24, 4. – P. 1097 – 1100.
- Moore D. On the generative processes of the oyster, mussel, and cockle // J. Quekett Microsc. Club. – 1874. – 4. – P. 11 – 17.

- Moore D. On *Bucephalus haimeanus* and another allied organism // J. Quekett Microsc. Club. – 1875. – 4. – P. 50 – 57.
- Morgan E. Synecology in soft sediment bivalves: the influence of parasites, physiological processes, and environmental stressors on health and disease: PhD Thesis, University College Cork, 2013. – 274 pp. (<http://hdl.handle.net/10468/1133>).
- Morris R. Estados larvales de trematodes digeneos en moluscos marinos *Mytilus platensis* d'Orb. y *Brachyodontes rodriguezi* d'Orb. // Rev. Mus. la Plata, Sec. Zool. N. S. – 1984. – 13, No. 135. – P. 65 – 76.
- Mulvey M., Feng S. Y. Hemolymph constituents of normal and *Proctoeces maculatus* infected *Mytilus edulis* // Comp. Biochem. Physiol. – Part A: Physiology. – 1981. – 70, 1. – P. 119 – 125.
- Munford J. G., Da Ros L., Strada R. A study of the mass mortality of mussels in the Laguna Veneta // J. World Mariculture Soc. – 1981. – 12, 2. – P. 186 – 199.
- Muñoz M. V., Fernández J. P. O., Carbonell E., Orts M. E. Contribution to the study of some bucephalids (Trematoda: Bucephalidae), parasites of marine fish in Iberian waters // Rev. Ibér. Parasitol. – 1989. – 49, 1. – P. 27 – 35.
- Nasir P., Diaz M. T. *Cercaria criollisima* sp. n. from a marine snail, *Melongena melongena* L. in Venezuela // Proc. Helminth. Soc. Wash. – 1972. – 39, 2. – P. 239 – 242.
- Nicoll W. Notes on the trematode parasites of the cockle (*Cardium edule*) and mussels (*Mytilus edulis*) // Ann. Mag. Nat. Hist. – Ser. 7. – 1906a. – 17. – P. 148 – 155.
- Nicoll W. Some new and little-known trematodes // Ann. Mag. Nat. Hist. – Ser. 7. – 1906b. – No. 102. – P. 513 – 527.
- Nicoll W. *Parorchis acanthus*, the type of a new genus of trematodes // Quart. J. Microsc. Sci. – 1907a. – 51, 2. – P. 345 – 355.
- Nicoll W. Observations on the trematode parasites of British birds // Ann. Mag. Nat. Hist. – Ser. 7 (117). – 1907b. – 20. – P. 245 – 271.
- Nicoll W. Studies on the structure and classification of the digenetic trematodes // Quart. J. Microsc. Sci. New Ser. – 1909. – 53, 3. – P. 381 – 487.
- Nicoll W. The trematode parasites of fishes from English Channel // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 1913 – 1915. – 10 (N.S.). – P. 466 – 505.
- Nikolaev K. E., Galaktionov K. V. Transmission patterns of seabird trematodes *Himasthla elongata* and *Cercaria parvicaudata* (*Renicola* sp.) in coastal communities of the White Sea // Parasites and infectious diseases in a changing world: The 4th Conf. SBSP (Hahn C., Fromm B. (eds.)). – Nat. Hist. Mus., Univ. Oslo, 2011. – Report no. 13. – P. 50.
- Nikolaev K. E., Sukhotin A. A., Galaktionov K. V. Infection patterns in White Sea blue mussels *Mytilus edulis* of different age and size with metacercariae of *Hi-*

- masthla elongata* (Echinostomatidae) and *Cercaria parvicaudata* (Renicolidae) // Dis. aquat. Org. – 2006. – 71, 1. – P. 51 – 58.
- Odhner T. Die Trematoden der arktischen Gebietes // Fauna Arctica. – 1905. – 4 (2). – P. 289 – 372.
- Ogata T. On the morphology, ecology and life history of an agamodistome parasitic in a bivalve, *Paphia (Ruditapes) philippinarum* (Adams et Reeve) // Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku, Sec. B. – 1944. – 7 (102). – P. 1 – 24.
- Özer A., Güneydağ S. First report of some parasites from Mediterranean mussel, *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819, collected from the Black Sea coast at Sinop // Turk. J. Zool. – 2014. – 38. – P. 486 – 490.
- Palombi A. Le cercarie del genere *Gymnophallus* Odhner dei Mitili // Pubbl. Staz. Zool. di Napoli. – 1924. – 5. – P. 137 – 152.
- Palombi A. Di un nuovo ospitatore della cercaria dell'*Echinostomum secundum* Nicoll, 1906: *Mytilus galloprovincialis* Lamk // Boll. Soc. Natural. Napoli. – 1925. – 36. – P. 49 – 51.
- Palombi A. Il ciclo biologico di *Diphtherostomum brusinae* Stossich // Pubbl. Staz. Zool. di Napoli. – 1930. – 10. – P. 111 – 149.
- Palombi A. Gli stadi larvali dei trematodi del Golfo di Napoli. 1°. Contributo allo studio della morfologia, biologia e sistematica delle cercarie marine // Pubbl. Staz. Zool. di Napoli. – 1934. – 14, 1. – P. 51 – 94.
- Palombi A. Gli stadi larvali dei trematodi del Golfo di Napoli. 3°. Contributo allo studio della morfologia, biologia e sistematica delle cercarie marine // Riv. Parassitol. – 1940. – 4, 1. – P. 7 – 30.
- Pascual C., Quintana R., Molares J., Gonzalez P. Parasites of farmed Galician mussels (*Mytilus edulis*) 2. Metazoa, with special reference to Copepoda and Trematoda // Alimentaria. – 1987. – 24 (184). – P. 31 – 36.
- Pekkarinen M. The cercaria and metacercaria of *Gymnophallus gibberosus* Loos-Frank, 1971 (Trematoda: Gymnophallidae) in *Macoma balthica* (L.) (Bivalvia) in the Baltic brackish water (southwestern Finland) // Ann. Zool. Fennici. – 1987. – 24. – P. 123 – 136.
- Pekkarinen M. Coccidian hyperparasite in bucephalid trematode sporocyst in brackish-water (Baltic Sea) *Mytilus edulis* // J. Invertebr. Pathol. – 1991. – 57. – P. 292 – 293.
- Pekkarinen M. Bucephalid trematode sporocyst in brackish-water *Mytilus edulis*, new host of a *Helicosporidium* sp. (Protozoa: Helicosporida). A note // J. Invertebr. Pathol. – 1993. – 61, 2. – P. 214 – 216.
- Peneda M. C. Nouvelles observations sur l'infestation de *Mytilus edulis* et *Cardium edule* par des trématodes à la Ria de Aveiro // Int. Counc. Explor. Sea, Shellfish Benthos Comm., C. M. – 1965. – No. 76.
- Petersen G. H. Parasitism in bivalves from an Arctic ecosystem // Helgoland Meeresuntersuch. – 1984. – 37, 1 – 4. – P. 201 – 205.

- Pina S., Tajdari J., Russel-Pinto F., Rodrigues P. Morphological and molecular studies on life cycle stages of *Diphtherostomum brusinae* (Digenea: Zoogonidae) from northern Portugal // J. Helminthol. – 2009. – 83, 4. – P. 321 – 331.
- Platt T. R., Graf E., Kammrath A., Zelmer D. A. Diurnal migration of *Echinostoma caproni* (Digenea: Echinostomatidae) in ICR mice // J. Parasitol. – 2010. – 96, 6. – P. 1072 – 1075.
- Podvaznaya I., Galaktionov K. V. An ultrastructural study of the cercarial excretory system in *Bucephaloides gracilescens* and *Proserhynchus squamatus* // J. Helminthol. – 2004. – 78, 2. – P. 147 – 158.
- Pohley W. J. Relationships among three species of *Littorina* and their larval Digenea // Mar. Biol. – 1976. – 37. – P. 179 – 186.
- Pondick J. S. The geographical distribution of an adult trematode, *Proctoeces maculatus*, in the gastropod *Nucella lapillus* from New England // Proc. Helminthol. Soc. Wash. – 1983. – 50, 1. – P. 174 – 176.
- Pratt I., McCauley J. E. Trematodes of the Pacific Northwest. An annotated catalog. // Oregon State Univ. Press, Corvallis, Oregon. – Stud. in Zool. – 1961. – No. 11. – 115 pp.
- Pregenzer C. Survey of metazoan symbionts of *Mytilus edulis* (Mollusca: Pelecypoda) in Southern Australia // Austr. J. Mar. Freshw. Res. – 1983. – 34, 3. – P. 387 – 396.
- Prévôt G. Complément à la connaissance de *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) Odhner, 1911 [syn. *P. erythraeus* Odhner, 1911 et *P. subtenuis* (Linton, 1907) Hanson, 1950] (Trematoda, Digenea, Fellodistomatidae) // Bull. Soc. Zool. France. – 1965. – 90, 1. – P. 175 – 179.
- Prévôt G. Sur deux trématodes larvaires d' *Antedon mediterranea* Lmk (Echinodermata) // Ann. Parasitol. Hum. Comp. – 1966. – 41. – P. 233 – 242.
- Prévôt G., Bartoli P. Life cycle of *Renicola lari* J. Timon-David, 1933 (Trematoda: Renicolidae) // Ann. Parasitol. Hum. Comp. – 1978. – 53, 6. – P. 561 – 575.
- Price E. W. Four new species of trematode worms from the muskrat, *Ondatra zibethica* with a key to the trematode parasites of the muskrat // Proc. U. S. Nat. Mus. – 1931. – 79, No 2870. – P. 1 – 13.
- Princep M., Bigas M., Durfort M. Incidence de *Bucephalus haimeanus* (Lacaze-Duthiers, 1854) (Trematoda: Digenea) en el hepatopáncreas de *Ostrea edulis* Linné // Iberus. – 1996. – 14, 2. – P. 211 – 220.
- Prinz K., Kelly T. C., O'Riordan R. M., Culloty S. C. Non-host organisms affect transmission processes in two common trematode parasites of rocky shores // Mar. Biol. – 2009. – 156. – P. 2303 – 2311.
- Prinz K., Kelly T. C., O'Riordan R. M., Culloty S. C. Infection of *Mytilus edulis* by the trematode *Echinostephilla patellae* (Digenea: Philophthalmidae) // J. Helminthol. – 2010. – 84, 2. – P. 193 – 198.

- Prinz K., Kelly T. C., O'Riordan R. M., Culloty S. C. Factors influencing cercarial emergence and settlement in the digenetic trematode *Parorchis acanthus* (Philophthalmidae) // J. Mar. Biol. Ass. U. K. – 2011. – 91, 8. – P. 1673 – 1679.
- Probst S., Kube J. Histopathological effects of larval trematode infections in mudsnails and their impact on host growth: what causes in *Hydrobia ventrosa* (Gastropoda: Prosobranchia)? // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1999. – 238, 1. – P. 49 – 68.
- Rangel L.F., Santos M. J. *Diopatra neapolitanica* (Polychaeta: Onuphidae) as a second intermediate host of *Gymnophallus choledochus* (Trematoda: Gymnophallidae) in the Aveiro Estuary (Portugal): distribution within the host and histopathology // J. Parasitol. – 2009. – 95. – P. 1233 – 1236.
- Rayyan A., Photis G., Chintiroglou Ch. C. Metazoan parasite species in cultured mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) in Thermaikos Gulf (North Aegean Sea, Greece) // Dis. Aquat. Org. – 2004. – 58, 1. – P. 55 – 62.
- Rayyan A., Photis G., Zenetou G., Chintiroglou Ch. C. Parasitic organisms of the cultivated mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) in Thermaikos Gulf // 7th Hellenic Symposium on Oceanography and Fisheries, Chersonissos, Greece, 6 – 9 May 2003: Abstracts. – 2003. – P. 229.
- Rébecq J. Rôle du Mollusque d'eau saumâtre *Hydrobia ventrosa* (Montagu) dans le cycle évolutif de deux Trématodes en Camargue // C. R. Hebd. Seances Acad. Sci., Paris. – 1961. – 253. – P. 2007 – 2009.
- Rees G. The anatomy, and encystment of *Cercaria purpurae* Lebour, 1911 // Proc. Zool. Soc. London, Ser. B. – 1937. – Part 1. – P. 65 – 73 + 2 plates.
- Rees G. The histochemistry of the cystogenous gland cells and cyst wall of *Parorchis acanthus* Nicoll, and some details of the morphology and fine structure of the cercaria // Parasitol. – 1967. – 57. – P. 87 – 110.
- Reimer L. Life-cycles of Psilostomatidae Odhner, 1911, emend. Nicoll, 1935 (Trematoda: Digenea) // Parasitic worms and aquatic conditions: Proc. Symp. Prague, 1962. – Czech Acad. Sci., 1964. – P. 99 – 106.
- Reimer L. Digene Trematoden und Cestoden der Ostseefische als natürliche Fischmarken // Parasitol. Schriftenr. – 1970. – H. 20. – 144 pp.
- Renaud F., Clayton D., Meeüs T. de. Biodiversity and evolution in host-parasite associations // Biodivers. & Conserv. – 1996. – 5. – P. 963 – 974.
- Renaud F., Coustau C., le Brun N., Moullia C. Parasitism in host hybrid zone // Res. Rev. Parasitol. – 1992. – 52, 1 – 2. – P. 13 – 20.
- Richard J., Brygoo E. R. Life cycle of the trematode *Echinostoma caproni* Richard, 1964 (Echinostomatidae) // Ann. Parasitol. Hum. Comp. – 1978. – 53, 3. – P. 265 – 275.

- Robledo J. A. F., Cáceres-Martínez J., Figueras A. *Mytilicola intestinalis* and *Proctoeces maculatus* in mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lmk) beds in Spain // Bull. Eur. Ass. Fish Parasitol. – 1994a. – 14, 3. – P. 89 – 91.
- Robledo J. A. F., Santarém M. M., Figueras A. Parasite loads of rafted blue mussel (*Mytilus galloprovincialis*) in Spain with special reference to the copepod, *Mytilicola intestinalis* // Aquaculture. – 1994b. – 127. – P. 287 – 302.
- Robson E. M., Williams I. C. Relationships of some species of Digenea with the marine prosobranch *Littorina littorea* (L.). II. The effect of larval Digenea on the reproductive biology of *L. littorea* // J. Helminthol. – 1971. – 45. – P. 145 – 159.
- Russel-Pinto F., Gonçalves J. F., Bowers E. Digenean larvae parasitizing *Cardium edule* (Bivalvia) and *Nassarius reticulatus* (Gastropoda) from Ria de Aveiro, Portugal // J. Parasitol. – 2006. – 92. – P. 319 – 332.
- Rzqd I., Sitko J., Kavetska K. M., Jackowski A. Digenea in *Melanitta fusca* and *M. nigra* (Mergini, Anseriformes) from the Baltic Sea // Wiad. Parazytol. – 2008. – 54, 2. – P. 151 – 153.
- Sanders M. J. Parasitic castration of the scallop *Pecten alba* (Tate) by a bucephalid trematode // Nature. – 1966. – 212, no. 5059. – P. 307 – 308.
- Sanmartín M. L., Cordeiro J. A., Álvarez M. F., Leiro J. Helminth fauna of the yellow-legged gull *Larus cachinnans* in Galicia, north-west Spain // J. Helminthol. – 2005. – 79. – P. 361 – 374.
- Sannia A., James B. L. The digenea in marine molluscs from Eyjafjörður, North Iceland // Ophelia. – 1977. – 16, 1. – P. 97 – 109.
- Santos M. J., Gibson D. I. Morphological features of *Proisorhynchus crucibulum* and *P. aculeatus* (Digenea: Bucephalidae), intestinal parasites of *Conger conger* (Pisces: Congridae), elucidated by scanning electron microscopy // Folia Parasitol. – 2002. – 49. – P. 96 – 102.
- Scholz T. Family Gymnophallidae Odhner, 1905 / Keys to the Trematoda (Eds.) Gibson D. I., Jones A., Bray R. A. – CABI Publ. UK, 2002. – 1. – P. 245 – 251.
- Shaw W. N., Hassler T. J., Moran D. P. Species profiles: Life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Pacific Southwest) – California sea mussel and bay mussel // U. S. Fish Wildl. Serv. Biol. Rep. – 1988. – 82 (11.84). U. S. Army Corps of Engineers, TR EL-82-4. – 16 pp.
- Shelswell E. M. A re-description of *Echinostephilla virgula* Lebour, 1906 // J. Helminthol. – 1954. – 28. – P. 127 – 134.
- Shimazu T. Some helminth parasites of marine planktonic invertebrates // J. Naganoken Junior College. – 1982. – 37. – P. 11 – 29.
- Shimazu T. *Proctoeces maculatus* from Wakkanai, Northern Hokkaido, Japan, with comments on the validity of some other species in the genus *Proctoeces* (Trematoda: Fellodistomidae) // Proc. Jap. Soc. syst. Zool. – 1984. – No. 29. – P. 1 – 15.

- Shimura S., Egusa S. A new digenetic trematode, *Proctoeces ichiharai* n. sp. (Fellodistomidae) from topshell, *Batillus cornutus* (Gastropoda) // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. – 1979. – 45, 10. – P. 1249 – 1253.
- Shimura S., Yoshinaga T., Wakabayashi H. Two species of marine metacercariae, *Parvatrema duboisi* (Gymnophallidae) and *Proctoeces* sp. (Fellodistomidae), in the clam *Tapes philippinarum* from Lake Hamana, Japan: morphology and level of infection // Fish Pathol. – 1982. – 17, 3. – P. 187 – 194. (In Japanese).
- Sigovini G., Piacer D., Giorgetti G. Ricerca sulla presenza di *Cercaria tenuans* nei mitili della Laguna Veneta (*Mytilus galloprovincialis*) // Atti S.I.S. Vet. – 1981. – 35. – P. 653 – 654.
- da Silva P. M., Magalhães A. R. M., Barraco M. A. Effects of *Bucephalus* sp. (Trematoda: Bucephalidae) on *Perna perna* mussels from a culture station in Ratonas Grande Island, Brazil // J. Invertebr. Pathol. – 2002. – 79, 3. – P. 154 – 162.
- da Silva P. M., Magalhães A. R. M., Barraco M. A. Pathologies in commercial bivalves species from Santa Catarina State, southern Brazil // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 2012. – 92, 3. – P. 571 – 579.
- Skirnisson K., Galaktionov K. V., Kozminsky E. V. Factors influencing the distribution of digenetic trematode infections in mudsnail (*Hydrobia ventrosa*) population inhabiting salt marsh ponds in Iceland // J. Parasitol. – 2004. – 90, 1. – P. 50 – 59.
- Skirnisson K., Gudmundsdottir B., Andresdottir V., Galaktionov K. V. ITS 1 Nuclear rDNA sequences used to clear the life cycle of the morphologically different larvae and adult renicolid (*Renicola*; DIGENEA) parasites found in Iceland // Bull. Scand. Soc. Parasitol. – 2002 – 2003. – 12–13. – P. 50.
- Skirnisson K., Jónsson Á. Á. Parasites and ecology of the common eider in Iceland // Bull. Scand. Soc. Parasitol. – 6, 2. – 1996. – P. 126 – 127.
- Sohn W. M., Chai J. Y., Lee S. H. Infection status of *Tapes philippinarum* collected from southern coastal areas of Korea with *Parvatrema* spp. (Digenea: Gymnophallidae) // Korean J. Parasitol. – 1996. – 34, 4. – P. 273 – 277.
- Sohn W.-M., Chai J.-Y., Yong T.-S., Eom K. S., Yoon C.-Y. et al. *Echinostome revolutum* infection in children, Pursat Province, Cambodia // Emerginh Infectious Diseases. – 2011. – 17, 1. – P. 117 – 119.
- Sohn W. M., Na B. K., Ryang Y. S., Ching H. L., Lee S. H. *Parvatrema chail* n. sp. (Trematoda: Gymnophallidae) from mice experimentally infected with metacercariae collected from surf-clam *Macra veneriformis* // Korean J. Parasitol. – 2007. – 45, 2. – P. 115 – 120.
- Sousa W. P. Can models of soft-sediment community be complete without parasites? // Amer. Zoolog. – 1991. – 31. – P. 821 – 830.
- Sousa W. P. Interspecific antagonism and species coexistence in a diverse guild of larval trematode parasites // Ecol. Monogr. – 1993. – 63, 2. – P. 103 – 128.

- Stafford J. On the fauna of the Atlantic coast of Canada. Third report – Gaspé, 1905 – 1906 // Contr. Canad. Biol., 1906 – 1912. – 1912. – P. 45 – 67.
- Stunkard H. W. Some larval trematodes from the coast in the region of Roscoff, Finistère // Parasitol. – 1932. – 24. – P. 321 – 343.
- Stunkard H. W. The life-history of *Himasthla quissetensis* (Miller and Northup, 1926). Abstract // J. Parasitol. – 1934. – 20. – P. 336.
- Stunkard H. W. The morphology and life cycle of the trematode *Himasthla quissetensis* (Miller and Northup, 1926) // Biol. Bull. – 1938. – 75, 1. – P. 145 – 164.
- Stunkard H. W. Further observations on *Cercaria parvicaudata* Stunkard and Shaw, 1931 // Biol. Bull. – 1950. – 99, 1. – P. 136 – 142.
- Stunkard H. W. Studies on the trematode genus *Renicola*: observations on the life-history, specificity, and systematic position // Biol. Bull. – 1964. – 126, 3. – P. 467 – 489.
- Stunkard H. W. The morphology and life history of the digenetic trematode *Himasthla littorinae* sp. n. (Echinostomatidae) // J. Parasitol. – 1966. – 52, 2. – P. 367 – 372.
- Stunkard H. W. Studies on the trematode genus *Paramonostomum* Lühe, 1909 (Digenea: Notocotylidae) // Biol. Bull. – 1967. – 132, 1. – P. 133 – 145.
- Stunkard H. W. Species of *Renicola* (Trematoda) in the kidneys of the gull, *Larus argentatus* // Biol. Bull. – 1970. – 139, 2. – P. 438 – 439.
- Stunkard H. W. Revue critique: Renicolid trematodes (Digenea) from the renal tubules of birds // Annls Parasit. Hum. Comp. – 1971. – 46. – P. 109 – 118.
- Stunkard H. W. The trematode family Bucephalidae – problems of morphology, development, and systematics: description of *Rudolphinus* gen. nov. // Trans. N. Y. Acad. Sci. – 1974. – 36, 2. – P. 143 – 170.
- Stunkard H. W. The life cycles, intermediate hosts, and larval stages of *Rhipidocotyle transversale* Chandler, 1935 and *Rhipidocotyle lintoni* Hopkins, 1854: life cycles and systematics of bucephalid trematodes // Biol. Bull. – 1976. – 150, 2. – P. 294 – 317.
- Stunkard H. W. The marine cercariae of the Woods Hole, Massachusetts region, a review and a revision // Biol. Bull. – 1983. – 164, 2. – P. 143 – 162.
- Stunkard H. W., Cable R. M. The life history of *Parorchis avitus* (Linton), a trematode from the cloaca of the gull // Biol. Bull. – 1932. – 62. – P. 328 – 338.
- Stunkard H. W., Shaw C. R. The effect of dilution of sea water on the activity and longevity of certain marine cercariae, with descriptions of two new species // Biol. Bull. – 1931. – 61. – P. 242 – 271.
- Stunkard H. W., Uzmann J. R. Studies on digenetic trematodes of the genera *Gymnophallus* and *Parvatrema* // Biol. Bull. – 1958. – 115, 2. – P. 276 – 302.
- Stunkard H. W., Uzmann J. R. The life-cycle of the digenetic trematode, *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) Odhner, 1911 [syn. *P. subtenuis* (Linton, 1907)]

- Hanson, 1950], and description of *Cercaria adranocerca* n. sp. // Biol. Bull. – 1959. – 116, 1. – P. 184–193.
- Svårdh L. Bacteria, granulocytomas, and trematode metacercariae in the digestive gland of *Mytilus edulis*: seasonal and interpopulation variation // J. Invertebr. Pathol. – 1999. – 74, 3. – P. 275–280.
- Svårdh L., Johannesson K. Incidence of hemocytes and parasites in coastal populations of blue mussels (*Mytilus edulis*) – testing correlations with area, season, and distance to industrial plants // J. Invertebr. Pathol. – 2002. – 80, 1. – P. 22–28.
- Svårdh L., Thulin J. The parasite fauna of natural and farmed *Mytilus edulis* from the west coast of Sweden, with special reference to *Renicola roscovita* // Medd. Havsfiskelab. Lysekil. – 1985. – № 312. – 17 pp.
- Sypek J. P. Histopathological investigations of the interaction between the digenetic trematode, *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) Odhner, 1911 and its bivalve molluscan host, *Mytilus edulis* L.: Life cycle, host defence reactions and mechanism of pathogenesis. – Univ. Rhode Island, 1979. – 146 pp.
- Szidat L. Über eine ungewöhnliche Form parthenogenetischer Vermehrung bei Metacercarien einer *Gymnophallus* art aus *Mytilus platensis*, *Gymnophallus australis* n. sp. des Südatlantik // Z. f. Parasitkd. – 1962. – 22, 3. – P. 196–213.
- Szidat L. Los parásitos de los Mitilidos y los daños por ellos causados. I. Los parásitos de los «Mejillines», *Brachyodontes rodriguezi* y *Semimytilus algosus* // Neotropica. – 1963. – 9, n° 29. – P. 80.
- Szidat L. Los parásitos de los Mitilidos y los daños por ellos causados. II. Los parásitos de *Mytilus edulis platensis* (Orb.) (mejillón del plata) // Com. Mus. Arg. Cien. Natur. “Bernardino Rivadavia” e Inst. Nac. Investig. Cien. Natur. – Parasitologia. – 1965. – 1, 1. – P. 1–16.
- Tarazona J. M. An outbreak of intestinal trematode infection due to *Paramonostomum alveatum* (Mehlis, 1846) Lühe, 1909 (Trematoda: Notocotylidae) in domestic and wild duck // Ann. Inst. Nac. Invest. Agr., Hig. y San. Animal. – 1974. – No 1. – P. 153–159.
- Tartar A., Boucias D. G., Adams B. J., Becnel J. J. Phylogenetic analysis identifies the invertebrate pathogen *Helicosporidium* sp. as a green alga (Chlorophyta) // Intern. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2002. – 52, 1. – P. 273–279.
- Taskinen O. Cercarial production of the trematode *Rhipidocotyle fennica* in clams kept in the field // J. Parasitol. – 1998. – 84, 2. – P. 345–349.
- Thébault A., Robert M., Renault T., Dumais M., Goulletquer P. Impact de l'Erika sur la pathologie de bivalves d'intérêt commercial: résultats préliminaires. – IFREMER, Direction DRV/RA/D, nov-2001. – 49 pp+carte 1-3.

- Thieltges D. W. Effect of infection by the metacercarial trematode *Renicola roscovita* on growth in intertidal blue mussel *Mytilus edulis* // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 2006. – 319. – P. 129 – 134.
- Thieltges D. W., Krakau M., Andresen H., Fottner S., Reise K. Macroparasite community in molluscs of a tidal basin in the Wadden Sea // Helgol. Mar. Res. – 2006. – 60. – P. 307 – 316.
- Thieltges D. W., Rick J. Effect of temperature on emergence, survival and infectivity of cercariae of the marine trematode *Renicola roscovita* (Digenea: Renicolidae) // Dis. aquat. Org. – 2006. – 73, 1. – P. 63 – 68.
- Thomas J. S. The effect of the rediae of *Cryptocotyle lingua* (Creplin, 1825) (Digenea: Heterophyidae) and *Himasthla leptosoma* (Creplin, 1829) (Digenea: Echinostomatidae) on the glycogen and free sugar level of the digestive gland and gonad of *Littorina littorea* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda: Prosobranchia) // Veliger. – 1974. – 17, 2. – P. 207 – 210.
- Threlfall W. Factors concerned in the mortality of some birds which perished in Anglesey and northern Caernarvonshire during the winter of 1963, with special reference to parasitism by helminthes // Ann. Mag. Nat. Hist. – 1964. – Ser. 13. – 6. – P. 721 – 737.
- Threlfall W. Studies on the helminth parasites of the herring gull, *Larus argentatus* Pontopp., in northern Caernarvonshire and Anglesey // Parasitol. – 1967. – 57. – P. 431 – 453.
- Tiscar P. G., Chagot D., Troncone A., Desantis S., Marsilio F., Tempesta M. Pathologies found in mollusks from Apulian coasts, Southern Italy // PAMAQ V (5th Colloq. Pathol. Mar. Aquacult., 2 – 4 Apr 1992, Montpellier (France). – 1992. – P. 77.
- Tiscar P. G., Zizzo N., Compagnucci R., Iaffaldano D. Dati preliminari sulla patologia infettiva et infestiva dei moluschi eduli lamellibranchi allevati o raccolti sui litorali Pugliesi // Atti Soc. Ital. Sci Vet. – 1990. – 44. – P. 709 – 712.
- Toledo R., Esteban J. G., Fried B. Recent advances in the biology of echinostomes // Adv. Parasitol. – 2009. – 69. – P. 148 – 204.
- Toledo R., Muñoz-Antoli C., Perez M., Esteban J. G. Redescription of the adult stage of *Hypoderaeum conoideum* (Bloch, 1782) (Trematoda: Echinostomatidae) and new record in Spain // Res. Rev. in Parasitol. – 1996. – 56, 4. – P. 195 – 201.
- Tripp M. R., Turner R. M. Effects of the trematode *Proctoeces maculatus* on the mussel *Mytilus edulis* / L. A. Bulla, T. C. Cheng (eds.) Comp. Pathobiol. – New York – London, 1979. – Vol. 4. – P. 74 – 84.
- Turner R. M. Prevalence of larval *Proctoeces maculatus* (Trematoda: Fellodistomatidae) infection in hooked mussels from a Louisiana estuary // Proc. Helminthol. Soc. Wash. – 1986. – 53, 1. – P. 130 – 131.

- Uzmann J. R. *Cercaria milfordensis* nov. sp., a microcercous trematode larva from a marine bivalve, *Mytilus edulis* L., with special reference to its effect on the host // J. Parasitol. – 1953. – 39, n. 4. Sect. 1. – P. 445 – 451.
- Vanoverschelde R. The life cycle of *Himasthla militaris* (Trematoda: Echinostomatidae): influence of temperature and salinity on the life span of the miracidium and the infection of the first intermediate host *Hydrobia ventrosa* // Parasitol. – 1982. – 83, 1. – P. 131 – 136.
- Vanoverschelde R., Vaes F. The life cycle of *Himasthla militaris* (Trematoda: Echinostomatidae) // Parasitol. – 1980. – 81, 3. – P. 609 – 617.
- Vernberg W. B. Studies on oxygen consumption in digenetic trematodes. VI. The influence of temperature on larval trematodes // Exper. Parasitol. – 1961. – 11. – P. 270 – 275.
- Villalba A., Mourelle S. G., Carballal M. J., López C. Symbionts and diseases of farmed *Mytilus galloprovincialis* throughout the culture process in the Rías of Galicia (NW Spain) // Dis. Aquat. Org. – 1997. – 31, 2. – P. 127 – 139.
- Vogel H. *Himasthla muhlensi* n. sp., ein neuer menschlicher Trematode der Familie Echinostomidae // Zbl. Bakt. – 1933. – 127. – P. 385 – 391.
- Walker J. C. A fellodistomid cercaria from *Mytilus planulatus* // Proc. Linn. Soc. New South Wales. – 1971. – 97, 1. – P. 88 – 92.
- Wang P.-Q. Studies on the trematode family Echinostomatidae Dietz, 1909 from Fujian // Acta Zool. Sinica. – 1976. – 20, 3.
- Wardle W. J. On the life cycle stages of *Proctoeces maculatus* (Digenea: Fellodistomidae) in mussels and fishes from Galveston Bay, Texas // Bull. Mar. Sci. – 1980. – 30. – P. 737 – 743.
- Watermann B., Ide I., Liebe S. Krankheiten der Miesmuschel an der ostfriesischen Küste, Deutsche / Wedekind H. (ed.). Krankheiten der aquatischen Organismen. Tagung der Deutschen Sektion der European Association of Fish Pathologists, Schmollenberg, 1998. – P. 177 – 187.
- Watermann B., Thomsen A., Kolodzey H., Daehne B., Meemken M., Pijenowska U., Liebezeit G. Histopathological lesions of molluscs in the harbour of Norderney, Lower Saxony, North Sea (Germany) // Helgol. Mar. Res. – 2008. – 62, 2. – P. 167 – 175.
- Webb S. Pathogens and parasites of the mussels *Mytilus galloprovincialis* and *Perna canaliculus*: Assessment of the threats faced by New Zealand aquaculture. – Cawthron Report No. 1334. – 2008. – 28 pp.
- Wegeberg A. M., de Montaudouin X., Jensen K. T. Effect of intermediate host size (*Cerastoderma edule*) on infectivity of cercariae of three *Himasthla* species (Echinostomatidae: Trematoda) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1999. – 238, 2. – P. 259 – 269.

- Wegeberg A. M., Jensen K. T. Reduced survivorship of *Himasthla* (Trematoda, Digenea) – infected cockles (*Cerastoderma edule*) exposed to oxygen depletion // J. Sea Res. – 1999. – 42. – P. 325 – 331.
- Wegeberg A. M., Jensen K. T. *In situ* growth of juvenile cockles, *Cerastoderma edule*, experimentally infected with larval trematodes (*Himasthla interrupta*) // J. Sea Res. – 2003. – 50. – P. 37 – 43.
- Werding B. Morphologie, Entwicklung und Ökologie digener Trematoden-Larven der Strandschnecke *Littorina littorea* // Mar. Biol. – 1969. – 3, 4. – P. 306 – 333.
- White J. C. Aspects of the ecology of the digenetic trematodes *Proctoeces sub-tenuis*: Guen Mary, University of London: Theses. (<http://qmzo.qmul.ac.uk/jspui/handle/123456789/1861>).
- Winstead J. T., Volet A. K., Tolley S. G. Parasitic and symbiotic fauna of oysters (*Crassostrea virginica*) collected from the Caloosahatchee River and Estuary in Florida // J. Shellfish res. – 2004. – 23, 2. – P. 831 – 840.
- Wright C.A. Studies on the life-history and ecology of the trematode genus *Renicola* Cohn, 1904 // Proc. Zool. Soc. London. – 1956. – 126, 1. – P. 1 – 50.
- Yamaguti S. Systema Helminthum. – Intersci. Publ., N. Y., 1958. – I (1-2). – 1575 pp.
- Yamaguti S. Synopsis of the digenetic trematodes of vertebrates. – Keigaku Publ. Comp., Tokyo. – 1971. – 1. – 1074 pp.
- Yanagida T., Shirakashi S., Iwaki T., Ikushima N., Ogawa K. Gymnophallid digenetic *Parvatrema duboisi* uses Manila clam as the first and second intermediate host Parasitol. Int. – 2009. – 58, 3. – P. 308 – 310.
- Yasuraoka K., kaiho M., Hata H., Endo T. Growth *in vitro* of *Parvatrema timondavidi* Bartoli, 1963 (Trematoda: Gymnophallidae) from the metacercarial stage to egg production // Parasitol. – 1974. – 68, 3. – P. 293 – 302.
- Yu J. R., Chai J. Y., Lee S. H. *Parvatrema timondavidi* (Digenea; Gymnophallidae) transmitted by a clam, *Tapes philippinarum*, in Korea // Korean J. Parasitol. – 1993. – 31, 1. – P. 7 – 12.

ПЕРЕЧЕНЬ НАЗВАНИЙ ПАРАЗИТОВ И БОЛЕЗНЕЙ МИДИЙ

Научные (латинские) названия

- Adolescari* incostans 196, 197¹
Adolecsaria perla 77, 78, 79, 90
 (?) *Agamodistomum* buccini mutabilis 196
Amphistome 12
Anatirenicola 173
Asymphyllodora tincae 19
- Bivesiculidae** 12
Bucephalidae 12, 17, 22 – 24, 203
Bucephalid sporocysts 24
Bucephalopsis iskaensis 26
Bucephalosis 26
Bucephalus 23, 25 – 27, 28, 29, 30, 32
Bucephalus australis 32
Bucephalus baeri 27
Bucephalus cruz 34
Bucephalus haimeanus 24, 30
Bucephalus haimeanus rugatus 27
Bucephalus longicornutus 16, 23
Bucephalus margaritae 24, 26
Bucephalus marinum 19, 27, 106
Bucephalus mytili 29, 30, 31, 34, 41, 105
Bucephalus polymorphus 27, 28
Bucephalus urophici 32, 33
Bucephalus sp. 26, 31, 32
Bucephalus sp. (*chilensis* sp. n.?) 32,
- Cercaria* 46, 201
 (?) *Cercaria* (*Acanthocephala*) buccini mutabilis 196
Cercaria brachidontis 95
Cercaria cambrensis 76
Cercaria crispata 196
Cercaria «Echinostomum» 127
Cercaria fulbrighti 66, 67
Cercaria haswelli 127, 128, 130
Cercaria hydriformis 27
Cercaria incostans 196, 197
Cercaria margaritae 76
Cercaria milfordensis 95 – 97
Cercaria mytili 165, 166
Cercaria mytili sp. inq. 166
Cercaria noblei 26, 45, 46, 47
Cercaria parvicaudata 172, 174, 183, 184, 185, 186
Cercaria patellae 158, 159
Cercaria praecox 122, 123
Cercaria proxima 138, 142
Cercaria purpurae 160, 161
Cercaria quissetensis 152, 153
Cercaria rhodometopa 173
Cercaria roscovita 174, 184
Cercaria tenuans 95 – 97, 105
Cercaria (*Tergestia*) haswelli 127
Cercaria sp. 24, 26
Cestotrema 57
Chabauditrema 33
Chlorophyta 40
Clinostomum complanatum 19

¹ Здесь и далее жирный шрифтом обозначен номер страницы с иллюстрацией данного вида

- Complexobursa* 93
- Didymozoidae* 11, 12
- Dietziella egregia* 19
- Diptherostomum* 195
- Diptherostomum* 195
- Diptherostomum anisotremi* 196
- Diptherostomum brusinae* 15, 195, 196, 197, 198, 199, 202
- Diptherostomum israelense* 196
- Diptherostomum macrosaccum* 196
- Diptherostomum sargus annularis* 196
- Diptherostomum spari* 196
- Diptherostomum tropicum* 196
- Diptherostomum* sp. 196
- Diplostomidae* 14
- Distoma* 28
- Distoma brevicolle* 165
- Distoma brusinae* 195
- Distoma deliciosus* 58
- Distoma elongata* 138
- Distoma gracilescens* 28
- Distoma leptosoma* 147
- Distoma (Brachycaecum) brusinae* 195
- Distome* 12
- (?) *Distomum buccini mutabilis* 196
- Distomum margaritarum* 50
- Distomum somateriae* 50
- Echinostephilla* 157, 158
- Echinostephilla haematopi* 158
- Echinostephilla patellae* 158, 159
- Echinostephilla virgula* 158, 159
- Echinostoma* 131, 133, 135
- Echinostoma caproni* 132
- Echinostoma hortense* 132
- Echinostoma revolutum* 132, 133
- Echinostoma sudanense* 133, 134, 202
- Echinostomatidae* 131, 203
- Echinostomum* 127, 128, 161
- Echinostomum leptosoma* 140
- Echinostomum secundum* 138, 139, 140
- Eubucephalus* 27
- Fasciola militaris* 150
- Fellodistomidae* 17, 93, 203
- Gasterosromum* 25, 27
- Gotonius* 33
- Gymnophallidae* 17, 19, 48, 66, 92, 203
- Gymnophallinae* 48
- Gymnophalloides macroporus* 80
- Gymnophalloides nacellae* 17
- Gymnophalloides seoi* 20
- Gymnophallus* 48, 49, 55, 57, 60, 76
- Gymnophallus australis* 60, 61, 62, 63
- Gymnophallus bilis* 64
- Gymnophallus bursicola* 51, 64, 65, 70, 71, 83, 87
- Gymnophallus (Cercaria cambrensis)* 76
- Gymnophallus choledochus* 66, 67, 68, 69, 70
- Gymnophallus dapsilis* 70
- Gymnophallus deliciosus* 58, 59
- Gymnophallus duboisi* 77, 78, 79
- Gymnophallus fulbrighti* 66
- Gymnophallus gibberosus* 53, 71, 72
- Gymnophallus margaritarum* 50, 78, 79
- Gymnophallus perla* 77
- Gymnophallus perligena* 73, 74
- Gymnophallus somateriae* 51 – 54, 71, 202
- Gymnophallus somateriae* var. *strigata* 52
- Gymnophallus* sp. (*deliciosus*?) 58
- Gymnophallus* sp. 57, 58, 67, 68, 74, 75, 76, 77, 78
- Gymnophallus* spp. 76
- Helisporidium* 40

- Helisporidium* sp. 40
Hemiurata 11
Himasthla 133, 135, 136, 144, 146, 153, 156
Himasthla continua 136, 137, 138, 144
Himasthla elongata 14, 138, 139, 140, 141, 142, 148, 151 – 153
Himasthla interrupta 137, 144, 145, 146
Himasthla larina 146, 147
Himasthla leptosoma 139, 140, 147, 148, 149, 151
Himasthla littorinae 149, 150
Himasthla militaris 150, 151
Himasthla mühlensi 132
Himasthla quissetensis 136, 152, 153, 154, 155, 156
Himasthla rhigedana 135, 136
Himasthla secunda 138, 139, 148, 151
Himasthla sp. 155, 156
Himasthla spp. 156
Hofmonostomum 188

Kamchatkinella 57

Labratrema 27
Lacunovermis sp. 17
Lecithodendrium 50
Lecithodendrium somateriae 51

Meiogymnophallus 52, 77
Meiogymnophallus strigatus 52
Metacercaria (*Gymnophallus*) *megacoela* 53
Metacercaria gen. sp. 21, 22
Metechinostoma 133
Monorchidae 192, 203
Monorchis 192
Monostoma alveatum 188
Monostome 12
Monostomum 28

Monostomum crucibulum 28
Monostomum galeatum 28

Neodiphtherostomum 195
Neoparamonostoma 188
Neorenicola 181
Neorenicola lari 181
Nephromonorchis 172, 181
Nephromonorchis lari 181
Nephromonorchis skrjabini 181
Nosema diptherostomi 200
Notocotylidae 187, 203
Notocotylus 187

Oceroma 93, 122, 123
Oceroma praecox 122, 124, 125, 126
Orange disease 26
“Orange sickness” 97, 114

Paragymnophallus 57
Paramonostomum 187, 188, 190
Paramonostomum (*Paramonostomoides*) 188
Paramonostomum alveatum 188, 189, 190, 191
Paratimonia gobbii 192, 193
Parorchis 157, 160, 161
Parorchis acanthus 160, 161, 162
Parorchis acanthus australis 160
Parorchis avitus 160, 161
Parvatrema 52, 57, 60, 77, 89
Parvatrema australis 60
Parvatrema boringueña 77
Parvatrema chaili 50
Parvatrema duboisi 55, 64, 73, 80, 81, 82, 83, 84, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 202
Parvatrema margaritense 49, 63
Parvatrema minutum 50
Parvatrema polymedosa 77
Parvatrema rebunense 63
Parvatrema timondavidi 55, 64, 77, 80, 83, 86, 87, 88

- Paraprosorhynchus* 33
Philophthalmidae 157, 203
Philophthalmus 157
Plathelminthes 11
Pleurogenes brusinae 195
Proctoeces 93 – 95, 97, 108
Proctoeces buccini 94, 95
Proctoeces ichiharai 94
Proctoeces maculatus 21, 91, 94 – 98, 99, 100, 101 – 107, 109, 110, 111, 112, 113, 115 – 118, 119, 120, 121, 202, 204
Proctoeces major 95, 108
Proctoeces progeneticus 95
Proctoeces scrobiculariae 94, 95
Proctoeces subtennis 94, 97
Proctoeces sp. 26
Prosorhynchoides 25
Prosorhynchoides iskaensis 26
Prosorhynchus 25, 26, 29, 33, 34, 41, 42
Prosorhynchus aculeatus 34, 40, 45
Prosorhynchus australis 32
Prosorhynchus crucibulum 29, 34 – 36, 40, 41, 42, 43, 44, 45
Prosorhynchus squamatus 21, 26, 29, 34, 35, 36 – 39, 41, 42
Protozoa 40
Pseudamphistomum truncatum 19
Pseudorenicola 173, 175
Psilostomatidae 164
Psilostomidae 164, 203
Psilostomum 164
Psilostomum brevicolle 165, 167, 168 – 170, 181
Psilostomum magniovum 169, 170, 171
Psilostomum platyurum 165
Psilostomum progeneticum 165
Ramifying trematode sporocysts 25
Renicola 172 – 174, 178, 184
Renicola lari 181, 182, 183
Renicola pinguis 173
Renicola roscovita 174, 175, 176, 177, 178, 179, 184
Renicola somateriae 178
Renicola thaidus 174, 175, 178, 179, 180, 184
Renicola sp. 173, 180, 181, 184
Renicola spp. 180
Renicolidae 13, 172, 203
Renicolidae sp. 172
Rhipidocotyle 25
Rhipidocotyle fennica 16
Riberoia 164
Rudolphinus 33, 42
Rudolphinus crucibulum 41
Sanguinicolidae 17
Schistosomatidae 12
Skrjabiniella 33
Skrjabiniella aculeatus 40
(?) Sporocystis sp. 196
Stamparia 173
Stephanochasmus 158
Tergestia 93, 126 – 128
Tergestia agnostomi 127, 128, 129, 130
Tergestia haswelli 128
Tergestia laticollis 126, 127
Trebouxiophycea 40
Trematoda gen. sp. 22
Wrightrenicola 173
Xenopera 93
Zoogonidae 194, 203
Zoogonus 194
Zoonogenus 195

Русские названия

- Амфистомы 12
Атрофия тканей 26, 116
- Бивезикулиды** 12
Блистеры 90, 91, 114, 203
Буцефалёзис 26
Буцефалиды 12, 23 – 27, 32, 35, 38, 45, 46
- Гастеростомы 23
Гемиураты 11
Гимастлины 146
Гимастлы 155
Гимнофаллиды 17, 19, 49 – 58, 63 – 66, 69 – 71, 74, 76, 78, 84, 86, 92, 202, 203
Гимнофаллюсы 79
- Двуротки 11
Двуустки 11
Дигенетические сосальщики 11
Дидимозониды 11, 12, 19
Дистомы 11, 12, 55
- Жемчугообразование** 51, 55, 56, 65, 70, 89 – 91, 132, 203
Жемчугообразующие трематоды 50, 52, 55, 64, 76
- Зелёная водоросль 40
Зоогониды 15, 195
- Кокцидии** 40
- Микроспоридии** 200
Моностомы 12
- Нотокотилиды** 187
- Оранжевая болезнь** 26, 97, 114
- Паразитарная кастрация 26, 39, 47, 115, 116, 120
Парамфистома 191
Парватрема 85
Проктэкозис 113 – 117, 121
Проктэцес 120
Псилостомиды 170
- Реникола** 173, 176, 183
- Сангвиниколиды** 17
Схистозоматиды 12
- Тергестии** 127
- Феллодистомиды** 26, 123
- Эхиностоматиды** 14, 132, 133, 138, 139, 146, 149, 203
Эхиностомы 135

ПЕРЕЧЕНЬ**НАЗВАНИЙ МОЛЛЮСКОВ (кроме *Mytilus*),
упоминаемых в тексте****Научные (латинские)
названия***Abra nitida* 140*Abra ovata* 192*Acanthochitona discrepans* 106*Acanthochites discrepans* 106*Acanthodoris pilosa* 159*Actaea casis* 59*Anodonta piscinalis* 16*Aplysia punctata* 159*Argopecten irradians* 180*Batillus cornutus* 95*Brachyodontes rodriguezi* 32*Buccinum baeri* 183*Buccinum undatum* 94, 185*Cardium edule* 138*Cerastoderma* 53, 155, 168*Cerastoderma edule* 54, 69, 136, 137,
142, 145, 146, 155, 162, 168, 176, 199*Cerastoderma glaucum* 137, 142, 145,
168, 176, 192*Cerithidea californica* 163*Cerithideopsis californica* 163*Cerithium lividulum* 182*Cerithium mediterraneum* 182*Cerithium rupestre* 182*Cerithium vulgatum* 182*Chamelea gallina* 198*Choromytilus chorus* 25*Crassostrea gigas* 176*Crassostrea virginica* 113*Crepidula convexa* 95*Crepidula fornicata* 155, 176*Cryptonatica affinis* 38*Cumingia* 155*Cyclope neritea* 155*Donax vitatus* 52*Ecrobia ventrosa* 151, 168, 190*Ensis* 155*Ensis americanus* 137, 142, 145, 176*Gemma gemma* 18*Gouldia minima* 198*Hyatella byssifera* 202*Heleobia stagnorum* 139, 149, 151*Hydrobia* 151*Hydrobia acuta* 107*Hydrobia acuta neglecta* 151*Hydrobia neglecta* 151*Hydrobia salsa* 190*Hydrobia stagnalis* 139, 169*Hydrobia stagnorum* 151*Hydrobia ulvae* 136, 138, 151, 168,
169, 190*Hydrobia ventrosa* 151, 168, 190*Hydrobiidae* 135*Ilyanassa obsoleta* 153, 155*Ischadium recurvum* 106*Littorina* 173*Littorina fabalis* 176

Littorina littorea 139, 142, 143, 149,
168, 174, 176, 177, 180, 184 – 186
Littorina obtusata 142, 147, 176, 177,
185
Littorina saxatilis 142, 146, 147, 168,
174, 176, 177, 180, 184, 185
Littorina scutulata 170
Littorinidae 136
Lottia pelta 59, 151

Macoma 53

Macoma balthica 52, 72, 136, 137,
142, 145, 168, 176
Macoma inconspicua 52
Macra chinensis 68
Macra stultorum 138
Macra veneriformis 50
Margarites helycinus 49
Mercenaria mercenaria 156
Meretrix rudis 198
Modiolaria discors 34
Modiolus 155
Modiolus adriaticus 88, 198
Modiolus barbatus 57
Modiolus demissus 156
Musculus discors 34
Musculus laevigatus 38
Mya 155
Mya arenaria 52, 142, 143, 155, 168,
176
Mytilaster lineatus 27, 105
Mytilopsis leucophaea 106
Mytilus coruscus 25
Mytilus latus 25, 127

Nacella 59

Nassariidae 135
Nassa nitida 176
Nassarius mutabilis 197, 199
Nassarius obsoletus 153
Nassarius reticulatus 155, 196 – 199

Natica alderi 199
Natica clausa 38
Natica magellanica 17
Neptunea despecta 185
Nucella lamellosa 163
Nucella lapillus 113, 120, 163, 178 –
180
Nucella (Purpura) lapillus 160
Nucella (= Thais) lapillus 178
Nucella lima 183

Ostrea chilensis 16

Paludetrina stagnalis 139
Parvicardium simile 196, 199
Patella caerulea 106
Patella vulgata 158, 159
Pecten 155
Pecten alba 26
Pecten fumatus 26
Peringia ulvae 138, 151, 168, 16,
1909
Perna canaliculus 25, 127, 128, 130
Perna perna 26
Polymesoda maritima 77
Polytapes rugata 27
Priotrochus obscurus 107, 113
Purpura lapillus 163

Rissoa labiosa 107
Rissoa splendida 107, 108, 110
Ruditapes 86
Ruditapes decussata 53, 54, 69, 155
Ruditapes philippinarum 86, 87, 88,
142, 145, 168

Scrobicularia plana 94
Scrobicularia tenuis 140
Semimytilus algosus 32
Siniovacula constricta 50
Spisula subtruncata 198
Spurwinkia salsa 190

Stramonita haemastoma 163

Tapes decussatus 53

Tapes pullastra 78

Tapes rugatus 27

Thais haemastoma 163

Tricollia pulla 107

Turbo cornutus 95

Turritella 173

Turritella communis 177

Turtonia minuta 49

Venerupis aurea 176

Venerupis corrugata 78

Русские названия

Абра 140, 193

Абра овальная 192

Гидробиевые 138, 146, 151, 170

Гидробии 190

Гребешки 75

Гребешок морской 178

Дрейссеновые 106

Кардииды 145, 162, 168

Кардиумы 160

Литориновые 170

Литорины 139, 146, 149, 150, 170, 186, 190

Макома балтийская 53, 72

Мидиевые 106

Мидия зеленогубая 128, 130

Мидия коричневая 26

Митилиды 32, 34, 38, 57

Митилястер 106

Мия 52, 149, 176

Модиоларии 75

Морское блюдечко 17, 151, 158, 159

Морской гребешок 26, 55

Нассарииды 155

Нассариус 55

Нуцелла 113, 121, 160

Пателла 159

Рудитапес 86

Сердцевидки 76, 139, 144, 146, 165, 176, 192, 193

Тапесы 50, 51, 76

Церастодерма съедобная, или обыкновенная 24, 51, 69, 141, 146, 199

Церастодермы 72, 137, 142, 176

Устрицы 26, 113

Энсис 142

**ПЕРЕЧЕНЬ
НАЗВАНИЙ ДРУГИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ,
упоминаемых в тексте**

Crustacea

Caprella septentrionalis 38
Морская козочка 38

Polychaeta

Alitta succinea 107
Diopatra neapolitanica 70
Hediste diversicolor 70, 107, 152
Hydroides norvegicus 106
Neptonereis glauca 107

Nereis caudata 106, 107
Nereis succinea 107
Диопатра 70

Ctenophora

Pleurobrachia pileus 130

Echinodermata

Antedon mediterranea 199
Голотурии 148
Морская лилия 199

Приложение 4

**ПЕРЕЧЕНЬ
НАЗВАНИЙ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ,
упоминаемых в тексте**

Рыбы

Aldrichetta forsteri 128
Conger 40
Conger conger 45
Dicentrarchus labrax 27
Diplodus annularis 200
Gymnothorax 40
Muchocephalus scorpius 34
Pomatoschistus microps 193
Scorpius lineolata 125

Бразильский налим 32

Губановые 94, 113, 197, 200
Керчак европейский 38
Кефаль желтоглазая 128
Лаврак 27
Линь 19
Малый бычок-бубыр 192
Морские угри 40, 45
Морской карась 200
Мурены 40
Налим 19
Скорпиусы 125
Спаровые 94, 113, 197, 200
Шпрот 173

Птицы

Arenaria interpres 159
Haematopus bachmani 158

Баклан большой 135
Бекасовые 89

Веретенник большой 143
Выпь 135
Выпь большая 135
Выпь малая 135

Гага 50 – 52, 54, 65, 66, 70, 152, 169, 191
Гага обыкновенная 191
Гагара краснозобая 183
Говорушка красноголовая 183
Гоголь 135
Гоголь исландский 170
Голенастые 133
Голубок морской 143
Гуси 191
Гусиные 133
Гусь-белошей 152

Ибис белый американский 163

Казарка 191
Камнешарка 149, 159, 163
Каравайка 135
Кваква 19, 135
Крачка 155, 191
Крачка малая 139, 183
Крачка обыкновенная 183
Крачка речная 143
Кроншнеп большой 139
Кряква 70, 143, 191
Кулики 89, 139, 149, 152
Кулики:

кулик-сорока 139, 143, 159, 169, 181
кулик-сорока чёрный 158
перевозчик 152, 163
песочник большой 89
песочник исландский 163
песочник морской 152
фифи 163
чернозобик 139, 149, 152

Лебеди 191
Лебедь кликун 191
Лебедь шипун 191
Лысуха 89

Мартын желтоногий 59, 143
Моёвка обыкновенная 183
Морянка 169, 191

Нырок красноголовый 70

Очковая каравайка 19

Пеганка 169, 191
Поморник короткохвостый 183
Поморник южнополярный 59
Пустельга мадагаскарская 132

Ржанка поморская 59
Ржанковые 152

Связь 135
Синьга 51, 54, 70, 169, 170, 191
Скопа 183

Травник 139
Трясогузка белая 152
Тулес 169
Турпан 70, 169
Турпан пестроносый 170

Утки 191

Цапли:

большая белая 135

жёлтая 135

малая белая 135

рыжая 135

серая 135

Чайки 89, 136, 139, 147, 149, 156,
169, 177 – 181

Чайки:

большая морская 183

бургомистр 59, 147

доминиканская 59

каспийская 59, 143

клуша 59, 70, 146

малая 183

морская 59, 138, 143 – 147

обыкновенная 143, 183

озёрная 89, 138, 139, 143,
182, 183

серебристая 59, 70, 138, 139,
143 – 147, 149, 155, 160, 163,
169, 174, 177, 180, 182, 183,
186

серокрылая 152, 183, 183

сизая 59, 138, 143, 163, 183

средиземноморская 59, 143,
163

хохотунья 59, 143, 156, 163,
169

черноголовая 143

чернохвостая 183

Чеграва 181

Чернеть морская 169

Наукове видання

Гаєвська А. В. Паразити, хвороби і шкідники мідій (*Mytilus*, *Mytilidae*). Х. Трематоди (Trematoda). – Севастополь, ЕКОСІ-Гідрофізика, 2014. – 255 с.

Монографія

(російською мовою)

Рецензенти – В. І. Монченко, академік, докт. біол. наук, проф.
Н. Г. Сергеева, докт. біол. наук

Друкується за постановою вченої ради
Інституту біології південних морів НАН України
(протокол № 8 від 5 серпня 2014 р.)

Дизайн обкладинці та фото – А. В. Гаєвської

Підп. до друку 15.10.2014 Формат 60х84¹/₁₆ Бум. офсетна № 1 Друк офсетний
Друк. арк. 15.7 Обл.-вид. арк. 17.3 Зам. № 40 Наклад 300 прим.
Ціна договірна

НВЦ "ЕКОСІ-Гідрофізика", 99011 Севастополь, вул. Леніна, 28
Свідцтво про державну реєстрацію № 914 Серія ДК від 16.02.02 р.

