

## ГЛАВА II. ЭВОЛЮЦИЯ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ РАДИАЦИЯ ТРЕМАТОД: КРАТКИЙ ОЧЕРК ИДЕЙ И МНЕНИЙ

К.В. Галактионов<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: kirill.galaktionov@zin.ru;

<sup>2</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб. 7/9, 199034, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: kirill.galaktionov@gmail.com

### ВВЕДЕНИЕ

Трематоды формируют один из центральных классов паразитических плоских червей. Они многочисленны, всесветно распространены, паразитируют у представителей большинства таксонов как позвоночных, так и беспозвоночных животных, а многие их виды являются возбудителями серьезных заболеваний человека и хозяйственно значимых животных. Достаточно упомянуть шистосоматоз (возбудитель *Schistosoma mansoni*, *S. haematobium*, *S. japonicum*), от которого в Азии, Африке и Южной Америке по данным Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ) страдают более 230 млн. человек; имеющий космополитическое распространение фасциолез (*Fasciola hepatica*, *F. gigantica*), парагонимоз (*Paragonimus westermani* и ряд других представителей рода) с 21 млн. больных в Америке, Африке и Азии, включая российский Дальний Восток; описторхоз (*Opisthorchis felineus*, *O. viverrini*), встречающийся во многих районах Евразии и от которого в РФ страдают тысячи людей, и мн. др. Это обуславливает повышенный интерес к изучению трематод и, в первую очередь, видов, имеющих медико-ветеринарное значение.

Трематоды оказывают значимое влияние на разные стороны жизнедеятельности своих хозяев, служат естественными регуляторами динамики их популяций, включаются в экосистемные процессы (в том числе трансформируя пищевые сети), а также определяют уровень генетической изменчивости и микроэволюционные события в популяциях животных-хозяев (см. обзоры: Combes 2001; Marcogliese 2005; Poulin 2007; Dobson et al. 2008; Lafferty et al. 2008). Все это определяет растущий интерес к изучению трематод, который усугубляется и происходящими климатическими изменениями, и трансформа-

цией природных экосистем в результате хозяйственной деятельности человека. Эти процессы оказывают влияние на трансмиссию трематод, изменяют их ареалы (в том числе и возбудителей опасных трематодозов), провоцируют их экспансию на новых хозяев (Harvell et al. 2002; Mas-Coma et al. 2009a; Dobson 2009; Rohr et al. 2011). Поэтому растет актуальность всестороннего изучения трематод, особенностей их циркуляции в экосистемах, характера коэволюции с хозяевами, путей географической и гостальной колонизации в ретроспективе и перспективе. Данные такого рода, помимо углубления наших знаний о феномене паразитизма и его роли в поддержании стабильности природных экосистем, будут способствовать разработке прогнозов по паразитологическим последствиям разного рода экосистемных изменений.

По принятой в настоящее время системе, отраженной в капитальном 3-томном труде «Keys to the Trematoda» (Gibson et al. 2002; Jones et al. 2005; Bray et al. 2008), в рамках класса Trematoda Rudolphi, 1808 выделяют два подкласса – Aspidogastrea Faust et Tang, 1936 и Digenea Carus, 1863. Аспидогастреи формируют небольшую группу трематод, в составе которой в настоящее время насчитывают около 80 видов, объединенных в 13 родов, которые распределены между четырьмя семействами (Rohde 2002; Littlewood et al. 2015). Половозрелые стадии аспидогастрей отличает наличие вентрального прикрепительного аппарата (диска Бэра), который у разных их представителей состоит из поперечных рядов складок, присосок, впадин, разделенных поперечными септами, или присасывательного диска, поделенного продольными и поперечными рядами мышечных перегородок на отдельные ячейки (Rohde 1994a, 1994b, 2001, 2002). Они паразитируют у хрящевых и костистых рыб, а развитие личинок про-

текает в промежуточных хозяевах – моллюсках<sup>1</sup>. Заражение рыб происходит при поедании ими моллюсков, содержащих инвазионных личинок (Рис. 1).

В отличие от аспидогастрей, подкл. Digenea насчитывает 1748 валидных родов и ~18 тыс. уже описанных видов, а предположительное их число оценивается более чем в 50 тыс. видов (Cribb et al. 2001b; Cribb and Bray 2011; Littlewood et al. 2015). Дигенеи объединены в два отряда (Diplostomida и Plagiorchiida), 14 подотрядов и 150 семейств (Olson et al. 2003; Cribb et al. 2003) (Рис. 2). Характерной особенностью дигеней служит присутствием им сложный жизненный цикл, который включает чередование партеногенетических и гермафродитного поколений и смену животных-хозяев – одного или нескольких промежуточных и окончательного. Половозрелая гермафродитная особь (марита) развивается, за исключением немногих прогенетических форм, в позвоночных окончательных (дефинитивных) хозяевах (Рис. 3). Продуцируемые ею яйца содержат личинку (мирацидий), способную заражать первого промежуточного хозяина, роль которого практически всегда играют моллюски. Единственное исключение представляют некоторые виды сем. Aporocotylidae<sup>2</sup>, первыми промежуточными хозяевами которых (явно вторично) служат полихеты (Køie 1982; Cribb et al. 2011). В первых промежуточных хозяевах развиваются партеногенетические особи нескольких поколений (материнская спороциста, редики или дочерние спороцисты), производящие дисперсионных личинок, – церкарий. Церкарии покидают хозяина и после более или менее продолжительного пребывания во внешней среде либо инцистируются на подводном субстрате, превращаясь в инвазионную для окончательного хозяина адолескарию, либо внедряются во второго промежуточного хозяина, где и происходит формирование метацеркарии. Круг вторых промежуточных хозяев, в которых формируется личинка – метацеркария, чрезвычайно широк и в него входят представители многих таксонов позвоночных и беспозвоночных, вклю-

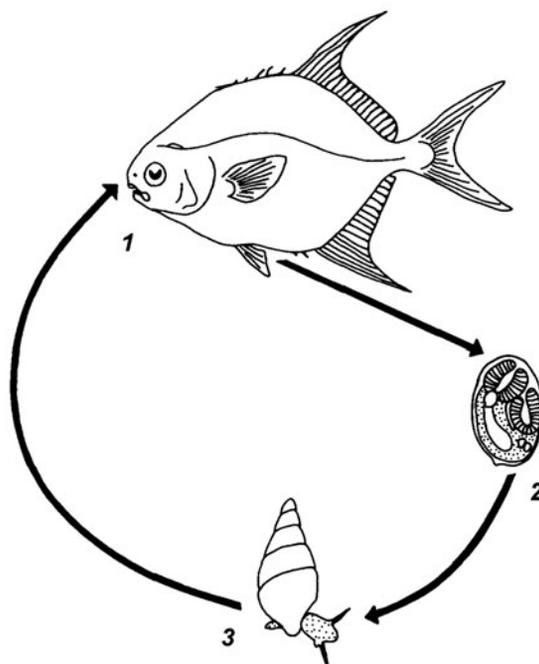


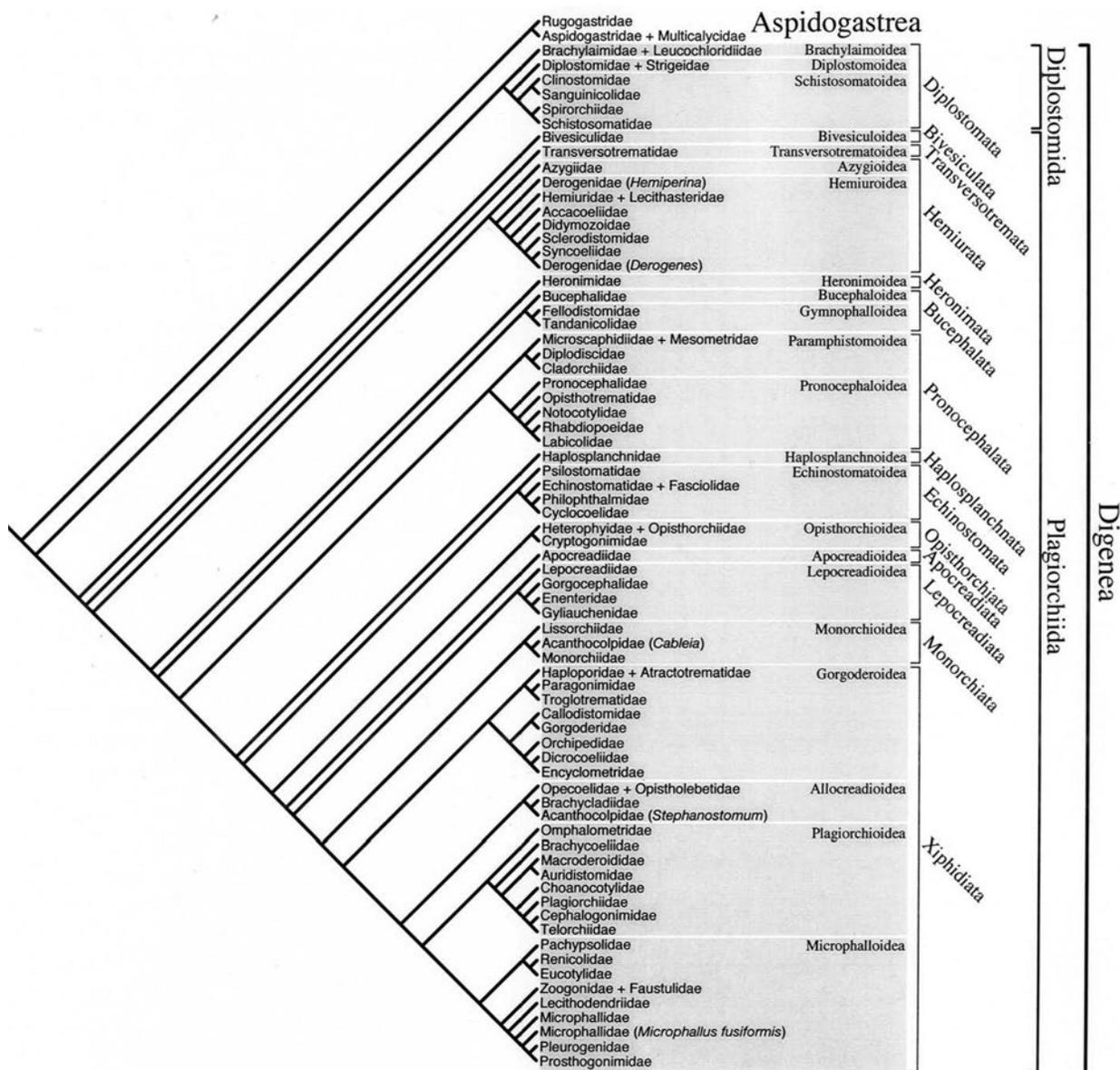
Рис. 1. Жизненный цикл аспидогастрей *Lobatostoma manteri*. 1 – половозрелые черви в дефинитивном хозяине – рыбе *Trachinotus blochi*; 2 – яйца, содержащие личинок, во внешней среде; 3 – моллюск – промежуточный хозяин, в котором развивается ювенильные черви (по Rohde 1994b).

чая книдарий, моллюсков, иглокожих, аннелид, ракообразных, насекомых и др.

Многообразие жизненных циклов дигеней велико и далеко не исчерпывается описанной выше схемой (подробнее см. Галактионов и Добровольский 1998; Galaktionov and Dobrovolskij 2003). Наиболее широко распространен триксенный жизненный цикл с участием второго промежуточного хозяина. Число хозяев у представителей ряда таксонов дигеней может увеличиваться за счет включения паратенических хозяев или третьего промежуточного хозяина, либо, наоборот, сокращаться до диксенного (первый промежуточный хозяин – дефинитивный хозяин) или даже моноксенного с участием одного моллюска – первого промежуточного хозяина, в котором проходят развитие все фазы цикла от внедрившегося в моллюска мира-

<sup>1</sup>Единственное возможное исключение представляет вид *Stichocotyle nephropis*, инкапсулированные ювенильные особи которого были найдены в десятиногих раках (Rohde 2001). Однако до настоящего времени жизненный цикл этого вида полностью не расшифрован.

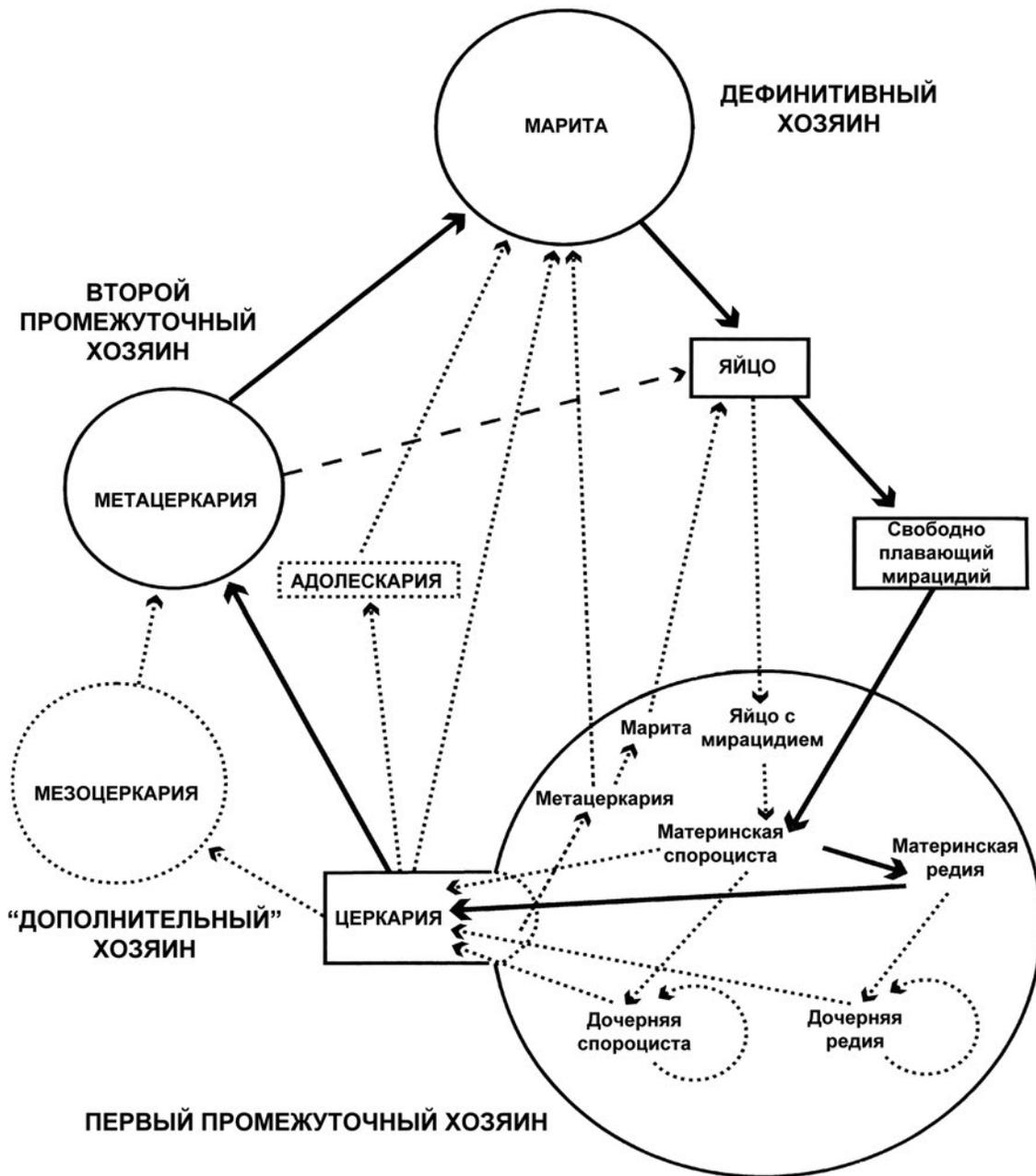
<sup>2</sup>Название сем. Aporocotylidae здесь и далее употребляется как старший синоним Sanguinicolidae в соответствии с трактовкой Баллэрд с соавт. (Bullard et al. 2009).



**Рис. 2.** Филогенетическое древо дигеней, реконструированное по методу Байеса с использованием нуклеотидных последовательностей 18S и 28S рРНК (по Olson et al. 2003).

цидия до половозрелых, продуцирующих яйца, мари. Жизненные циклы дигеней исследованы к настоящему времени фрагментарно, они известны примерно для 5–10% видов от общего биоразнообразия этих паразитов (Littlewood 2006). Отрадно отметить, что число работ по расшифровке жизненных циклов дигеней (выяснение круга хозяев и описание всех стадий цикла) растет, что во многом определяется внедрением молекулярных методов

(Poulin 2014). Они позволили заменить сложную и длительную экспериментальную работу по подбору возможных животных-хозяев и их заражение инвазионными стадиями паразитов выяснением последовательностей маркерных участков ДНК разных стадий цикла и их сопоставлением друг с другом. Следует, однако, отметить, что далеко не всегда работы с использованием молекулярных методов сопровождаются добротными морфоло-



**Рис. 3.** Генерализованная схема жизненных циклов дигеней (по Bush et al. 2001, модифицировано). Стадии цикла во внешней среде заключены в прямоугольники, стадии в хозяевах – в круги; сплошные линии обозначают ход «типичного» триксенного жизненного цикла, точечные линии – его варианты, пунктирная линия – прогенетическое развитие метацеркарий.

гическими характеристиками объектов исследования, что затрудняет последующее валидное видовое определение при нахождении тех или иных стадий цикла конкретного вида.

Целью настоящего исследования стал анализ составляющих успеха дигеней, эволюции их жизненных циклов и адаптаций к циркуляции в экосистемах разного типа, коэволюции с хозя-

евами и связанных с этим путей и особенностей географической и гостальной колонизации. Естественно, что в кратком обзоре невозможно во всей полноте охватить все аспекты обозначенных выше проблем, тем более что многие из них пока еще далеки от своего разрешения. Я останавливаюсь только на тех вопросах, которые представляются ключевыми для понимания эволюции дигеней и их биологической радиации.

## 1. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ДИГЕНЕЙ КАК СИСТЕМА АДАПТАЦИЙ

Формулировка, вынесенная в название раздела, заимствована мною из работы Гинецинской и Добровольского (1983), которые впервые наметили такой подход к анализу жизненных циклов дигенетических трематод. Он оказался весьма плодотворным и использован в настоящем разделе для вычленения составляющих эволюционного успеха дигеней. В том, что это – «успешный» таксон, сомневаться не приходится, учитывая приведенные в предыдущем разделе сведения относительно его биоразнообразия, особенно, если сравнить по этому показателю дигеней с сестринским таксоном – аспидогастреями (см. выше).

С чем связана такая разница? Так же, как у дигеней, обязательным хозяином в жизненном цикле аспидогастрей служит моллюск (по крайней мере, для видов, у которых известен ход жизненного цикла) (Rohde 1994b, 2001, 2002; Fergusson et al. 1999). Однако в отличие от дигеней попавшая в моллюска личинка проходит в нем определенные этапы развития и становится инвазионной для definitivoного хозяина, либо же, как у *Aspidogaster conchicola*, превращается в половозрелую особь, продуцирующую яйца. Этап партеногенетического размножения в моллюске в жизненном цикле аспидогастрей отсутствует, и, соответственно, нет столь огромной продукции дисперсионных личинок, которую обеспечивают партениты. Они служат своеобразным «усилителем паразитарного сигнала», который дает мощный импульс для прохождения последующих фаз цикла дигеней вплоть до мариты в окончательном хозяине (Галактионов и Добровольский 1998; Cribb et al. 2002; Galaktionov and Dobrovolskij 2003). Здесь напрашивается аналогия с полизоичными цестодами, у которых колоссальная продуктивность половозрелой особи в позвоночном хозяине по-

зволяет успешно реализовываться жизненному циклу со сменой нескольких промежуточных хозяев, несмотря на огромные потери на каждом этапе передачи инвазии от хозяина к хозяину.

Второй капитальной отличительной чертой жизненных циклов аспидогастрей и дигеней служит отсутствие у первых личинки с широким потенциалом к дисперсии, каковым у дигеней обладает церкария. Передача инвазионной личинки от промежуточного хозяина к окончательному у аспидогастрей происходит только при поедании последним зараженного моллюска. Это ограничивает круг окончательных хозяев аспидогастрей моллюскоядными рыбами и водными черепаками (Rohde 2001). Приобретение протодигеней церкарий, потенциально способных заражать практически любых гидробионтов, стало важным шагом на пути к процветанию таксона.

Хотя две вышеуказанные особенности жизненного цикла дигеней и стали ключевыми в их эволюции (Галактионов и Добровольский 1998; Cribb et al. 2001b, 2003; Galaktionov and Dobrovolskij 2003; Dobrovolskij and Galaktionov 2003; Галактионов и др. 2014), но ими далеко не исчерпываются многочисленные адаптации, характерные для разных фаз сложного жизненного цикла этих паразитов. Ниже я остановлюсь только на наиболее значимых из них.

### 1.1. Партеногенетические поколения

Наличие партеногенетически размножающихся в первом промежуточном хозяине особей – неотъемлемая черта жизненного цикла дигеней. В типичном случае заражающая моллюска личинка – мирацидий – проходит метаморфоз и превращается в материнскую спороцисту, производящую следующее поколение партенит. Они могут быть представлены редиями или дочерними спороцистами. Первые, наиболее эволюционно древний морфотип партенит, в типичном случае имеют веретеновидную форму, могут быть снабжены локомоторными выростами и воротничком (кольцевая складка в передней части тела) и активно перемещаются в хозяине. Они обладают глоткой и кишечником и способны к активной гистиофагии. Форма тела дочерних спороцист разнообразна, от червеобразной и нитевидной до мешковидной и неправильной, многоотростчатой. Некоторые из них способны перемещаться в тканях хозяина, но

спороцисты большинства таксонов либо весьма ограничены в движении, либо вовсе неподвижны. Дочерние спороцисты лишены пищеварительной системы, и их питание осуществляется путем транспорта питательных веществ через покровы.

Все партениты обладают органом размножения – герминальной массой. Свое происхождение эта структура ведет, скорее всего, от яичника (или гермария) прототрематод (Dobrovolskij and Ataev 2003; Galaktionov and Dobrovolskij 2003). В состав герминальной массы входят генеративные клетки на разных этапах дифференциации, дробящиеся генеративные клетки и ранние эмбрионы. Все эти генеративные элементы как бы «впаяны» между отростками структурных (поддерживающих) клеток. Последние формируют внутреннюю структуру герминальной массы и придают ей целостность. Эмбрионы (вскоре после формирования вокруг них зародышевой мембраны) покидают герминальную массу, разрывая обволакивающие их отростки структурных клеток, и выходят в полость тела (зародышевую полость) партениты. Генеративные клетки приравнивают к ооцитам 1-го порядка, которые, не претерпевая мейоза, приступают к дроблению, т. е. имеет место апомиктический партеногенез (Dobrovolskij and Ataev 2003; Galaktionov and Dobrovolskij 2003).

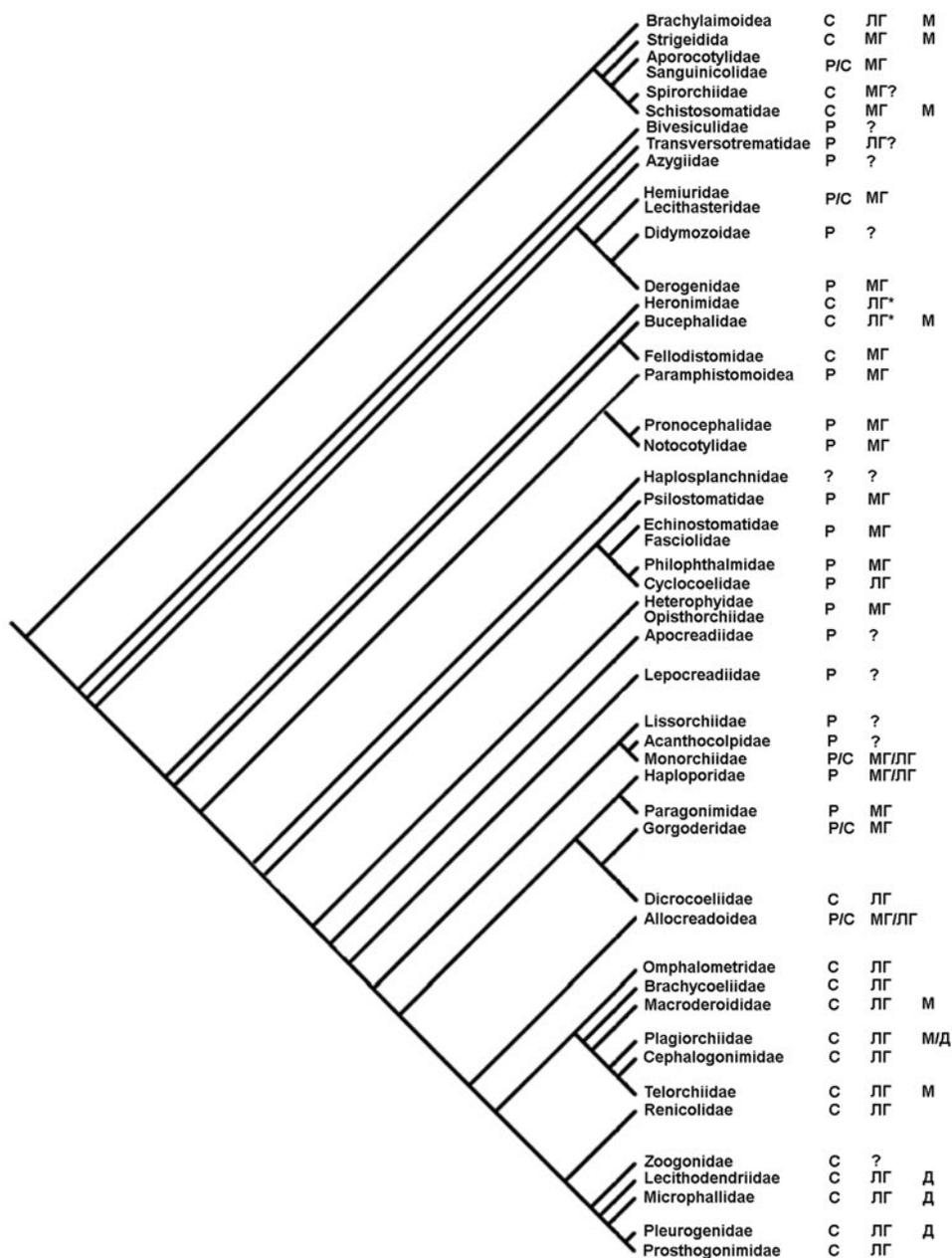
Итогом размножения партенит в моллюске-хозяине оказывается формирование в нем группировки партенит, которая возникает из одного попавшего в данного моллюска мирацидия. Таким образом, все партениты и продуцируемые ими церкарии несут один, присущий этому мирацидию генотип, т. е. представляют собой один клон (см. однако раздел 4.2.). В моллюске-хозяине партениты формируют группировки двух типов – способные и не способные к самовоспроизводству. В первом случае редики или дочерние спороцисты могут производить, наряду с церкариями, и себе подобных и тем самым пролонгировать существование группировки. Такие группировки обозначаются как микрогемипопуляции (МГ) или самовоспроизводящиеся инфрапопуляции (Галактионов и др. 2014). В группировках второго типа (локальных гемипопуляциях (ЛГ) или инфрапопуляциях) число генераций спороцист ограничено двумя – материнской и дочерними спороцистами.

В распределении таксонов, партениты которых формируют МГ или ЛГ, обнаруживается опреде-

ленная закономерность (Рис. 4). МГ свойственны преимущественно редиоидным трематодам, которые рассматриваются как наиболее архаичные (Fasciolidae, Echinostomatidae, Philophthalmidae, Cyclocoelidae и др.). Формируют МГ и дочерние спороцисты шистосоматоидно-диплостоидного комплекса (Schistosomatidae, Aporocotylidae, Strigeidae, Diplostomidae), которые в соответствии с филогенией Олсона с соавт. (Olson et al. 2003) представляют базальную группу дигеней. В то же время ЛГ свойственны наиболее продвинутому таксонам спороцистоидных Plagiorchiida (Рис. 4).

МГ, формируемые редиками, представляются наиболее архаичными. Их становление могло происходить на ранних этапах освоения протрематодами моллюсков и стало решением задачи повышения суммарной плодовитости группировки партенит при тех ограничениях, которые накладывает морфофункциональная организация редики. В первую очередь, это – ограничение размера тела, что определяется кишечным питанием, и связанная с этим относительно низкая индивидуальная плодовитость редики. Последнее отчасти компенсируется способностью редики к самовоспроизводству (Галактионов и др. 2014).

При переходе к спороцистоидной организации последующих за материнской спороцистой поколений партенит у части таксонов (в основном представителей шистосоматоидно-диплостоидного комплекса) сохранилась организация их группировок по типу МГ. Однако магистральным направлением стало ограничение числа поколений партенит двумя (материнская и дочерние спороцисты) и формирование ЛГ. Первые шаги в этом направлении прослеживаются в некоторых МГ редики (например, Fasciolidae), в которых имеет место ограничение в числе генераций редики, формирующихся на разных этапах зрелости группировки (Rondelaud et al. 2009). Становление спороцист в эволюции дигеней было связано с переходом от кишечного питания по типу гистио- и гематофагии, свойственному редикам, к абсорбционному, при котором функция снабжения организма питательными веществами перешла к тегументу. Такой способ питания более эффективен и менее травматичен для моллюска-хозяина, что позволяет продлить период существования в нем группировки спороцист. Питание через покровы снимает и ограничения на размер и форму



**Рис. 4.** Филогенетическое древо дигеней реконструированное по методу Байеса с использованием нуклеотидных последовательностей 18S и 28S рРНК (по Olson et al. 2003), на котором для каждого таксона обозначены морфотип дочернего (или единственного) поколения партенит (P – редии, C – спороцисты); тип группировки, формируемый партенитами в моллюске-хозяине (ЛГ – локальные гемипопуляции; МГ – микрогемипопуляции); спороцисты с модульной организацией (М) или таксоны, у представителей которых произошла дезинтеграция материнского поколения партенит (Д) (таксоны, для которых нет данных по жизненным циклом из филограммы изъяты) (по Галактионов и др. 2014). ? – сведения о морфотипах или группировках партенит для таксона отсутствуют либо требуют подтверждения. *Звездочкой* обозначены ЛГ, в состав которых может входить только одна партенита.

тела спороцисты, делает ненужным сохранение ею двигательной активности.

Возникают разные варианты организации ЛГ (Галактионов и др. 2014) с различным распределением репродуктивного потенциала между материнской и дочерними спороцистами – крупная и плодовитая материнская спороциста, производящая множество мелких, но менее плодовитых дочерних особей; материнская спороциста не столь плодовита, как в первом случае, но дочерние спороцисты весьма плодовиты. Между этими крайними вариантами наблюдается множество переходов, характерных для представителей разных таксонов спороцистоидных трематод. Следует отметить и появление у ряда таксонов вытянутых, нитевидных спороцист, которые «прорастают» сквозь ткани моллюска-хозяина.

В спороцистах такого типа может формироваться функциональная неоднородность разных участков, что у представителей филогенетически удаленных семейств дигеней приводит к независимому появлению партенит с модульной организацией (Рис. 4), каковая наибольшего совершенства достигает у спороцист *Vucephalidae* и *Brachylaimoidea*. У детально изученных в этом плане буцефалид в моллюске паразитирует одна гигантская спороциста, предположительно материнская. Ее тело представлено массой ветвящихся трубочек, пронизывающих разные органы и ткани моллюска-хозяина (морские и пресноводные двустворчатые моллюски). В этих трубочках многократно повторяются разные «модули» – выводковые камеры, где происходит созревание эмбрионов, перетяжки между ними, тегумент которых играет основную роль в поглощении питательных веществ из организма хозяина, и два типа терминальных участков. Один из них, в котором сосредоточены стволовые клетки, обеспечивает рост спороцисты, а в другом происходит формирование генеративных клеток в герминальных массах и протекают ранние этапы развития эмбрионов церкарий, поступающих затем в выводковые камеры (Подвязная 2010; Podvyaznaya 2007; Podvyaznaya and Galaktionov 2012).

У ряда *Xiphidiata* также формируются материнские спороцисты с модульной организацией. Их тело разделяется на обособленные друг от друга сегменты (камеры или ветви), в каждом из которых имеется самостоятельная герминальная масса. Каждая из камер или ветвей обладает из-

вестной физиологической самостоятельностью – гибель одной из них при выходе сформированных дочерних спороцист не приводит к повреждению соседних сегментов (Galaktionov and Dobrovolskij 2003). Однако развитие спороцист с совершенной модульной организацией не стало доминирующим направлением в эволюции партенит *Xiphidiata*. У высших их представителей наблюдается полная дезинтеграция организма материнского поколения партенит. У ряда видов *Ochetosomatidae*, *Haematoloechinae* (*Plagiorchidae*), *Microphallidae* и *Lecithodendrioidea* на ранних этапах формирования материнской спороцисты ее генеративные элементы распадаются на отдельные герминальные массы и эмбрионы дочерних спороцист, которые переходят к самостоятельному паразитированию в моллюске-хозяине.

Становление в эволюции трематод морфотипа спороцист с параллельным формированием ЛГ разной организации позволило значительно повысить эффективность решения основной задачи партеногенетической фазы цикла – достижение максимально возможной плодовитости и продукции дисперсионных личинок (церкарий) в таком количестве и такого «качества», чтобы обеспечить передачу инвазионного начала последующему в жизненном цикле хозяину.

## 1.2. Свободноживущие фазы цикла – мирацидий и церкария

Одной высокой плодовитости на фазе партенит для реализации цикла, конечно, недостаточно. Многочисленные адаптации для повышения успеха трансмиссии развиваются и на других его фазах. Критически важными звеньями представляются свободноживущие стадии, на которых лежит задача обеспечения дисперсии и передачи инвазии по чреде хозяев. Таких фаз в жизненном цикле две – мирацидий и церкария. Обе личинки лецитотрофные, а роль их в вышеупомянутых процессах различна.

Мирацидий – мелкая, редко превышающая 150 мкм ресничная личинка, которая за краткий период своей жизни, измеряемый несколькими часами, должна найти первого промежуточного хозяина – моллюска – и внедриться в него. Способность свободноплавающего мирацидия к дисперсии ограничена в силу его малого размера и короткой жизни. У многих трематод (*Brachylaimoidea*,

Vucephalata, Xiphidiata) мирацидий вылупляется только после заглатывания яйца моллюском-хозяином (пассивное заражение). Становление такого способа заражения первого промежуточного хозяина благоприятствовало освоению дигенейми биотопов с экстремальными для их трансмиссии условиями, таких как морская литораль и экосистемы суши. Примерно 80% «литоральных» видов сем. Notocotyliidae, Microphallidae, Heterophyidae, Rencolidae и др. и все «сухопутные» виды надсем. Brchylaimoidea обладают пассивно заражающим мирацидием (Галактионов 2016). Однако формирование в эволюции дигеней пассивно заражающего мирацидия, проходившее независимо в удаленных друг от друга филогенетических линиях (таких как Brchylaimoidea и Xiphidiata), оказалось весьма удачной адаптацией. Таксоны с этим способом заражения моллюска-хозяина широко распространены не только в «экстремальных биотопах», но и в пресных водах (многие Xiphidiata) и в океанах (Nemiurata). Способствует этому, наряду с другими особенностями цикла, пролонгированное поддержание жизнеспособности мирацидия в яйце в состоянии гипобиоза, что существенно увеличивает время поддержания личинкой инвазионной способности и, соответственно, вероятность попадания яйца в моллюска-хозяина.

Церкария – вторая трансмиссивная личинка в жизненном цикле трематод. Это, как правило, более крупный и гораздо более совершенный организм, чем мирацидий, с достаточно сложным поисковым поведением, позволяющим обнаружить и внедриться во второго промежуточного хозяина (Combes et al. 1994; Прокофьев и Галактионов 2009). Потенциал к дисперсии церкарии значительно выше, чем у мирацидия. Помимо собственной локомоции, осуществляемой при помощи специализированной части тела – хвоста, церкария, проникая во второго промежуточного хозяина, способствует более широкой дисперсии уже на фазе метацеркарии, благодаря мобильности хозяина и включения его в трофические связи «хищник–жертва». Все это существенно повышает возможности паразита в части трансмиссии. Неудивительно, что триксенные жизненные циклы с фазой свободноживущей церкарии доминируют у дигеней. Выпадение этой фазы из цикла и переход к диксении встречается нечасто и практически в каждом случае, кроме первично диксенных циклов, связан с освоением экстремальных биотопов

как во внешней среде, так и в хозяине (переход к кровепаразитизму) (подробнее см. 2.1. и 3.3.). Даже среди циркулирующих в таких неблагоприятных для существования свободноплавающей личинки биотопах как, например, морская литораль, 70–80% видов обладают свободноживущими церкариями (Галактионов 2016).

Генеральная линия морфологической эволюции церкарий – ювенилизация и сопровождающая ее миниатюризация личинок (Галактионов и Добровольский 1998). Процесс этот шел независимо в двух основных филогенетических стволах трематод – Diplostomida и Plagiorchiida, и результатом его стало появление у наиболее продвинутых представителей этих таксонов (Strigeidae, Diplostomidae, Heterophyidae, Microphallidae, Lecithodendriidae и др.) мелких личинок (150–300 мкм), которые по уровню развития дефинитивных систем органов заметно уступают церкариям более архаичных семейств. В то же время эти личинки имеют хорошо развитые ценогенетические органы – хвост с поперечно-полосатой мускулатурой, дифференцированные железы проникновения, пенетрирующие структуры, такие как стилет у Xiphidiata или передний орган у диплостомиоидей, сенсорный аппарат и др. Иными словами, опережающее развитие получают те структуры, которые обеспечивают поиск и проникновение во второго промежуточного хозяина, тогда как формирование дефинитивной организации переносится на последующие этапы онтогенеза – метацеркарию и/или мариту. Это одно из проявлений гетерохронии – характерной закономерности в морфологической эволюции трематод (Гинецинская 1968; Галактионов и Добровольский 1998). Производство мелкой ювенилизованной личинки требует существенно меньше энергетических затрат, чем крупных и относительно сложно устроенных. Это позволило представителям продвинутых семейств существенно повысить продукцию церкарий, и если, например, у видов Echinostomatidae, Fasciolidae, Pronocephalidae и Notocotyliidae суточная продукция церкарий измеряется десятками и сотнями, то у Microphallidae, Plagiorchiidae, Diplostomidae и Strigeidae – тысячами и десятками тысяч.

Адаптивные черты в биологии церкарий многочисленны и разнообразны и возникали во многом независимо в ходе эволюции конкретных таксонов. Это касается как характера плавания

и связанных с этим преобразований хвоста, набора поведенческих реакций, присущих личинке, так и характерной для нее стратегии поиска и заражения хозяина. В локомоции церкарий прослеживаются некоторые общие черты в конкретных филетических линиях: у *Diplostomatoidea* и *Gymnophallidae* – фуркоцеркность (раздвоенный на конце хвост) и дискретный тип плавания (перемежающиеся периоды активного движения и последующего пассивного парения), такой же тип плавания у *Heterophyidae* и *Opisthorchiidae*, но при помощи снабженного плавательной мембраной простого хвоста, у большинства *Plagiorchioidea* и *Microphalloidea* – непрерывное движение, благодаря работе лишнего фура и мембран хвоста, у *Nemiuroidea* – пассивное парение за счет выростов капсулы (преобразованный хвост), в которую заключено тело личинки. А вот поведенческие реакции и определяемые ими стратегии поиска хозяина нередко формировались конвергентно у представителей разных таксонов.

При всем своем разнообразии поисковое поведение церкарий укладывается в четыре основные стратегии поиска животного-хозяина: активного поиска, пассивного ожидания, активного ожидания и подражания добыче (Проккофьев и Галактионов 2009). Активный поиск ведут церкарии с непрерывным типом плавания (большинство *Plagiorchiidae*, *Ochetosomatidae*, *Pleurogenidae*, *Microphallidae*, *Lecithodendriidae*, *Prosthogonimidae*, *Renicolidae*, *Bunoderidae* и др., личинки ряда видов *Echinostomatidae*, *Psilostomatidae*, *Acanthocolpidae*, *Lepocreadiidae*). Они находятся в постоянном движении, что способствует дисперсии в пространстве, а присущий им набор реакций (в основном фото- и геореакции) обеспечивает концентрацию в той его области, где может пребывать хозяин – «пространство хозяина» по терминологии Комба с соавт. (Combes et al. 1994, 2002). Стратегию пассивного ожидания используют церкарии с «засадным» типом поведения, характерным для ряда видов семейств *Opecoelidae*, *Lepocreadiidae* и *Microphallidae*, которые прикрепляются своими укороченными хвостами к субстрату и поджидают животное-хозяина. Пассивное ожидание присуще церкариям с дискретным типом плавания (*Diplostomatoidea*, *Schistosomatoidea*, *Heterophyidae*, *Opisthorchiidae* и др.), в пассивной фазе которого церкарии подолгу парят в воде или прикрепляются к ее

поверхностной пленке, принимая при этом характерную позу покоя. Наконец, в основе стратегии подражания добыче (миметизм) лежит имитация церкарией поведения и/или внешнего вида животных, которые служат добычей потенциальному хозяину. Этой стратегии придерживаются личинки некоторых *Echinostomatidae*, *Lepocreadiidae*, *Gyuliauchinidae*, *Renicolidae*, *Galactosomidae*, *Azygiidae*, *Bivesiculidae* и др. У некоторых из них хвосты постоянно ундулируют, имитируя движения нематод, олигохет и других водных беспозвоночных, служащих пищей рыб – хозяев паразитов; у других церкарии сцепляются хвостами, формируя постоянно ундулирующие пакеты (известные в литературе как *Ratenkönig*), привлекающие рыб и т.п.

Легко заметить, что все упомянутые выше стратегии конвергентно развивались в разных филетических линиях дигеней. При отсутствии явной филогенетической связи обнаруживается хорошее соответствие экологической модели поиска добычи животными-фуражирами (Проккофьев и Галактионов 2009). У свободноживущих животных различают два базовых типа фуражирования: курсирование (широкое фуражирование) и засадное поведение (по принципу «сидеть и ждать»), которые связаны целой гаммой переходных форм (Schoener 1971; Huey and Pianka 1981). Заменив фуражира, ищущего добычу, на церкарию, ищущую хозяина, можно убедиться, что, как и постулирует экологическая модель, хозяевами церкарий с активной поисковой стратегией, как правило, оказываются малоподвижные животные, либо же подвижные, но заражение которых происходит в период их покоя. Хозяева же носителей стратегии пассивного ожидания, наоборот, активны. Стратегия активного ожидания сочетает в себе элементы курсирования и засадного поведения, и хозяева обладающих ею церкарий оказываются, как правило, активно подвижными животными. Стратегия подражания добыче в определенной степени сродни пассивному ожиданию, что также определяет использование проявляющими ее личинками активно перемещающихся животных-хозяев.

Вышесказанное далеко не исчерпывает всех присущих церкариям адаптаций, однако и на основании приведенного в настоящем разделе материала можно заключить, что в разных филетических линиях дигеней на базе присущей этим линиям

морфофункциональной организации конвергентно вырабатывались весьма сходные адаптации к заражению хозяев со сходными особенностями биологии. Таким образом, явно проступает экологический контекст эволюции дигеней.

### 1.3. Фаза метацеркарии

На последующем за фазой церкарии этапе жизненного цикла дигеней происходит трофическая передача личинки к окончательному хозяину. Адолескарии (инцистирующиеся на поверхности субстрата личинки) не испытывают на этой фазе никакого видимого морфологического развития, однако, очевидно, имеет место какое-то физиологическое созревание, делающее этих личинок, в отличие от церкарий, инвазионными для окончательного хозяина. Характер развития метацеркарии зависит от глубины ее связей со вторым промежуточным хозяином, что во многом определяется давностью вовлечения этого хозяина в жизненные циклы конкретного таксона (см. 3.3.). У представителей архаичных семейств, например у Echinostomatidae, никакого видимого развития метацеркарии не происходит. Личинка не питается в хозяине и через несколько минут после проникновения в него окружается непроницаемой для химических соединений цистой. Метацеркарии более продвинутых дигеней обретают способность к абсорбированию тегументом питательных веществ хозяина. Эта энергетическая подпитка позволила перенести на фазу метацеркарии определенные этапы морфогенеза дефинитивной особи – мариты. Значительность морфогенетических преобразований у видов разных таксонов сильно варьирует, вплоть до достижения зрелой метацеркарией уровня организации мариты, что имеет место у всех Microphallidae, видов *Prosthogonimus* (Lecithodendriidae) и *Paralepoderma* (Plagiorchiidae). Инцистирование метацеркарий характерно далеко не для всех дигеней. Личинки ряда Strigeidida и Gymnophallidae сохраняют двигательную активность, перемещаются в теле хозяина и активно питаются его тканями.

Характер морфогенетических преобразований на фазе метацеркарии существенно различается у представителей Plagiorchiida и Diplostomatoidea (Галактионов и Добровольский 1998; Galaktionov and Dobrovolskij 2003). У первых (даже у видов с наиболее ювенилизированными церкариями)

имеет место последовательное доразвитие уже имеющихся у церкарий систем органов или их зачатков («достроечный» тип морфогенеза), а вот у Diplostomatoidea на начальном этапе развития во втором промежуточном хозяине ряд систем органов (по крайней мере, передний орган, шипики тегумента и соматическая мускулатура) дегенерируют. Впоследствии «церкарные» мышцы и шипики тегумента заменяются на дефинитивные, которые формируются de novo (развитие с метаморфозом по аналогии с насекомыми Holomethabola) (Подвязная и Добровольский 2001; Petrov and Podvyaznaya 2016a, 2016b). Возможно, что специализация ювенилизированных церкарий этого таксона зашла так далеко, что, как и в случае с насекомыми, для преодоления разрыва между личиночной и дефинитивной организацией понадобилось развитие с метаморфозом. Подобный характер морфогенеза, по-видимому, характерен и для Schistosomatidae (Diplostomata), у которых на стадии шистосомулы (мигрирующая в дефинитивном хозяине личинка) происходят драматические изменения покровов. Они сопровождаются слущиванием плазматической мембраны тегумента со всем ассоциированным с ней гликокаликсом и заменой ее двумя элементарными мембранами, ограничивающими снаружи синцитиальный слой тегумента шистосомулы (Hockley 1973, 1977; Forrester and Pearce 2005).

У представителей ряда Strigeidida (*Strigea*, *Alaria*) и Hemiuroidea в жизненный цикл вклинивается дополнительная фаза мезоцеркарии, промежуточная между церкарией и метацеркарией. Формируется мезоцеркария во «вставочном» (интеркалярном) или «дополнительном» хозяине, которого в современной литературе чаще именуют вторым промежуточным (Matthews and Matthews 1988; Möhl et al. 2009). Этот хозяин встраивается в жизненный цикл между первым промежуточным и третьим промежуточным (Hemiuroidea) или паратеническим (*Strigea* и *Alaria*) хозяевами. Трофический уровень двух последних хозяев выше, чем второго промежуточного, и, соответственно, выше вероятность его поедания дефинитивным хозяином – хищником, занимающим верхние ступени трофической пирамиды. Появление мезоцеркарии в ходе эволюции, по всей видимости, был связано с необходимостью преодоления трофического и пространственного (речь идет о крупных пресноводных и морских бассейнах) разрыва

между исходным вторым промежуточным хозяином и дефинитивным (см. 2.2. и 2.3.). Мезоцеркарии *Strigea* и *Alaria* в паратенических хозяевах не развиваются, а при попадании в дефинитивного хозяина (при поедании им второго промежуточного или паратенического хозяев) вначале прободают стенку кишечника и совершают миграцию в легкие, где превращаются в метацеркарий. Последние мигрируют по трахеям обратно в кишечник, где и развиваются в марит (см. обзор: Möhl et al. 2009). Следует отметить, что если у *Strigea* и *Alaria* речь идет именно о паратенических хозяевах, то у *Nemiuroidea* третий промежуточный хозяин становится облигатным, а при поедании копепод (вторых промежуточных хозяев) рыбой (дефинитивным хозяином) мезоцеркарии в нем погибают (Matthews and Matthews 1988).

У представителей *Parvatrema* (Gymnophallidae) на фазе метацеркарии происходит дополнительное в жизненном цикле этих дигеней усиление «паразитарного сигнала». Метацеркарии, развивающиеся в моллюсках, приобрели способность к партеногенетическому размножению и, прежде чем сформировать инвазионную для дефинитивного хозяина личинку, производят от двух до нескольких поколений партеногенетических же метацеркарий (Галактионов 1996; Galaktionov et al. 2006; Galaktionov 2007). В результате из одной внедрившейся в моллюска церкарии развиваются десятки и сотни метацеркарий, способных заражать дефинитивного хозяина. Приобретение партеногенетических метацеркарий – явно недавнее эволюционное событие. У современных видов прослеживаются последовательные пути освоения хозяина – от, по сути, комменсализма в экстрапаллиальной полости моллюска (обитающие там метацеркарии *Parvatrema margaritense* и *Cercaria falsicingula I* питаются отслаивающимся эпителием и бактериями), через проникновение в наружное половое отверстие самцов моллюсков *Littorina* spp. и последующее паразитирование в семенных путях (*Parvatrema* sp.) и до перехода к паразитизму в пищеварительной железе и гонаде моллюска-хозяина (*P. homoeotectum*) (James 1964; Galaktionov et al. 2006; Galaktionov 2006, 2007).

#### 1.4. Фаза мариты

Марита – второй «усилитель паразитарного сигнала» в жизненном цикле дигеней. Основная

функциональная задача этой фазы – продукция такого числа яиц, которое бы обеспечило заражение первого промежуточного хозяина. Сразу представляется, что оптимальной стратегией для решения этой задачи было бы максимальное увеличение индивидуальной плодовитости мариты. Это действительно имеет место у *Diplostomida* и многих представителей примитивных таксонов *Plagiorchiiida* (*Echinostomatidae*, *Psilostomatidae*, *Pronocephalidae*, *Fasciolidae*, *Paramphistomatidae*, *Fellodistomatidae* и др.). Мариты этих трематод устроены сложно и в наибольшей степени напоминают предковую «турбеллярную» организацию, которая «отягощается» теми или иными приспособлениями к паразитическому образу жизни, такими как орган Брандеса у *Diplostomatoidea*, воротничок с шипиками у *Echinostomatidae*, «лимфатическая» система у *Paramphistomatidae* и мн. др. (см. Galaktionov and Dobrovolskij 2003).

Матка у этих червей короткая, и одновременно в ней развивается небольшое число крупных яиц. В состав этих сложных яиц, помимо оплодотворенной яйцеклетки, входит большое число желточных клеток (до 30–40), которые и обеспечивают питание развивающегося мирацидия. Маритогония занимает длительный период [более месяца у *Dicrocoelidae* (Панин 1984)], а продолжительность жизни измеряется месяцами и годами [до 11 лет у *Fasciola hepatica* (Mas-Coma et al. 2009b)]. На протяжении своей долгой жизни мариты этих дигеней производят колоссальное число яиц, измеряемое тысячами и десятками тысяч [например, мариты рода *Cotylurus* производят в среднем 10–15 тыс. яиц в сутки (Шигин и Шигина 1968), а *Fasciola hepatica* – более 140 тыс. (Weinland und Braun 1926)], которые их хозяева рассеивают в пространстве. Естественно, это повышает вероятность заражения первого промежуточного хозяина.

У многих представителей более продвинутых таксонов плагиорхииидной ветви – *Plagiorchioidea* и *Microphalloidea* – в той или иной степени происходит ювенилизация марит. Это позволяет значительно сократить срок маритогонии, но в то же время уменьшает продолжительность жизни мариты, которая измеряется днями и неделями. Процесс ювенилизации затрагивает только соматические структуры не в ущерб тем, которые обеспечивают репродуктивную функцию (проявление присущей дигеней гетерохронии). Пере-

ход к пассивному способу заражения моллюсков позволил существенно уменьшить размеры мирацидия и упростить уровень его морфологической организации. Следствие этого – уменьшение размеров яиц и снижение энергетических затрат на продукцию каждого из них. Для марит плагиорхиид характерно увеличение длины матки, которая выполняет истинно маточную функцию – обеспечивает поступление питательных веществ к развивающимся яйцам, которых в матке одновременно может вынашиваться очень много (сотни и тысячи). В силу этого число желточных клеток в составе сложного яйца резко сокращается, вплоть до 1–5. Соответственно, снижаются энергетические затраты на производство желтка. Все это позволяет ювенилизированным маритам за относительно краткий срок жизни произвести яиц не меньше (если не больше), чем сложно устроенным долгоживущим маритам «турбеллярной» организации.

Следует отметить, что вышеописанная связь между переходом к пассивно заражающему мирацидию, уменьшением размеров яиц и одновременным удлинением матки и интенсификацией ее трофической функции наблюдается не только у плагиорхиоидей с ювенилизированной маритой. Она характерна и для марит таких семейств, как Notocotylidae, Pronocephalidae, Gastrothylacidae, Vucephalidae, Haematoloechidae, Macroderidae, Leptophallidae и мн. др., ювенилизация которых отчетливо не выражена.

Однако в некоторых таксонах (особенно ярко это проявляется у Microphallidae и Gymnophallidae) тенденция к ювенилизации и миниатюризации марит заходит очень далеко. Мариты этих дигеней мелкие (порядка 150–500 мкм), живут несколько дней и продуцируют небольшое число яиц, измеряемое десятками и (реже) сотнями. Появление таких марит в двух столь удаленных ветвях филогенетического древа дигеней (см. рис. 2) связано с использованием одинаковой экологической категории хозяев – птиц, мигрирующих вдоль морских побережий. Этап становления definitivoй организации этих дигеней перенесен на стадию метацеркарии так, что зрелая личинка имеет вид мариты с практически полностью сформированной, но еще не функционирующей половой системой. При попадании в окончательного хозяина они начинают производить яйца уже через несколько часов. Благодаря этому ми-

грирующие птицы за краткий период пребывания на определенном участке побережья успевают заразиться паразитом и здесь же (или в не слишком удаленных от места заражения местах) рассеять инвазионное начало. Подобная адаптация повышает вероятность попадания яиц в биотоп обитания первого промежуточного хозяина. Невысокая же плодовитость марит компенсируется высоким репродуктивным потенциалом первого «усилителя паразитарного сигнала» – партенит, что характерно для Microphallidae и Gymnophallidae.

Большая группа дигеней диплостоматной ветви (Schistosomatidae, Spirochiidae, Apogocotylidae) представлена кровепаразитами. Многие исследователи считают, что становление этих паразитов в ходе эволюции было связано с переходом к кровепаразитизму метацеркарий и последовавшей за этим утратой исходного дефинитивного хозяина, роль которого стал играть второй промежуточный (La Rue 1957; Shoop 1988; Combes 1991b; Галактионов и Добровольский 1998) (см., однако, 3.3.). В таком случае марит кровепаразитических дигеней следует рассматривать как неотенических метацеркарий. В связи с обитанием в замкнутой среде, каковой является кровеносная система позвоночных, у шистосом развился уникальный механизм взаимоотношения с иммунной системой хозяина, способствующий выведению их яиц во внешнюю среду. Мариты используют механизм антигенной маскировки (выстраивание макромолекул хозяина в свою поверхность, что препятствует распознаванию иммунной системой хозяина антигенов паразита) и таким образом избегают уничтожения иммунной системой хозяина, а вот яйца, наоборот, презентуют на своей поверхности эпитопы антигенов, которые стимулируют иммунный ответ по TH2 пути (Forrester and Pearce 2006). В результате в местах концентрации яиц в районе толстой кишки (*Schistosoma mansoni*) или мочевого пузыря (*S. haematobium*) развивается мощная воспалительная реакция, что приводит к перфорации стенки этих органов, попаданию яиц в их просвет и, в конечном итоге, выведению наружу.

## 2. ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ КОНТЕКСТ ЭВОЛЮЦИИ ДИГЕНЕЙ

В ходе эволюции дигеней приобрели способность к трансмиссии в самых разнообразных экосистемах, чему способствовала выработка

адаптаций как на уровне отдельных фаз, так и цикла в целом. Адаптации эти многочисленны и многообразны, и подробное их рассмотрение выходит за рамки данного обзора. Ниже я попытаюсь наметить только общие тренды адаптациогенеза дигеней к реализации своих жизненных циклов в таких существенно отличающихся друг от друга крупных экологических выделах, как экосистемы морского побережья и океанической пелагиали, суши и пресных вод.

### 2.1. Экосистемы суши и морского побережья

Морскую литораль и сушу роднит высокая непредсказуемость среды, ее контрастные изменения на протяжении короткого периода (смена погодных условий, фаз приливного цикла и связанные с этими событиями резкие колебания температуры, влажности и т.п.). В обоих биотопах значим такой лимитирующий для дигеней фактор, как высушивание, которого не переносят их свободноживущие личиночные стадии. Литораль по степени увлажненности значительно превышает сушу, осушение здесь только периодическое, во время отлива. Да и в это время на литорали остаются мелкие лужицы и крупные литоральные ванны, а под покровом обсохших водорослей сохраняется влажная среда. В то же время в прибрежной зоне велико воздействие гидродинамизма (приливные течения и микротечения, прибой), что также неблагоприятно для трансмиссии свободноживущих личинок. Не приходится удивляться, что для групп дигеней, циркулирующих в прибрежных и сухопутных экосистемах, отчетливо вычленяется основная эволюционная тенденция – максимально возможная автономизация от внешней среды.

Прежде всего, это проявляется в полном (суша) или практически полном (литораль) отсутствии видов со свободноживущими мирацидиями (см. обзоры: Галактионов 1993, 2016; Galaktionov 1996; Galaktionov and Dobrovolskij 2003). Собственно, формирование в ходе эволюции дигеней пассивного способа заражения хозяина и послужило преадаптацией к экспансии в сухопутные экосистемы и широкому освоению морского побережья. «Выход на сушу» совершенно независимо совершили два филогенетически далеко отстоящие друг от друга таксона – *Dicrocoelidae* и *Brachylaimoidea* (*Brachylaimidae*) (Рис. 2). У яиц этих дигеней сформировалась сложно устроенная

многослойная скорлупа, многократно повышающая устойчивость заключенных в нее мирацидиев к неблагоприятным факторам среды, включая высушивание и колебания температуры (Панин 1984; Соболева 1986). Защита церкарий от высыхания у *Dicrocoelidae* осуществляется двумя способами (Панин 1984). Церкарии ряда видов по выходу из дочерних спороцист проникают в легочную полость наземных моллюсков-хозяев, где собираются в компактные группы, которые обволакиваются слизью, формируя так называемые «сборные цисты» или «слизистые шары». Эти образования выводятся через дыхательное отверстие моллюска и приклеиваются к листьям и травинкам, где могут поедаться своими вторыми промежуточными хозяевами – насекомыми. Слизь защищает заключенных в нее личинок от высыхания. У другой группы видов *Dicrocoelidae* защитную функцию берет на себя дочерняя спороциста. У нее формируется утолщенная стенка тела, выстланная изнутри многослойными мембраноподобными структурами (так называемая «эндоциста»). Дочерняя спороциста со зрелыми церкариями обволакивается слизью и покидает моллюска. Слизь и эндоциста предохраняют церкарий от быстрого высыхания.

У некоторых видов *Brachylaimidae* еще сохраняется свободноживущая церкария. Эти личинки с сильно укороченным хвостом и выходят из своего хозяина – наземного моллюска – через дыхательное отверстие, когда моллюск находится во влажной среде. Личинки эти способны только к ползанию в слизи, выделяемой моллюском, и сохраняют жизнеспособность до ее высыхания (Соболева 1986). За это время они должны попасть в своего второго промежуточного хозяина, тоже наземного моллюска. У более подвинутых *Brachylaimoidea* (*Hasstilesiidae* и *Leucochloridiidae*) фаза свободной во внешней среде церкарии полностью утрачивается, а вместе с ней из цикла выпадает и второй промежуточный хозяин. Метацеркарии формируются в спороцистах, которые имеют модульную организацию и отличаются высокой плодовитостью (см. 1.1.). Это компенсирует снижение вероятности попадания личинок в окончательного хозяина, связанное с отсутствием широкой дисперсии вторым промежуточным хозяином. С той же целью развиваются и специфические адаптации, как у *Leucochloridium* spp. Отросток спороцисты этого паразита, на-

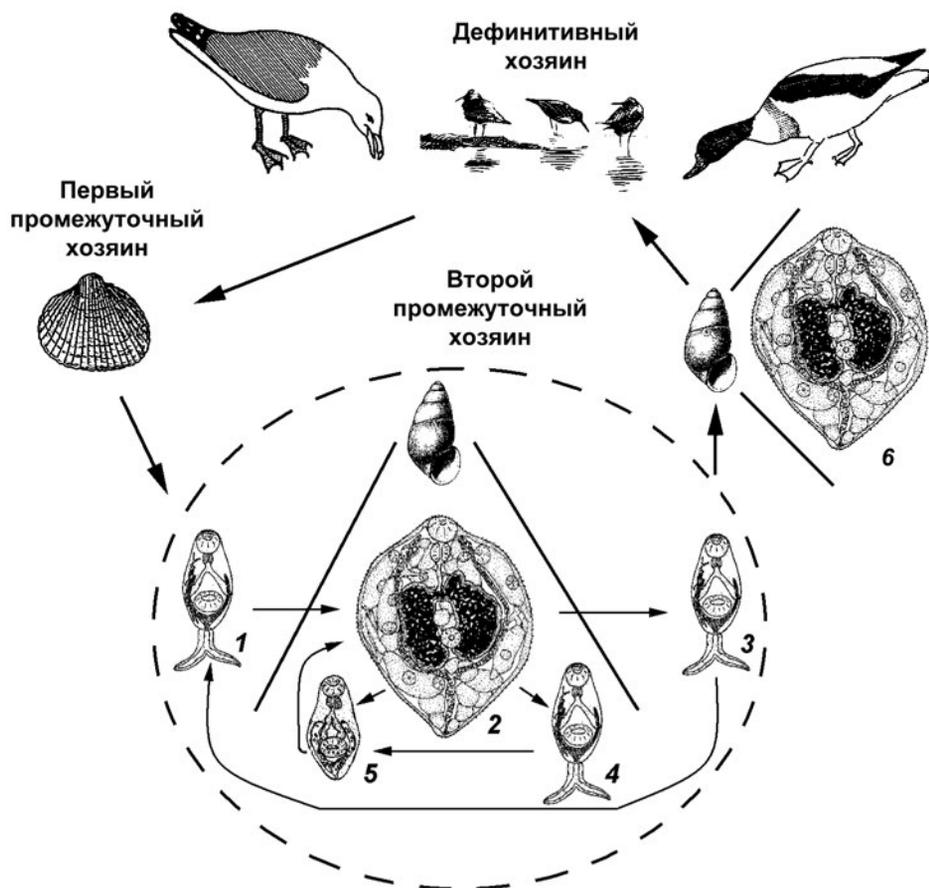
полненный метацеркариями, прорастает в щупальце моллюска-хозяина – наземных моллюсков *Succinea*. Он гипертрофирует щупальце, приобретает окраску и сокращается за счет работы собственной мускулатуры. Такое щупальце напоминает червя или червеобразную личинку насекомого и оказывается привлекательным для певчих птиц – окончательных хозяев *Leucochloridium* spp. Окрашенный и наполненный метацеркариями отросток спороцисты *Leucochloridium* spp. может также разрывать ткани щупальца и выходить наружу. Во внешней среде он продолжает сокращаться на протяжении до 40 мин, имитируя движения тех же червей или личинок насекомых (Ataev et al. 2016).

В морских прибрежных биотопах, где условия существования не столь жесткие по отношению к трансмиссии дигеней, большинство видов сохраняет свободноживущую церкарию, однако тенденция к ее выпадению из жизненного цикла прослеживается. Так, у целого ряда видов Microphallidae, вся эволюция которых тесно связана экосистемами морского побережья, церкарии не покидают моллюска-хозяина, а проходят в нем развитие до стадии инвазионной метацеркарии. Жизненные циклы таких микрофаллид практически автономны от внешней среды (автономные жизненные циклы), в которую выводятся только яйца с пассивно заражающим мирацидием. На побережье Франции соотношение таких видов и видов со свободноживущей церкарией в литоральных моллюсках *Hydrobia* spp. примерно 1:1 (Deblock 1980). Чем более экстремальными становятся условия существования, тем больше оказывается доля видов с автономным диксенным жизненным циклом. На побережье Исландии и Северной Норвегии в массовых литоральных моллюсках *Littorina* spp. триксенные и диксенные виды дигеней примерно равны по частоте встречаемости; последние начинают преобладать на южном побережье Баренцева моря, а на арктической литорали островов Вайгач и Новая Земля абсолютно доминируют (Galaktionov and Bustnes 1999; Skirnisson and Galaktionov 2002). Единственный обнаруженный в прибрежье арктического архипелага Земля Франца-Иосифа вид трематод – *Microphallus pseudopygmaeus* – принадлежит микрофаллидам группы «*pygmaeus*», обладающих автономным жизненным циклом (Галактионов и др. 1994; Галактионов 2016).

Однако в прибрежных экосистемах имеет место не только тенденция к сокращению путей циркуляции дигеней и их переходу к диксении, но и прямо противоположная. Именно здесь циркулируют виды *Parvatrema* spp. (Gymnophallidae), обладающие, пожалуй, наиболее сложным среди современных трематод типом жизненного цикла с фазой партеногенетического размножения на стадии метацеркарии (Галактионов 1996; Galaktionov et al. 2006; Galaktionov 2006, 2007) (см. 1.3.). При этом у видов *Cercaria falsicingula* I и *Parvatrema* sp. партеногенетическая метацеркария во втором промежуточном хозяине-моллюске (*Falsicingula* spp. у первого вида и *Lottia squalidae* у второго) производит церкарий, которые покидают его и могут заражать нового моллюска, в котором также развивается партеногенетическая метацеркария, производящая церкарий, и т.д. Таким образом, в жизненном цикле этих видов формируется вполне самостоятельный подцикл – «церкария–партеногенетическая метацеркария–церкария» (Рис. 5) (Galaktionov 2006, 2007). Только на определенном этапе (по-видимому, его наступление сезонно обусловлено) в партеногенетических метацеркариях формируются личинки, инвазионные для окончательных хозяев, – птиц. Подобное дополнительное «усиление паразитарного сигнала», несомненно, повышает шансы *Parvatrema* spp. на успешную трансмиссию и способствовало широкому распространению этих дигеней на побережьях Северной Пацифики и Северной Атлантики.

## 2.2. Экосистемы открытого моря

С экосистемами открытого моря связано много таксонов дигеней, паразитирующих в морских рыбах преимущественно в шельфовой зоне, – Opecioelidae, Fellodistomatidae, Vucephalidae, Acanthocolpidae, Lepocreadiidae, Faustulidae, Aporocotylidae, Zoogonidae и мн. др. (Gibson and Bray 1994; Cribb et al. 2001a). Обширные водные пространства с относительно стабильной средой диктуют иные адаптации жизненных циклов дигеней, чем те, что характерны для циркулирующих в прибрежье видов. Общая черта одна – отсутствие свободноживущего мирацидия (см. 1.2.). При таком масштабе пространства и разреженности поселений бентосных моллюсков шансы этой мелкой короткоживущей личинки найти и



**Рис. 5.** Жизненный цикл *Cercaria falsicingulae I* (Gymnophallidae) (по Galaktionov 2007, модифицировано). Потенциально самостоятельный подцикл – «церкария–партеногенетическая метацеркария–церкария» ограничен пунктирной линией. 1 – церкария, выделенная из первого промежуточного хозяина (бивальвии); 2 – партеногенетическая метацеркария (ПМ) в *Falsicingula*, производящая церкарий; 3 – церкария, произведенная ПМ и выделяемая из *Falsicingula*; 4 – церкария, произведенная ПМ и оставшаяся в моллюске-хозяине, где развивается в ПМ следующей генерации; 5 – молодая ПМ, развивающаяся из церкарии, произведенной ПМ предыдущей генерации и покинувшей материнскую особь, либо же проходящая в ней начальные этапы формирования; 6 – ПМ в *Falsicingula*, в которой развиваются метацеркарии, инвазионные для дефинитивного хозяина.

внедриться в первого промежуточного хозяина были бы минимальными.

Наиболее богато в морских и океанических экосистемах представлены Nemiugoidea – одна из крупнейших филогенетических линий дигеней (Рис. 2). Церкарии этих трематод приспособлены к длительному парению в толще воды (см. 1.2.) и заражают планктонных ракообразных – вторых промежуточных хозяев, однако вероятность поедания этих мелких рачков хищными рыбами, предпочитающими более крупную добычу, весьма мала. С этим связано включение в жизненные

циклы ряда гемиуроидей паратенических или транспортных хозяев, роль которых играют планктоноядные рыбы, хетогнаты и некоторые ракообразные (Кюе 1979). Специфичность этих трематод ко второму промежуточному и, особенно, к транспортным хозяевам невелика, что также благоприятно для трансмиссии, поскольку позволяет задействовать больше трофических путей, ведущих к окончательному хозяину. Паратенические хозяева отмечены не только для хемиуроидей, но и представителей других таксонов дигеней, циркулирующих в морских экосистемах,

таких, например, как Azygiidae (р. *Otodistomum*) (Bray and Cribb 2003). Таким образом, получает развитие тенденция, обратная той, которая наблюдается в прибрежных экосистемах, т. е. усложнение путей циркуляции за счет включения новых категорий хозяев. Процесс этот углубляется у ряда хемиуроидей, в жизненном цикле которых появляется интеркалярный хозяин, где формируется мезоцеркария (Mathews and Mathews 1988) (см. 1.3.). По-видимому, его появление связано с переносом некоторых этапов развития в исходно паратенического хозяина, который становится третьим промежуточным.

Таким образом, хемиуроидеи задействуют «трофический лифт» для передачи инвазионного начала вверх по ступеням трофической пирамиды, однако с верхнего ее уровня неизбежно следует падение вниз, в прямом смысле этого слова – на морское дно, поскольку яйцо должно попасть в бентического моллюска – первого промежуточного хозяина. Это препятствует представителям большинства Nemiuroidea использовать в качестве окончательных хозяев океанических пелагических рыб и выйти в своем распространении за пределы шельфа и материкового склона. Это ограничение удалось снять Didymozoida – пожалуй, наиболее широко распространенным и массовым дигенейм пелагических рыб (Поздняков 1996). Среди этих дигеней на долю шельфовых и нерито-океанических видов приходится ~27% и ~43% – океанических (Нигматуллин и др. 2016). Причину такого успеха в океанической пелагиали определили два основных фактора:

1) переход к использованию в качестве первых промежуточных хозяев пелагических гастропод – птеропод (Thecosomata) и гетеропод (Heteropoda);

2) широкая специфичность по отношению ко вторым промежуточным хозяевам и способность вовлекать в жизненный цикл большое число паратенических (транспортных) хозяев.

В роли последних могут выступать не только рыбы, но и кальмары, которые поедают вторых промежуточных хозяев, – планктонных беспозвоночных (Нигматуллин и Шухгалтер 2009; Нигматуллин и Галактионов 2012). Метациркарии в них не погибают, а мигрируют в полость тела, где сохраняются, по-видимому, длительное время (Нигматуллин и др. 2016). Таким образом, циркуляция океанических дидимозоид никак не связана с донными и придонными биотопами. Для

ее обеспечения эти дигеней широко используют трофические сети пелагиали открытого океана, причем не ограничиваются одним или несколькими путями трофической передачи, но задействуют широкий спектр трофических связей между обитателями этой зоны океана (Нигматуллин и Шухгалтер 2009). Этот процесс заходит у них настолько далеко, что, по-видимому, используется и для дисперсии яиц (Нигматуллин и др. 2016). Мариты дидимозоидей паразитируют в тканях рыб, а, значит, выход их яиц во внешнюю среду становится возможным только после гибели хозяина и мацерации его тканей. Не исключено, что дисперсия яиц этих трематод реализуется и при поедания зараженной рыбы (прижизненной или постморальной) крупными хищниками (акулами, марлинами и др.). Яйца в их кишечнике освобождаются от тканей хозяина, проходят интактными через пищеварительный тракт и попадают в воду.

### 2.3. Экосистемы пресных вод

Самой благоприятной стацией для циркуляции дигеней представляются водоемы пресных вод. Именно с ними связана трансмиссия большинства таксонов как Diplostomida, так и Plagiorchiiida. Условия для этого здесь гораздо более комфортные, чем в рассмотренных выше экосистемах, – относительная стабильность среды и мелководность, высокие концентрации животных и тесная связь с населением суши. Это снимает многие ограничения, которые накладывает существование в морских и сухопутных экосистемах, и предоставляет дополнительные возможности в плане экспансии на новых хозяев в том числе и на присутствие в жизненном цикле активно заражающего мирацидия. За немногими исключениями у всех видов дигеней с активно заражающим мирацидием роль первых промежуточных хозяев играют пресноводные моллюски. Хотя потенциал к дисперсии такого мирацидия невелик, но относительно спокойная (по сравнению с морским побережьем) гидродинамическая обстановка способствует реализации разнообразных поведенческих реакций для отыскания и заражения моллюска. В их числе – хемореакция, благодаря которой мирацидии распознают специфического моллюска-хозяина по исходящим от него химическим сигналам. Роль последних играют низкомолекулярные

соединения (гликопротеины >30 кДа), возможно, феромоны моллюсков (Haas 2003).

Однако в пресноводных бассейнах достигли своего расцвета и представители плагиорхидной линии (Plagiorchiidae, Telorchiidae, Pleurogenidae, Prostogonimidae, Lecithodendriidae и др.), для которых характерен пассивно заражающий мирацидий. Представители наиболее продвинутых таксонов этих дигеней здесь встречаются не менее часто, чем диплостомиидеи, или даже составляют большинство, в чем нетрудно убедиться, сопоставив число видов фуркоцеркарий (диплостомиидеи) и ксифидиоцеркарий (Xiphidiata) в конкретных водоемах. Например, в моллюсках дельты Волги обнаружены 22 вида фуркоцеркарий и 20 – ксифидиоцеркарий (Гинецинская и Добровольский 1962, 1965); в переднежаберном пресноводном моллюске *Melanopsis praemorsae* в Азербайджане – 5 и 23 соответственно (Манафов 2010). Морфологическое разнообразие церкарий и характерные для них стратегии поискового поведения, которые встречаются у пресноводных видов, охватывают практически весь спектр известных для дигеней. При этом видов, у которых в жизненном цикле утрачивается фаза свободноживущей церкарии, крайне мало. Подавляющее большинство ассоциированных с пресноводными бассейнами жизненных циклов – триксенные, если исключить вторично измененные, по-видимому, циклы шистосомоидей (см. 1.4.).

Циркуляция в условиях крупных пресноводных бассейнов в определенной степени сродни таковой в экосистемах открытого моря: и там, и здесь перед дигенейми встают сходные задачи – попасть в дефинитивного хозяина (хищника высокого трофического уровня) в условиях огромной пространственной и трофической разобщенности вовлеченных в цикл хозяев. Решение этой задачи у пресноводных диплостомиид и стригеид такое же, как и морских хемиуроидей (см. 1.2.). В жизненном цикле ряда видов принимают участие паратенические хозяева. Так, у *Neodiplostomum attenuatus*, дефинитивными хозяевами которого служат хищные птицы, первым промежуточным хозяином – моллюски *Planorbis* spp., а вторым – амфибии, в качестве паратенических хозяев зарегистрированы многие амфибии, рептилии, птицы и мелкие млекопитающие (Odening 1965). То же характерно и для видов *Strigea* и *Alaria*, у которых формируется особая стадия – мезоцеркария, кото-

рая способна аккумулироваться в широком круге паратенических хозяев (см. 1.3.). Именно от этих хозяев инвазия чаще всего и передается дефинитивным хозяевам (псовые, кошачьи и куньи), которые редко поедают амфибий – вторых промежуточных хозяев *Strigea* и *Alaria*. Жизненный цикл этих дигеней становится, таким образом, тетраксенным.

### 3. ВЕХИ НА ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ДИГЕНЕЙ

Вопрос о происхождении трематод остается до настоящего времени открытым, как и вопрос о предке паразитических плоских червей (Platyhelminthes: Neodermata), каковой для паразитологов, по образному выражению Литллууда и Вашенбаха (Littlewood and Waeschenbach 2015), сродни поиску знаменитой Чаши Грааля. Видимо, таким он и останется в обозримом будущем, поскольку следы самых ранних событий в эволюции Neodermata, как и плоских червей в целом, в палеонтологической летописи не сохранились (De Baets et al. 2015). Известные к настоящему времени наиболее древние находки неодермат представлены следами крючьев, предположительно моногеней и/или цестод, обнаруженных в фоссилизированных девонских челюстноротых, – плакодермах и акантодиях (в районе жабр и абдомена) (Upeniece 2001). Кроме того, в силурийских и девонских бивальвиях найдены фоссилизированные жемчужины и известковые конкреции, которые иные исследователи связывают со следами жизнедеятельности дигеней Gymnophallidae (см. обзор: Huntley and De Baets 2015). Действительно, метацеркарии современных Gymnophallidae вызывают подобные аномалии в раковинах бивальвий, однако их существование в палеозое сомнительно. Окончательными хозяевами Gymnophallidae служат кулики, которые известны с мела – верхнего эоцена. Это совпадает с первыми достоверными следами деятельности гимнофаллид на раковинах бивальвий (53.9 млн. лет назад) (Ruiz and Lindberg 1989; Huntley and De Baets 2015).

Самые древние яйца цестод зарегистрированы в копролитах акул, датируемых пермью–карбоном (~303.6 млн. лет назад) (Holz et al. 2010; Dentzien-Dias et al. 2013), а трематод и того позже – в копролитах наземных архозавров (тероподные динозавры и/или крокодилы) раннего

мела (~125.93 млн. лет назад) (Poinar and Boucot 2006). Поскольку во всех случаях речь идет о достаточно продвинутых неодерматах, то начальные этапы становление этого таксона и дивергенции основных его филетических линий следует отнести на более ранние эпохи, предположительно на кембрий–ордовик (Littlewood 2006). Следует отметить, что все обнаруживаемые ископаемые останки плоских червей относятся либо к их склеротизированным структурам (крючья, скорлупа яиц), либо к следам их деятельности (следы на раковинах бивальвий), но ни коем образом не проливают свет на облик и особенности морфологии древних представителей таксона.

### 3.1. Начальные этапы

Отсутствие достоверных палеонтологических данных заставляло до внедрения молекулярных методов при формулировании гипотез о происхождении трематод базироваться исключительно на анализе морфологических признаков и особенностей жизненных циклов этих червей. Большинство исследователей придерживалось той точки зрения, что Trematoda и Monogenea + Cestoda представляют собой две рано дивергировавшие ветви паразитических плоских червей. У трематод первичным хозяином были моллюски, в которых развивалась гермафродитная особь, перешедшая затем к партеногенезу (Гинецинская 1968; Pearson 1972; Gibson 1987). Предки моногеней были эктопаразитами рыб, и от них взяла начало ветвь, давшая впоследствии цестод. Monogenea и Cestoda объединяли в группу Sercomeromorpha, гомологизируя задний прикрепительный диск личинок и взрослых моногеней и церкомер церкоидов цестод (Быховский 1957). Несмотря на то, что эта гомология подвергалась критике (см., например, Гуляев 1996), термин Sercomeromorpha прочно укоренился в литературе.

Концепция первичности моллюсков в качестве хозяев трематод (концепция «mollusc first») выглядит привлекательной, в том числе и в связи с той особой ролью, которую этот хозяин играет в жизненных циклах современных трематод. При всех многообразных модификациях циклов дигеней, вплоть до гомоксении, моллюск, в котором развиваются генерации партенит, всегда в них присутствует [единственное исключение (явно вторичное) представляют Aporocotylidae] (Gibson

and Bray 1994; Poulin and Cribb 2002; Galaktionov and Dobrovolskij 2003). Кроме того, к моллюско-хозяину дигенеи (за немногими исключениями) демонстрируют узкую специфичность, нередко на уровне «вид моллюска–вид паразита» (см. обзоры: Gibson and Bray 1994; Cribb et al. 2001a). В то же время специфичность по отношению к окончательному и, особенно, ко второму промежуточному хозяину, как правило, весьма широка. В соответствии с классическим вторым правилом Мантера (см. Brooks and McLennan 1993), все это может рассматриваться как свидетельство древности коэволюционных связей трематод с моллюсками (Гинецинская 1968; Pearson 1972; Gibson 1987; Adamson and Caira 1994; Galaktionov and Dobrovolskij 2003) и, по крайней мере, однозначно указывает на ту неординарную роль в эволюции дигеней, которую сыграл этот хозяин.

Аргументация эта не может считаться свободной от критики, поскольку уровень специфичности зависит не только от длительности коэволюционных отношений в той или иной ассоциации «паразит–хозяин» (Adamson and Caira 1994). Брукс и Мак-Леннон (Brooks and McLennan 1993) показали, что специфичность может быть никак не связана с длительностью коэволюции. Подвергнув филогенетическому анализу несколько групп паразитов, они не обнаружили макроэволюционной регуляции характера их специфичности к хозяевам, однако анализ этот был выполнен только на моноксенных жизненных циклах. Филогенетический анализ уровней специфичности к разным хозяевам, вовлеченным в гетероксенный жизненный цикл, Брукс и Мак-Леннон (Brooks and McLennan 1993) не проводили.

Специфичность может быть обусловлена и степенью сложности этапа гетероксенного жизненного цикла, который приурочен к той или иной его фазе. Применительно к цестодам Ligulidae Дубинина (1953) установила, что узкая специфичность к хозяевам характерна для тех стадий жизненного цикла, на которых осуществляется интенсивный морфогенез. Среди дигеней узкой специфичностью по отношению ко второму промежуточному хозяину обладают метацеркарии сем. Microphallidae, которые претерпевают в нем сложные морфогенетические преобразования (Белопольская 1963; Галактионов 1991).

На фазе партенит проходит не только онтогенез одной особи – материнской спороцисты, а

имеет место смена нескольких партеногенетически размножающихся поколений. В моллюско-хозяине формируется группировка партенит, для которой характерен определенный демографический процесс (см. 1.1., Галактионов и др. 2014; Galaktinov et al. 2015). Это подразумевает тонкие механизмы взаимодействия партенит с моллюско-хозяином. Подтверждением этому могут служить паразитарная кастрация моллюска, которая рассматривается как способ управления ресурсами хозяина, а также современные данные по иммунобиологии ассоциаций «моллюск–партениты» (см. обзоры: Minchella 1985; Горбушин 2000; Lockyer et al. 2004; Poulin 2007; Loker 2010; Yoshino and Coustau 2011). Все это могло стать достаточным основанием для формирования узкой специфичности дигеней к первому промежуточному хозяину, что не исключает, а, скорее, подтверждает давнюю коэволюционную связь этих паразитов с моллюсками. Уместно вспомнить, что в сестринском дигенеем таксоне аспидогастрей специфичность к моллюскам, в которых проходит только онтогенез личинки (по крайней мере, у *Aspidogastreae*), очень широкая (Rohde 1994a). Так, вид *Aspidogaster conchicola* известен как из пресноводных гастропод, так и бивальвий.

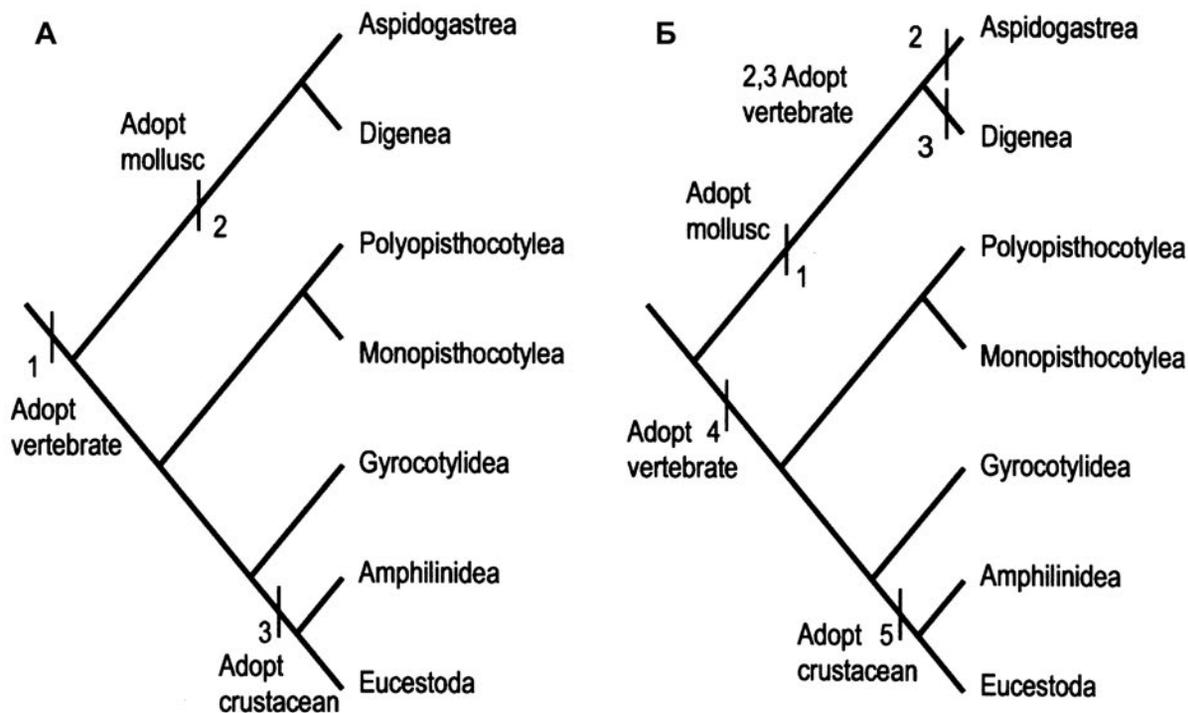
Развитие молекулярных методов и филогенетической систематики дало на рубеже двух последних тысячелетий мощный толчок к формированию новых гипотез о происхождении паразитизма у плоских червей (Blair et al. 1996; Littlewood et al. 1999a, 1999b, 2001; Cribb et al. 2001a, 2001b; 2003; Olson et al. 2003). Однозначно была подтверждена монофилия Neodermata и признано, что важнейшей аутопоморфией таксона является развитие тегумента («неодермиса») – наружного синцитиального слоя с погруженными ядродержащими частями клеток (цитонами). Формирование в эволюции плоских червей неодермиса стали связывать с переходом предка Neodermata к паразитизму на древних позвоночных, что могло иметь место на рубеже кембрия–ордовика (Littlewood 2006).

Постулирование позвоночных как первичного хозяина протонедермат (концепция «vertebrate first») определяется, исходя из принципа максимальной экономии (парасимонии): в этом случае приобретение таксонами Neodermata хозяев укладывается в «три шага» (позвоночные для общего предка, включение моллюсков в стволе

трематод и ракообразных в ветви Cestoda ствола Sercomeromorpha) (Рис. 6А). Если в соответствии с концепцией «mollusc first» принять, что для прототрематод первичным хозяином был моллюск, а для предка Sercomeromorpha – позвоночные, то «шагов» таких будет пять (Рис. 6Б) или четыре (Рис. 7Б). Заметим, что применение принципа паразимонии в подобной трактовке не вполне корректно, на что указывают, кстати, и такие апологеты концепции «vertebrate first», как Крибб с соавт. (Cribb et al. 2003). Действительно, никто не доказал, что живые организмы избирают «наиболее экономный» путь эволюции (Клюге 2000). При прочих равных путях «бритья Оккама» лежащая в основе принципа парасимонии, выбирает наиболее простой, однако если имеются весомые аргументы в пользу дополнительного шага, то уже этот путь следует рассматривать как максимально экономный, поскольку он менее сфальсифицирован. Именно поэтому трудно согласиться с тем тезисом, что принцип паразимонии безусловно поддерживает концепцию «vertebrate first».

Несмотря на это, в настоящее время концепция «vertebrate first» стала практически общепринятой (Olson et al. 2003; Cribb et al. 2001a; 2003; Littlewood 2006; Littlewood and Waeschenbach 2015; Laumer et al. 2015). Далеко не все в ней выглядит бесспорным. Прежде всего, это относится к формированию неодермиса–тегумента. У современных представителей Neodermata он выполняет функции покровной ткани, абсорбирует питательные вещества, взаимодействует с иммунной системой хозяина, обеспечивает инцистирование личинок и мн. др. (Smyth and Halton 1983; Галактионов и Добровольский 1998; Корнева 2007). Функции эти меняются на разных этапах онтогенеза паразитов (принцип хронополифункциональности), что обеспечивает им высокую пластичность и способность адаптироваться к самым разным средам. Достигается это благодаря тому, что на протяжении жизни червя цитоны, связанные с наружным синцитиальным слоем его тегумента, последовательно замещаются новыми, секреторными продуктами, которые необходимы на данном отрезке онтогенеза. Имеет место онтогенетическая смена состава клеток эпидермиса, что встречается у представителей целого ряда «Turbellaria» (Tyler and Tyler 1997; Tyler and Hooge 2004).

По мнению Тайлер и Тайлер (Tyler and Tyler 1997) именно на этой основе и сформировался

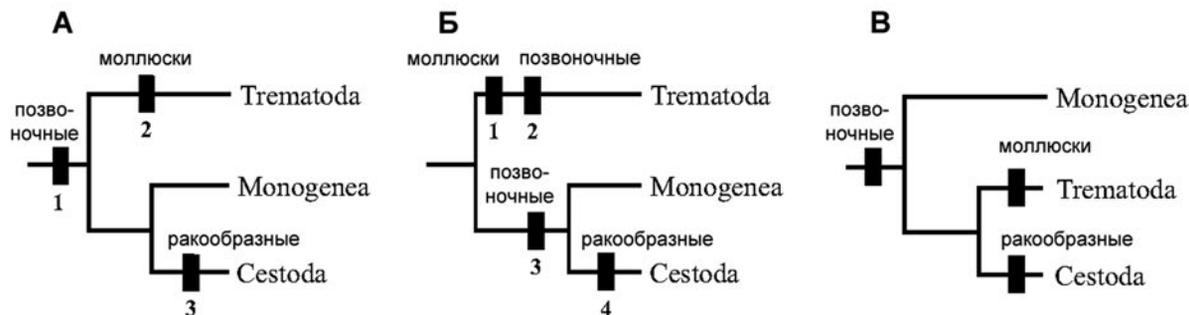


**Рис. 6.** Две интерпретации последовательности включения в жизненный цикл Neodermata хозяев (по Cribb et al. 2001a). А – сценарий «vertebrate first»; Б – сценарий «mollusc first» (пояснения в тексте).

«неодермис», а вот вопрос, на каком этапе эволюции это произошло, остается открытым. Сторонники концепции «vertebrate first», как указывалось выше, связывают это событие с переходом протонеодермат к паразитизму на позвоночных, однако, скорее, «неодермис» сформировался еще у свободноживущего предка Neodermata и послужил преадаптацией к паразитизму, как, например, кутикула нематод (Tyler and Tyler 1997; Галактионов и Добровольский 1998; Galaktionov and Dobrovolskij 2003; Tyler and Hooge 2004). Эти предковые свободноживущие формы, уже обладавшие тегументом, могли переходить к комменсальным и паразитическим отношениям со многими палеозойскими беспозвоночными. В дальнейшем выделились линии прототрематод (паразитизм у моллюсков) и протоцеркомероморф (эктопаразитизм на рыбах). Подобную возможность, кстати, не исключали и Литтлвуд с соавт. (Littlewood et al. 1999b; Littlewood and Donovan 2003), и этот вариант трактовки начальных этапов эволюции неодермат не противоречит концепции их монофилии (Galaktionov and Dobrovolskij 2003).

Косвенным подтверждением первичности формирования «неодермиса» в стволе протонеодермат по отношению к переходу этих червей к паразитизму могут служить симбиотические турбеллярии. Их насчитывается порядка 300 видов, которые спорадически встречаются среди разных таксонов – Catenulida, Macrostromorpha, Lecithoepitheliata и Temnocephalida (Rohde 1994b; Littlewood 2006). Все они, за исключением большинства Temnocephalida, сохраняют ресничные покровы, а их малочисленность говорит сама за себя. У темноцефалид, которых насчитывается порядка 100 видов, покровы представляют собой мозаику синцитиальных пластин, иногда чередующихся с ресничными участками, что существенно отличается от тегумента неодермат (Cannon and Joffe 1991). Становление неодермиса дало мощный импульс к развитию симбиотических отношений с представителями разных групп животных (как позвоночных, так и беспозвоночных), что и привело к биологическому прогрессу Neodermata.

Относительно характера паразитизма предковых Neodermata в рамках гипотезы «vertebrate



**Рис. 7.** Разные интерпретации вовлечения хозяев в жизненные циклы Neodermata (по Park et al. 2007, с изменениями). Последовательность вовлечения хозяев в жизненные циклы трех основных групп Neodermata отображают цифры. А – сценарий «vertebrate first», подразумевающий эндопаразитизм протонеодермат; Б – сценарий «mollusc first»; В – модифицированный сценарий «vertebrate first» (пояснения в тексте).

first» далеко не все представляется однозначным. Литтлвуд с соавт. (Littlewood et al. 1999b, 2001) считают, что протонеодерматы сначала были эндопаразитами позвоночных (Рис. 7А). Подобное предположение сделано опять же, исходя из принципа максимальной экономии, – эндопаразитизм присущ всем паразитическим плоским червям, исключая многих Monogenea (Littlewood et al. 1999b, 2001). Заметим, что поскольку все моногенеи Monoopisthocotylea и многие Polyopisthocotylea – эктопаразиты, приходится допустить их переход от эндо- к эктопаразитизму. Это достаточно сложно представить, и встречается такой переход у паразитов редко, в то время как путь от экто- к эндопаразитизму прошли многие таксоны, от протистов до насекомых (Догель 1949; Шульман и Добровольский 1977; Балашов 2009).

Поэтому среди разновидностей интерпретаций путей становления неодермат в соответствии с гипотезой «vertebrate first» более реалистичной выглядит точка зрения Парка с соавторами (Park et al. 2007). Они предложили свой вариант филогении Neodermata, построенной на основе анализа 12 митохондриальных генов. В этой филогении Cestoda и Trematoda оказались сестринскими таксонами, Monogenea занимают базальное по отношению к ним положение (Рис 7В). Такое ветвление получило поддержку в большинстве последних молекулярных исследований, выполненных на основе анализа последовательностей рибосомальных (Lockyer et al. 2003a) и митохондриальных генов (Perkins et al. 2010) и транскриптомов (Egger et al. 2015). В таком случае предполагается, что первоначально к эктопарази-

тизму на позвоночных перешли протомоногенеи. Затем в одной из ветвей предковых моногеней (по-видимому, в линии Polyopisthocotylea) произошел переход к эндопаразитизму, после чего вставился промежуточный хозяин – моллюски у прототрематод и ракообразные – у протоцестод (Park et al. 2007; Littlewood 2006; Littlewood and Waeschenbach 2015).

Следует отметить, что пока что не найдено ни одной синапоморфии, которая бы поддерживала кладу Trematoda + Cestoda (Laumer et al. 2015). Корнакова и Пугачев (2009) предлагают рассматривать в качестве таковой дорзальную ориентацию вагины (Лауреров канал у трематод), характерную для Gyrocotylida, с которыми связывают происхождение цестод, и Trematoda. В то же время эти авторы (Корнакова и Пугачев 2009) отмечают, что дорзальная ориентация вагины спорадически встречается у некоторых турбеллярий и моногеней. У цестод же ее ориентация сильно варьирует. У монозоичных Amphilinidae она открывается вентрально (если не раздваивается на конце), то же – у Cariophilidae, вентро-латерально – у Трупаногинча и латерально – у других полизоичных цестод (Khalil et al. 1994). Поэтому вряд ли столь мозаично распространенное состояние признака можно рассматривать в качестве синапоморфии клады Trematoda + Cestoda.

В ряде исследований по молекулярной филогении Neodermata последних лет получила подтверждение точка зрения Юзе и Комба (Euzet and Combes 2003), основанная на анализе морфологических признаков, о полифилетичности Monogenea (Mollaret et al. 1997; Olson and

Ткач 2005; Olson et al. 2008 и др.). Согласно этим авторам, моногении представлены двумя монофилетическими линиями – Monopisthocotylea и Plyopisthocotylea, эволюировавшими независимо друг от друга. Такое деление моногений было получено и Перкинс с соавт. (Perkins et al. 2010) в результате анализа митохондриального генома. На предложенном Перкинс с соавт. филогенетическом древе, построенном на основе анализа 12 кодирующих белки митохондриальных генов, единственный вовлеченный в анализ представитель Polyopisthocotylea – вид *Microcotyle sebastis* – оказался сестринским таксоном по отношению к Cestoda + Trematoda (Рис. 8).

Основываясь на этом, Перкинс с соавт. (Perkins et al. 2010) предположили, что свободноживущий предок неодермат вначале перешел к эктопаразитизму на рыбах и дал начало Monopisthocotylea. Следующим шагом на пути эволюции стал переход от присущего Monopisthocotylea питания эпителием к питанию кровью хозяина, характерному для Plyopisthocotylea. Это и обусловило дивергенцию двух линий моногений и сопровождалось рядом морфофункциональных перестроек (Euzet and Combes 2003). Затем полиопистхотилейный предок дал начало линиям, приведшим к формированию цестод и трематод, которые рассматриваются как сестринские таксоны. Перкинс с соавт. (Perkins et al. 2010) считают питание кровью, присущее Plyopisthocotylea, исходным типом питания для дигеней и в качестве одного из доказательств указывают, что Schistosomatoidea (Aporocotylidae, Spirorchidae и Schistosomatidae) – базальный в соответствии с филогенией Олсона и др. (Olson et al. 2003) таксон этих червей – представлены преимущественно кровепаразитами на стадии мариты.

С такой точкой зрения трудно согласиться, поскольку кровепаразитов нет среди Aspidogastrea (этот таксон не был включен в анализ Перкинс с соавт. (Perkins et al. 2010)), а среди Digenea основная масса видов представлена кишечными и (несколько реже) тканевыми (но не кровяными) паразитами. Кишечный паразитизм рассматривается для дигеней как плезиоморфия (Cribb et al. 2002). При этом первичным типом питания, который сохранили наиболее архаичные таксоны современных трематод, была, по-видимому, гистиофагия в виде питания клетками кишечного эпителия хозяев (см. обзоры: Smyth and Halton 1983; Galaktionov and Dobrovolskij 2003). Кро-

вепаразитизм – явно вторичное приобретение Schistosomatoidea, что могло быть обусловлено вторичным сокращением их жизненных циклов или даже послужило тому причиной (см. 1.4.). Что же касается цестод, то среди всех представителей «цестодной» линии неодермат (Gyrocotylidae, Amphilinidae и Eucestoda) кровепаразитизм отсутствует – это высоко специализированные кишечные паразиты с абсорбционным типом питания через покровы.

В одной из последних опубликованных работ по филогении плоских червей (Laumer et al. 2015), которая базируется на анализе сиквенсов сотен генов (метод «RNA sequencing»), ее авторы по сути вернулись к той топологии филогенетического древа неодермат, которая существовала до «молекулярной эпохи». Они не выявили полифилию Monogenea и подтвердили группу Cercaromorpha (Monogenea + Cestoda) как сестринский Trematoda таксон. Кроме того, Ломеру с соавторами (Laumer et al. 2015) удалось выявить сестринскую по отношению к Neodermata группу свободноживущих турбеллярий – Bothrioplanida. Последнее было параллельно показано и при анализе транскриптомов нескольких плоских червей (Egger et al. 2015). На близость же Bothrioplanida к Neodermata указывает и ряд морфологических признаков (Корнакова 2012).

Использованный Ломером с соавт. (Laumer et al. 2015) мощный молекулярный подход и обнаружение сестринской Neodermata группы турбеллярий повышает доверие к сгенерированной ими филогении плоских червей. Однако, подводя итог дискуссии о начальных этапах эволюции неодермат, я разделяю ранее высказанное мнение Олсона и Ткача (Olson and Tkach 2005), которые отмечали, что на сегодняшний день только монофилию неодермат можно признать доказанной. Что же касается взаимоотношений между составляющими их основными линиями, то они пока что остаются спорными и не разрешаются однозначно используемыми молекулярными методами. Подтверждением этому могут служить две упомянутые выше практически одновременно опубликованные работы, в одной из которых взаимоположение таксонов паразитических плоских червей обосновывается как (Monogenea + (Trematoda + Cestoda)) (Egger et al. 2015), а в другой – ((Cestoda + Monogenea) + Trematoda) (Laumer et al. 2015).

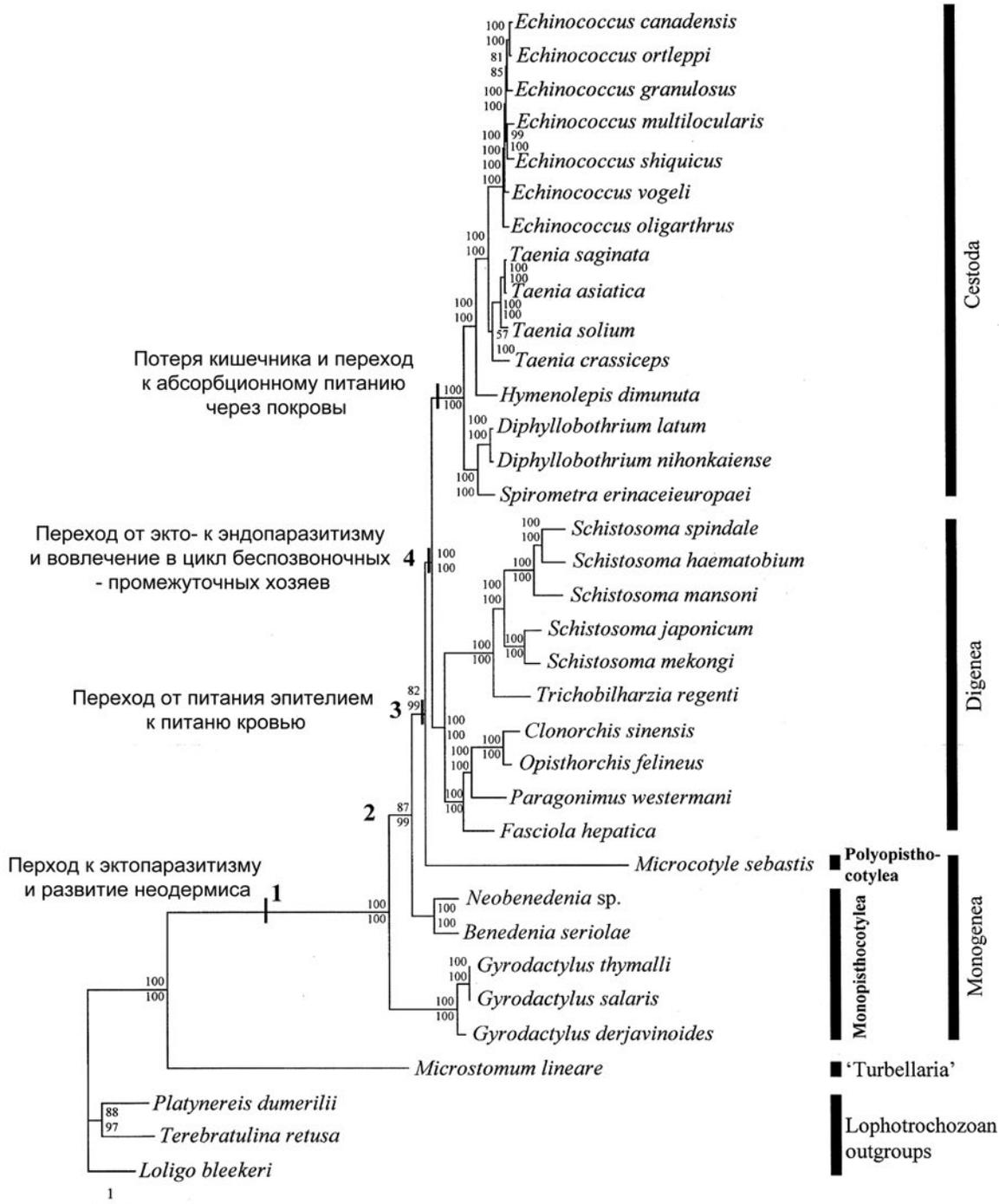


Рис. 8. Филогения Platyhelminthes, построенная на основе анализа 12 кодирующих протеины генов митохондриальных геномов (по Perkins et al. 2010, с изменениями). 1-4 – основные узлы филогении Neodermata (пояснения в тексте).

### 3.2. Первичная диксения дигеней

Исходя из упомянутого в предыдущем разделе филогенетического подхода, основанного на принципе максимальной экономии, следует признать, что в стволе трематод двуххозяинный жизненный цикл «моллюск–моллюсковые рыбы» сформировался до его разделения на ветви, ведущие к *Aspidogastrea* и *Digenea* (см., однако, 3.3., относительно становления диксении у *Diplostomida*). Одной из возможных причин диверсификации *Trematoda* могла стать специализация предковых *Aspidogastrea* к *Chondrichthyes*, а предковых *Digenea* – к появившимся в девоне *Osteichthyes* (Brooks 1989; Cribb et al. 2001a; Littlewood 2006). К такой трактовке приводит анализ современных связей трематод с разными группами позвоночных. Дигенеи приурочены преимущественно к костистым рыбам и тетраподам, и только виды сем. *Ptychogonimidae* (*Hemiuroidea*) и отдельные представители некоторых других семейств, таких как *Vucephalidae*, *Derogenidae*, *Hemiuridae*, *Oreocoelidae* и др., паразитируют у хрящевых рыб, тогда как последние служат хозяевами для аспидогастрей сем. *Rugogastriidae*, *Stichocotylidae* и *Multicalycidae* (Rohde 2001; Cribb et al. 2001a; Bray and Cribb 2003).

При всей кажущейся логичности такого сценария сопоставление жизненных циклов современных аспидогастреей и дигеней сразу приводит к появлению целого ряда вопросов. Что могло послужить стимулом в ветви, ведущей к дигеней, к переходу развивающейся в моллюске личинки к партеногенезу с последующим формированием нескольких генераций партенит? Второй, одновременно возникающий вопрос: что стало причиной появления церкарии – свободноживущей личинки, которая сформировалась в жизненном цикле протодигеней *de novo* и стала их аутопоморфией?

Формирование в эволюции дигеней партенит и церкарий подробно рассматривалось в рамках концепции «mollusc first» (Stunkard 1959; Jamieson 1966; Гинецинская 1968; Pearson 1972; Gibson 1987). К партеногенезу могли переходить половозрелые гермафродитные особи протодигеней, паразитировавшие или еще находившиеся в комменсальных отношениях с моллюсками (James and Bowers 1967; Galaktionov and Dobrovolskij 2003). На это указывает наличие у всех партенит ха-

рактерного органа размножения – герминальной массы (см. 1.1.). Ее гомология с яичником (гермафродитной особи сомнений не вызывает (Dobrovolskij and Ataev 2003; Galaktionov and Dobrovolskij 2003). У современных дигеней есть пример перехода к партеногенезу на стадии метацеркарии, каковой демонстрируют некоторые представители рода *Parvatrema* (*Gymnophallidae*) (James 1964; Galaktionov et al. 2006; Galaktionov 2007) (см. 1.3.). У партеногенетических метацеркарий этих дигеней аналога герминальной массы нет, поскольку к размножению они переходят практически на церкарной стадии, когда у личинок нет еще сформированных гонад. Стволовые клетки недифференцированного полового зачатка у партеногенетических метацеркарий дают начало генеративным клеткам, которые приступают к дроблению (Irwin et al. 2003). Признание первичной диксении у прототрематод, таким образом, влечет за собой и признание того, что личинки протодигеней, в отличие от протоаспидогастрей, по какой-то причине стали достигать в моллюске половозрелого состояния, а затем перешли к партеногенезу.

Современные *Parvatrema* с партеногенетическими метацеркариями дают нам некоторое представление о возможной первичной локализации протодигеней – экстрапаллиальная полость моллюсков, т. е. пространство между раковиной и мантией. Здесь создаются благоприятные условия для первичного симбиоза (комменсализм) с моллюском – защита от внешней среды, достаток пищи (бактерии, слущивающийся мантийный эпителий, попадающий в экстрапаллиальную полость детрит) и отсутствие иммунных реакций со стороны хозяина. Обитание в столь комфортных условиях могло послужить стимулом у гермафродитных протодигеней для перехода к партеногенезу, а в дальнейшем – и к формированию нескольких генераций партенит, что имеет место у партеногенетических метацеркарий *Parvatrema*. Как описывалось в разделе 1.3, партеногенетические метацеркарии разных видов *Parvatrema* демонстрируют целый ряд переходов от комменсализма в экстрапаллиальной полости до эндопаразитизма в органах висцерального мешка моллюска-хозяина. Не исключено, что сходный путь прошли и протодигенеи.

Появление в жизненном цикле протодигеней церкарии тоже не относится к числу легких для

объяснения. Согласно Гинецинской (1968) в однохозяйном цикле протодигеней на этапе освоения ими моллюска–первичного хозяина имело место чередование паразитического и свободноживущего поколений. При этом оба они были представлены гермафродитными особями. В дальнейшем паразитирующее в моллюске поколение перешло к партеногенезу. Партениты производили яйца, которые попадали во внешнюю среду; из них вылуплялась личинка, которая затем превращалась в свободноживущую гермафродитную особь. Затем партениты перешли к живорождению, и в них стали не формироваться яйца, а развиваться личинки. Они-то и выходили во внешнюю среду и преобразовались в ходе последующей эволюции в церкарий. Свободноживущие особи гермафродитного поколения могли заглатываться мелкими Teleostomi, постепенно они стали кишечными паразитами и превратились в марит. Критическими пунктами в этом сценарии представляется наличие свободноживущего гермафродитного поколения и его последующий переход к эндопаразитизму. Необходимость сохранения гермафродитных особей могла быть обусловлена появлением партеногенетических поколений, массово отрождающих генетически однородное потомство. В таком случае сохранение амфимиксиса у одного из поколений становится гарантией от инбридинга (Galaktionov and Dobrovolskij 2003).

Несколько отличающийся от вышеизложенного сценарий эволюции трематод предложил Гибсон (Gibson 1987), основываясь на анализе морфологических признаков и жизненных циклов современных дигеней. Он предположил, что после вовлечения в жизненный цикл прототрематод моллюска, аспидогастреи дивергировали раньше дигеней. Оба таксона приобрели позвоночного хозяина независимо и в разное время (аспидогастреи раньше), но и в том, и в другом случае это были моллюскоядные рыбы (*Chondrichthyes* у аспидогастрей и *Teleostei* у дигеней). У протодигеней рыбы заглатывали моллюска с развивавшейся в нем гермафродитной особью (будущей маритой), которая постепенно адаптировалась к паразитированию в кишечнике рыбы. Из производимых ею яиц вылуплялись подобные мирацидию личинки, которые попадали в моллюска. Из личинки вырастала взрослая особь, которая постепенно перешла к живорождению. В этой особи развивалось много ювенильных

марит, что существенно повышало успех трансмиссии, поскольку вместо одной мариты в рыбу попадало сразу несколько. Эти ювенилии стали выходить из моллюска и дали начало церкарии. Почему они стали это делать, остается необъясненным, и подобрать правдоподобный сценарий для этого события непросто. В схеме событий по Гинецинской (1968) это определялось тем, что существовало свободноживущее гермафродитное поколение, личинками которого и были прототрематоды.

Если принять, что диксенный цикл был присущ общему предку аспидогастрей и дигеней (со всеми вытекающими из этого неясностями – см. выше в настоящем разделе), то, начиная с этого момента, дальнейший ход эволюции дигеней может быть интерпретирован по Гибсону (Gibson 1987), но уже в рамках концепции «vertebrate first». Поэтому ряд сторонников этой концепции (Cribb et al. 2001a) частично принимает предложенный Гибсоном сценарий как возможный вариант эволюции дигеней на основе первичного диксенного цикла (Cribb et al. 2001a). При этом Крибб с соавт. (Cribb et al. 2001a) отмечают, что трактовка появления церкарии в рамках этой концепции остается проблемой, которая достаточно легко преодолевается в рамках гипотезы «mollusc first».

Справедливости ради отметим, что сценарий, предложенный Гинецинской (1968), видимо, остался для участников дискуссии неизвестным (ссылки на эту работу отсутствуют), хотя английский перевод ее монография, в которой он изложен, издан в 1988 г. (Ginetsinskaya 1988). Какой бы точки зрения на формирование церкарии в цикле дигеней ни придерживаться [подробнее этот вопрос охарактеризован в Dobrovolskij and Galaktionov (2003) и Galaktionov and Dobrovolskij (2003)], нет сомнений в том, что ее приобретение стало второй (после становления партенит) важнейшей вехой на пути эволюции дигеней. С появлением церкарии принципиально увеличились возможности дигеней к дисперсии, топической, географической и гостальной радиации (см. 1.2. и 2.1.).

### 3.3. Появление второго промежуточного хозяина

В чем сходятся практически все исследователи, пытающиеся воссоздать эволюцию жизненных циклов дигеней, так это в том, что появление в цикл второго промежуточного хозяина – суть

позднее приобретение, и произошло оно на базе диксенного цикла со свободной во внешней среде церкариеподобной личинкой (Гинецинская 1968; Pearson 1972; Gibson 1987; Cribb et al. 2001a, b, 2003; Dobrovolskij and Galaktionov 2003; Galaktionov and Dobrovolskij 2003). Сценарии дальнейших событий предлагаются разные (Cribb et al. 2003), но не вызывает сомнения, что, по крайней мере, у *Diplosotomida* и *Plagiorchiida* процесс этот происходил независимо (Cribb et al. 2003; Dobrovolskij and Galaktionov 2003).

Для всех современных *Diplosotomoidae* и *Schistosomatoidea* характерна активная пенетрация церкарией второго промежуточного хозяина (позвоночного животного) и отсутствие у метацеркарии сложной многослойной цисты (Галактионов и Добровольский 1998). Соответственно, у церкарии нет цистогенных желез (специализированные цитоны тегумента), характерных для большинства личинок плагиорхийд. Ясности в возможной последовательности событий, которая привела к появлению у диплостомиидей второго промежуточного хозяина нет (см. дискуссию в Cribb et al. 2003). Согласно развиваемой Криббом с соавт. (Cribb et al. 2003) гипотезе, современный второй промежуточный хозяин некогда был окончательным, в которого активно внедрялись церкариеподобные личинки. Затем над ним «надстроился» современный дефинитивный хозяин – хищник, в рацион питания которого входил первичный дефинитивный хозяин. Постепенно в этого хищника перенеслись заключительные этапы морфогенеза мариты (маритогония), а в ставшем вторым промежуточным (первично дефинитивном) хозяине стали проходить только его более ранние этапы – собственно морфогенез метацеркарии. Этот сценарий предполагает, что вторичный дефинитивный хозяин независимо включался в жизненный цикл у *Diplostomoidea* и *Clinostomidae* (*Schistosomatoidea*) (Рис. 2).

Появление подобной трактовки связано с попыткой объяснить тот факт, что среди окончательных хозяев современных *Diplostomoidea* и *Clinostomidae* нет водных позвоночных, только наземные млекопитающие и птицы. В то же время *Aporocotylidae* и *Spirorchiidae* (*Schistosomatoidea*) – кровепаразиты рыб и водных черепах, т. е. животных, формирование которых происходило на более ранних этапах эволюции позвоночных. Виды *Schistosomatidae* заражают

преимущественно наземных млекопитающих и птиц (редко – рептилий), но которые регулярно появляются в водоемах, где и происходит их инвазирование.

Все представители базального по отношению к *Diplosotomoidae* и *Schistosomatoidea* таксона *Brachylaimoidea* (Рис. 2) – паразиты наземных позвоночных, и только циклы представителей *Leucochloridiomorphidae* связаны с водной средой. У них сохранилась свободноплавающая церкария, которая проникает в водных же моллюсков, где и достигает инвазионного состояния. У всех же остальных *Brachylaimoidea* роль первого промежуточного, а при наличии (у *Brachylaimidae*) и второго промежуточного хозяев играют наземные моллюски (см. 2.1.). Крибб с соавт. (Cribb et al. 2003) предполагают, что первичными дефинитивными хозяевами этих дигеней были моллюски (современные вторые промежуточные хозяева), затем произошла «надстройка» нового хозяина – моллюскоядного хищника (тетраподы), который и стал затем дефинитивным хозяином.

Авторы вышеприведенной гипотезы становления жизненных циклов *Diplosotomida* сами признают ее уязвимость и приводят три трудных (для объяснения в ее рамках) аспекта (Cribb et al. 2003). Достаточно сложно представить первичность моллюска в качестве дефинитивного хозяина *Brachylaimoidea*, учитывая, что у всех остальных дигеней эту роль играют позвоночные. Необходимо предположить и то, что у общего предка *Diplostomoidea* и *Schistosomatoidea* ювенильная стадия (протоцеркария) активно проникала в ткани позвоночного хозяина, достигала там половозрелости, а произведенные ею яйца каким-то образом выводились наружу. Однако никаких следов такого цикла не осталось. Опять же, если диксенный жизненный цикл кровепаразитических дигеней (сходных с современными *Aporocotylidae*) стал триксенным, то почему среди современных дефинитивных хозяев *Diplostomoidea* и *Clinostomidae* нет рыб?

Любопытно отметить, что, формулируя свою гипотезу, авторы (Cribb et al. 2003), вопреки своим собственным представлениям о первичности диксенции у общего предка *Trematoda*, исходят из первичной моноксенции протодигеней, т. е. по сути встают на точку зрения гипотезы «mollusc first». В противном случае остается признать, что первичный дефинитивный хозяин протодигеней

исчез (вымер?), цикл вторично стал моноксенным с одним моллюском-хозяином, а затем уже пошли процессы в рамках сценария Крибба с соавт. (Cribb et al. 2003). Такой ход событий никак не выглядит максимально экономным, но он допустим.

Возможный альтернативный сценарий также не лишен «узких» мест, и здесь не обойтись без предположения о раннем замещении первичных дефинитивных хозяев (каких-то древних Teleostomi) тетраподами, причем в рамках как гипотезы «vertebrate first», так и «mollusc first». В ходе формирования триксенного жизненного цикла Diplostomoidea и Schistosomatoidea церкариеподобные личинки могли первоначально оседать на мелких рыбах, которыми питались более крупные хищники. Личинки первоначально забирались под чешую или в связанные с внешней средой полости тела, затем стали проникать в покровные ткани. В данном случае второй промежуточный хозяин «вставился» в первично диксенный цикл, что способствовало интенсификации трофической трансмиссии паразитов и сделало возможным переход к использованию в качестве дефинитивных хозяев наземных рыбадных тетрапод.

Присущий кровепаразитическим Schistosomatoidea диксенный жизненный цикл в таком случае возник вторично на базе триксенного (La Rue 1957; Shoop 1988; Combes 1991b; Галактионов и Добровольский 1998). В линии Aporocotylidae, Spirorchiiidae и Schistosomatidae церкария стала претерпевать прогенетическое развитие в крови второго промежуточного хозяина. На высокую вероятность подобного хода событий указывает, в том числе, способ заражения дефинитивного хозяина, присущий современным шистосоматоидеям – активная перкутанная пенетрация. Таким образом осуществляется заражение второго промежуточного хозяина у многих дигеней, включая и сестринский Aporocotylidae таксон Clinostomidae, но никогда не дефинитивного хозяина. Переход от паразитизма личинки в покровных тканях и мускулатуре второго промежуточного хозяина к кровепаразитизму не выглядит фантастичным. При освоении такой богатой мономерами среды, как кровь позвоночных, отпала необходимость в дополнительной энергетической подкачке на фазе мариты. Кроме того, активность позвоночного второго промежуточного хозяина вполне обеспечивала дисперсию паразитов. В конечном итоге углубление адаптаций к питанию кровью привело

к утрате дефинитивного хозяина (как альтернатива он мог вымереть в ходе того же К-Т-перехода или ранее), а его роль стал играть второй промежуточный хозяин, в котором на основе прогенеза стала формироваться половозрелая особь.

Если не рассматривать моллюсков как первичных дефинитивных хозяев Brachylaimoidea – таксона, который позиционируется как базальный среди диплостомид (Cribb et al. 2003) (Рис. 2), то остается предположить, что у них так же, как и у Diplostomoidea и Schistosomatoidea, первичный дефинитивный хозяин был утрачен и его впоследствии полностью заменили наземные тетраподы. Современные вторые промежуточные хозяева брахилаймоидей – моллюски – включились в диксенный цикл предковых форм этого таксона, по видимому, до этого замещения. На это указывают жизненные циклы Leucochloridiomorpha, в которых роль вторых промежуточных хозяев играют пресноводные ценогастроподы Viviparidae. Заметим, что во второго промежуточного хозяина церкарии Leucochloridiomorpha и Brachylaimidae проникают через наружные отверстия (половое отверстие, мочевой пузырь) или через мантию и локализируются в полости этих органов или в различных участках гомоцеля (перикард, почки). Это, скорее, напоминает начальные этапы освоения хозяина, сходные до определенной степени с наблюдаемыми у личинок эхиностомаитид (см. ниже). Если бы моллюски были первичными дефинитивными хозяевами брахилаймоидей, то следовало бы ожидать большую специализацию к проникновению и существованию в них паразитов.

Некоторое представление о первичном диксенном цикле и путях вовлечения в него второго промежуточного хозяина дают нам современные представители Bevisculidae и Azygiidae (Gibson 1987; Галактионов и Добровольский 1998). Эти семейства входят в группу базальных таксонов дигеней, хотя и обладают многими чертами весьма глубокой специализации (Gibson 1987; Galaktionov and Dobrovolskij 2003), в том числе и в строении их цистицеркных церкарий, которые реализуют стратегию подражания добычи (миметизм) (см. 1.2.). Окончательными хозяевами многих Azygiidae служат хищные костистые рыбы и элазобранхии. Неполовозрелых марит обнаруживают в мелких рыбах, которые охотно заглатывают миметирующих крупных церкарий.

Не исключено, что именно эти рыбы и были первичными хозяевами азигий, а крупные хищники «надстроились» позднее. Попадавшие в них вместе с пищей марины стали выживать и размножаться в новом хозяине, тогда как прежний дефинитивный хозяин превратился во второго промежуточного.

В противоречие с этой трактовкой вступает тот факт, что у хорошо изученной *Azygia lucii* цикл может проходить как с участием мелких поедающих церкарий рыб, так и напрямую, при поедании церкарий молодью щуки или лосося (Odening 1976). При этом в мелких рыбах может проходить некоторое развитие заглоченных ими церкарий. Однако оно не останавливается на какой-то определенной стадии, что характерно для метацеркарии во втором промежуточном хозяине. Поэтому мелкие рыбы, скорее, служат паратеническими хозяевами азигий, а их включение в жизненный цикл происходило путем вставки. Как паратенических хозяев расценивают и рыб, в которых обнаруживают ювенильных маринов видов р. *Otodistomum* (Azygiidae), дефинитивными хозяевами которых служат элазмобранхии (Bray and Cribb 2003). Таким образом, вовлечение второго промежуточного хозяина в жизненный цикл Azygiidae, скорее всего, происходило путем «вставки».

Этот путь однозначно стал генеральным при формировании триксенного жизненного цикла у дигеней плагиорхийной ветви (Cribb et al. 2003; Dobrovolskij and Galaktionov 2003). Последовательные этапы этого процесса иллюстрируют представители современных таксонов плагиорхий. У видов сем. Fasciolidae, Philophthalmidae, Paramphistomatidae, Pronocephalidae, Notocotylidae и др. церкарии по выходу из моллюска-хозяина инцистируются на поверхности подводного субстрата. При этом для ряда видов показана возможность селекции субстратов инцистирования – выбирается тот субстрат, который с наибольшей вероятностью может быть заглочен окончательным хозяином: это листовые пластины травянистых растений, поверхность тела водных беспозвоночных и т.п. Церкарии некоторых Pronocephalidae инцистируются под крышечкой моллюска-хозяина или на внутренней стороне раковины под мантией (Подлипаев 1976).

У представителей обширного семейства Echinostomatidae наблюдается полная гамма переходных форм от инцистирования во внешней среде,

через инцистирование в связанных с внешней средой полостях в теле животного (например, в жаберной полости рыб) и вплоть до перкутанного проникновения в хозяина и инцистирования в его тканях. Именно инцистирование в тканях второго промежуточного хозяина и характерно для всех продвинутых таксонов плагиорхий. От предковых форм, которые инцистировались во внешней среде, у личинок этих дигеней сохранился набор тегументальных желез (цистогенные, чехлообразующие, мукоидные), секрет которых используется для формирования оболочек сложной цисты, а также в процессе эксцистирования при попадании в дефинитивного хозяина.

Особняком к остальным плагиорхиям стоят представители Gymnophallidae. У церкарий этого семейства цистогенные железы не развиваются, а их метацеркарии во вторых промежуточных хозяевах (бивальвиях, за немногими исключениями) не инцистируются, а активно питаются и растут. Учитывая положение гимнофаллид в группе базальных таксонов плагиорхий, можно предположить, что приобретение ими второго промежуточного хозяина происходило независимо от представителей основного ствола этих дигеней. При этом циста у них никогда не формировалась, личинки приспособились к активному паразитированию в бивальвиях. Случаев прогнеза метацеркарий гимнофаллид в литературе не отмечалось, что может служить косвенным указанием на то, что бивальвии не были их исходными дефинитивными хозяевами, а их приобретение произошло путем «вставки» в первичный триксенный жизненный цикл.

Так же независимо от генеральной линии плагиорхий происходило включение дополнительных хозяев в жизненный цикл обширного надсем. Nemiurioidea. Инцистирование личинки во втором промежуточном хозяине, как и в третьем (при наличии) и в паратенических, не происходит; соответственно у церкарий не развиваются цистогенные железы. Вовлечение второго промежуточного, как и третьего, хозяев проходило на основе паратении. Паратенический хозяин включался в цикл для облегчения трофической передачи дефинитивному хозяину, постепенно он становился облигатным, и в нем стали происходить определенные этапы развития личинки (морфогенез метацеркарии), т. е. происходило его превращение в промежуточного хозяина.

Таким образом, включение в жизненный цикл дигеней второго промежуточного хозяина происходило не одновременно, и процесс этот шел независимо в разных филогенетических линиях этих паразитов. Появление второго промежуточного хозяина стало одной из важнейших вех на пути становления дигеней, поскольку позволило им в полном объеме перейти к эксплуатации трофических сетей, которые служат каркасом экосистем. Использование для обеспечения трансмиссии пищевых сетей сделало возможным колонизацию дигенейми всех групп позвоночных, обитающих во всех трех средах.

Заключая обзор представлений о происхождении дигеней и путях становления их жизненных циклов можно с полным основанием присоединиться к мнению авторов одной из гипотез о филогении Neodermata (Cribb et al. 2001a, p. 1009): «We suspect that the construction of hypotheses may be relatively simple; their objective testing will be another matter entirely.»

#### 4. ДРАЙВЕРЫ ЭВОЛЮЦИИ ДИГЕНЕЙ

##### 4.1. Хозяева

Присущая дигеней узкая специфичность к первому промежуточному хозяину (см. 3.1.) сразу наводит на мысль о возможности их коспециации с моллюсками, однако при ближайшем рассмотрении это предположение не выглядит столь уж очевидным. Анализ баз данных по приуроченности дигеней к хозяевам показал, что подавляющее большинство современных видов в качестве первых промежуточных хозяев используют гастропод (Gibson and Bray 1994; Littlewood et al. 2001, 2015; Cribb et al. 2002, 2003). Это подтвердило существовавшие ранее представления, а также бесспорно доказало первичность гастропод как первых промежуточных хозяев. Все остальные известные в этом качестве таксоны моллюсков и полихеты – результат вторичной гостальной радиации.

Второй по значимости таксон, представители которого используются дигенейми в качестве первых промежуточных хозяев, – бивальвии. К этим моллюскам приурочены представители восьми семейств (Aporocotylidae, Vucephalidae, Gymnophallidae, Tandanicolidae, Fellodistomidae, Gorgoderidae, Monorchidae и Faustulidae) (Little-

wood et al. 2001). Эти семейства распределены по всему филогенетическому древу дигеней и не формируют единого кластера (Рис. 2). Кроме того, в большинстве этих семейств, помимо бивальвий, роль первых промежуточных хозяев играют и гастроподы. Это говорит о независимом горизонтальном переходе на бивальвий в рамках каждого из перечисленных семейств. Только для Vucephalidae и Gymnophallidae бивальвии служат единственными первыми промежуточными хозяевами для всех видов. Судя по последней из опубликованных филогений дигеней (Cribb et al. 2003), эти семейства формируют сестринские таксоны, что позволяет предположить однократный переход с гастропод на бивальвий их общего предка. Наиболее разнообразен круг первых промежуточных хозяев у видов Aporocotylidae, включающий и гастропод, и бивальвий, и полихет. Последние в этом качестве известны только для нескольких видов этого семейства (Køie 1982; Cribb et al. 2011).

На уровне семейств дигеней иногда выявляется приуроченность к какой-то таксономической группе первых промежуточных хозяев. Обычно это таксон высокого ранга: например, Lecithodendroidea обнаруживают тесную связь с пресноводными Caenogastropoda. В то же время партениты видов сем. Echinostomatidae развиваются и в Caenogastropoda, и в Pulmonata. Среди шистосом базальные по отношению к кровепаразитам млекопитающих птичьих шистосомы (*Trichobilharzia*, *Anserobilharzia*, *Gigantobilharzia* и др.) приурочены к Pulmonata. Шистосомы – паразиты млекопитающих – формируют отдельный кластер, причем индо-африканские виды (*Schistosoma incognitum*, *S. mansoni*, *S. rodhaini*, *S. haematobium*, *S. bovis* и др.) в качестве первых промежуточных хозяев также используют Pulmonata (Lymnaeidae и Planorbidae), а вот виды азиатской клады (*S. japonicum*, *S. mekongi* и др.) перешли на Caenogastropoda (Pomatiopsidae). Таким образом, в истории шистосом имел место переход с пульмоната на поматиопсид, а среди пульмонат – с планорбид на лимнеид в линии *Schistosoma turkestanicum* + *S. incognitum*, а затем обратный переход на планорбид у остальных видов индо-африканской группы (Snyder and Loker 2000; Morgan et al. 2001, 2002; Attwood et al. 2002; Lockyer et al. 2003b; Webster and Littlewood 2012; Brant and Loker 2013). При этом современные

шистосомы проявляют весьма узкую специфичность к первому промежуточному хозяину. Партениты *Schistosoma mansoni* и *S. rodhaini* паразитируют только у видов р. *Biomphalaria*, все виды группы *S. haematobium* – у р. *Bulinus*, *Trichobilharzia physellae* и *T. querquedulae* – у р. *Physa* (Physidae), а *T. regenti* и *T. franki* – у р. *Radix* (Lymnaeidae) и т.д.

До настоящего времени известен только один пример приуроченности таксона дигеней уровня семейства к одному роду гастропод. Речь идет о сем. Vivesiculidae, насчитывающем около 30 видов. Все случаи обнаружения партенит и церкарий этих дигеней связаны исключительно с моллюсками рода *Cerithium*. Круг окончательных хозяев (морские и, реже, пресноводные виды костистых рыб) широк, и видообразование у Vivesiculidae, скорее всего, связано с горизонтальным переходом на разные виды (группы видов) рыб, а не коспециацией с *Cerithium*. На это указывает обнаружение в Пуэрто-Рико в *Cerithium algicola* партенит и церкарий четырех разных видов Vivesiculidae (Le Zotte 1954). Это вряд ли может быть результатом последовательной дубликации, поскольку нет никакого разделения эконих в хозяине (что обычно при синксении) – редии всех видов паразитируют в пищеварительной железе и гонаде моллюска.

С видами моллюсков, обитающих в благоприятных для трансмиссии дигеней станциях, может быть связано большое число их видов, принадлежащих филогенетически далеким таксонам. В моллюсках *Melanopsis praemorsae* в пресноводных бассейнах южного склона Большого Кавказа и северо-восточного склона Малого Кавказа обнаружен 41 вид партенит и церкарий, принадлежащих 12 семействам дигеней (Манафов 2010). В моллюсках *Littorina* spp. и *Hydrobia* spp. на побережье морей Северной Атлантики зарегистрированы 26 видов дигеней из 9 семейств и 31 вид из 13 семейств соответственно (Галактионов 2016). При этом близкие виды одного рода паразитируют и в тех, и в других моллюсках, например, *Cryptocotyle lingua*, *Himasthla elongata*, *Microphallus similis* – в *Littorina* spp., а *Cryptocotyle concava*, *Himasthla continua*, *H. interrupta*, *Microphallus claviformes* – в *Hydrobia* spp. Список этот может быть продолжен. Здесь также очевиден горизонтальный переход с одного первого промежуточного хозяина на другого, что могло послужить основой для видообразования, поскольку круг вторых промежуточных

и окончательных хозяев у перечисленных выше видов дигеней во многом перекрывается.

Все вышесказанное свидетельствует о том, что при всей узкой специфичности к первому промежуточному хозяину колонизация этих хозяев в ходе эволюции дигеней происходила преимущественно путем горизонтального перехода. Процесс этот далеко не одномоментный. Хорошей иллюстрацией может быть история колонизации шистосомами Южной Америки. Африканские шистосомы заносились туда вместе с прибывающими на американский континент африканскими рабами примерно с XVII по XIX века (Després et al. 1992). За это время в Южной Америке распространилась *S. mansoni*, но не *S. haematobium*. Связано это как раз с первым промежуточным хозяином. В Южной Америке партениты *S. mansoni*, которые в Африке паразитируют в моллюсках р. *Biomphalaria*, стали развиваться в южноамериканском *B. glabrata*, а вот моллюски р. *Bulinus*, которые в Африке служат первыми промежуточными хозяевами *S. haematobium*, в Южной Америке отсутствуют. За период работорговли, когда осуществлялся интенсивный занос *S. haematobium* из Африки в Южную Америку, эти шистосомы так и не смогли приспособиться к паразитированию в каких-либо местных моллюсках. Это удалось сделать шистосомам в Юго-Восточной Азии, но за значительно более протяженный временной период (см. 4.3.).

Все окончательные хозяева дигеней (если не брать в расчет редких случаев прогенетического развития) – позвоночные, а среди них доминирующее положение занимают костистые рыбы и тетраподы. По подсчетам Литтлвуда с соавторами (Littlewood et al. 2015) к первым приурочено 54% родов и 48% известных видов дигеней, а ко вторым – 46% и 52% соответственно. При этом среди 24 надсемейств дигеней только в трех нет видов, паразитирующих в костистых рыбах. Исключительно к рыбам приурочены и немногочисленные представители базальных таксонов дигеней – Transversotrematidae, Azygidae, Bevisiculidae и Nاپlosplanchnidae. Это указывает на то, что именно Teleostei были первичными позвоночными хозяевами дигеней, и с ними связана первая волна биологической радиации этих паразитов. В освоении этих хозяев, пожалуй, наибольшего успеха достигли представители Opencolidae (90 родов, 883 вида), Didimozoidae (77 родов, 296

вида) и Hemiuridae (58 родов, 608 вида). Однако и среди таких крупных семейств, как Gorgoderidae, Сryptogonimidae, Аprocreadidae, Naploporidae и др., немало (если не большинство) видов паразитируют на стадии мариты в рыбах (Littlewood et al. 2015).

Переход с рыб на тетрапод многократно и независимо происходил в рамках большинства семейств дигеней, поскольку в их состав входят виды, паразитирующие как на рыбах, так и на тетраподах. Как уже отмечалось в разделе 3.3, исключительно на тетраподах паразитируют представители базального таксона Diplosotomida – Brachylaimoidea, которые освоили сушу, перейдя к использованию в качестве первых и вторых промежуточных хозяев наземных гастропод. Это указывает на раннюю колонизацию дигенейми древних тетрапод. Также только в тетраподах встречаются на стадии мариты и виды наиболее продвинутого среди Diplosotomida таксона Diplostomoidea. С ними же связано подавляющее большинство видов высших Plagiorchiida – представителей Plagiorchioidea и Microphalloidea. Колонизация тетрапод стала мощным драйвером эволюции дигеней и породила вторую волну их биологической радиации. В ходе этой колонизации дигеней широко распространились в экосистемах пресных вод и суши. Именно здесь сосредоточено основное биоразнообразие связанных с тетраподами дигеней, в то время как наиболее богатые видами таксоны паразитов рыб приурочены к морским и океаническим экосистемам.

Специфичность дигеней к окончательному хозяину существенно шире, чем к первому промежуточному. По-видимому, мариты всех видов дигеней, за исключением тех, находки которых пока что единичны, могут развиваться более чем в одном виде хозяина. Как правило, специфичность проявляется на уровне таксона позвоночных надродового ранга – семейства или отряда. Нередки случаи чрезвычайно широкой специфичности (Gibson and Bray 1994). Ставший классическим примером вид *Derogenes varicus* (Hemiuroidea: Derogenidae) паразитирует у представителей 170 родов костистых рыб (Gibson and Bray 1994), причем эти роды не связаны тесным филогенетическим родством и включают виды костистых хищных рыб разных семейств. Для целого ряда видов Notocotylidae и Microphallidae роль окончательного хозяина могут играть как птицы, так

и млекопитающие. Например, вид нотокотилид *Tristriata anatis* относится к числу обычных паразитов морских уток, но зарегистрирован также и в песках (Gonchar and Galaktionov 2016), а паразитирующая у ржанковых микрофаллида *Maritrema afanassjevi* встречается также у целого ряда млекопитающих (серая крыса, бурузубки, собака, бурый медведь, песец) (Белопольская 1963; Транбенкова 2004).

Во многих случаях в роли окончательных хозяев дигеней выступают не столько филогенетически тесно связанные друг с другом виды позвоночных, а, скорее, принадлежащие к одной экологической группе, т. е. обитающие в одних и тех же стациях, имеющие сходный рацион, особенности биологии, миграционного поведения и т.п. Это облегчает встречу нового потенциального окончательного хозяина с инвазионным началом (например, метацеркарий во втором промежуточном хозяине) и последующую его колонизацию. Для реализации этого сценария необходимо, чтобы условия существования в этом новом хозяине были подходящими для развития в нем мариты, т. е. чтобы, пользуясь терминологией Комба (Combes 1991a), был открыт фильтр совместимости.

Адаптация к новому хозяину может привести не только к вовлечению его в круг окончательных хозяев данного вида дигеней: при определенных условиях возможно и формирование в новом хозяине нового вида. Наглядный пример начального этапа этого процесса демонстрируют шистосомы на карибском о. Гваделупа (Théron 2015). Вид *Schistosoma mansoni* был завезен туда с африканскими рабами и образовал эндемичный очаг. Здесь произошла гостальная радиация, и в число окончательных хозяев включились крысы *Rattus rattus*. Между «крысиной» и «человеческой» расами *S. mansoni* уже выработались определенные генетические различия (пока еще внутривидовые), имеющие фенотипическое проявление (Théron and Combes 1988). У зараженных «крысиной» расой моллюсков *Biomphalaria glabrata* пик выхода церкарий приходится на вечерние часы (~16:00) (время активности крыс), а «человеческой» – на утренние (~11:00), т. е. на период наиболее вероятного появления человека в водоеме. Формирование этих двух рас предлагается рассматривать как аллохронную дивергенцию – шаг на пути к симпатрическому видообразованию по

аллохронному сценарию (allochronic speciation) (McCoу 2003).

Переход на нового хозяина нередко сопровождается и серьезной перестройкой всего цикла. В этом плане показателен пример колонизации американской линией плагиорхийд р. *Gliphelmins* (*G. hylorus*, *G. pennsylvaniensis*) квакш (Hylidae) (Brooks 1977). Все остальные представители рода имеют стилетных церкарий, которые внедряются и инцистируются в эпидермисе настоящих лягушек (Ranidae) перед метаморфозом. Когда после метаморфоза лягушки поедают сброшенный во время линьки эпидермис, то метацеркарии попадают в пищеварительный тракт, где и развивается марита. Квакши намного меньше времени проводят в воде, чем лягушки. Церкарии *G. hylorus* и *G. pennsylvaniensis* утратили стилет, они внедряются в головастиков квакш через ноздри, проникают в полость тела, где некоторое время пребывают, не инцистируясь. После того как головастик пройдет метаморфоз, метацеркарии мигрируют в кишечник квакши, где и превращаются в марит.

Экспансия дигеней на разные таксономические и экологические группы окончательных хозяев, большая часть которых – хищники, спровоцировало вовлечение в жизненный цикл второго промежуточного хозяина (см. 3.3.), что, в свою очередь, интенсифицировало процесс колонизации новых окончательных хозяев с использованием трофических каналов экосистем. Роль вторых промежуточных хозяев в биологической радиации дигеней трудно переоценить. Благодаря им они смогли не только освоить новых хозяев, но и выйти за пределы экосистем, в которых ранее циркулировали. В этом плане показателен пример Lecithodendroidea (Galaktionov and Dobrovolskij 2003). Включение в жизненный цикл этих дигеней в качестве вторых промежуточных хозяев водных личинок насекомых, завершающих свое развитие на суше, привело к тому, что сразу три группы насекомоядных позвоночных животных, крайне удаленных друг от друга в филогенетическом отношении, стали их окончательными хозяевами. Речь идет об амфибиях (Anura), насекомоядных птицах и летучих мышах. Причем в каждой из этих групп хозяев сформировались свои виды и роды, а в отдельных случаях дивергенция дошла до уровня семейств (например, сем. Allassogonoporidae приурочено только к летучим мышам).

Как к наиболее позднему по времени приобретению в жизненном цикле дигеней, специфичность ко второму промежуточному хозяину обычно широкая. Здесь второе правило Мантера кажется вполне применимым. В то же время, учитывая, что хищников-стенофагов (окончательных хозяев) не так уж и много, широкая специфичность ко второму промежуточному хозяину (жертве хищника-потенциального дефинитивного хозяина), эволюционно вполне оправдана. Как уже отмечалось в разделе 3.3, только личинки таксонов, у которых значительная часть морфогенеза особи гермафродитного поколения перенесена на стадию метацеркарии, обладают относительно узкой специфичностью ко второму промежуточному хозяину.

Все же определенная специфичность к этому хозяину проявляется на уровне крупных таксонов. Так, Xiphidiata и Nemiuroidea (за исключением Didimozoidae) в качестве вторых промежуточных хозяев используют ракообразных и членистоногих, Brachilaimoidea и Gymnophallidae – моллюсков. В то же время эту роль у Diplosotomatoidea играют и моллюски, и кольчатые черви, и членистоногие (личинки водных насекомых), и позвоночные. Не менее богат набор вторых промежуточных хозяев у Leporeadioidea – моллюски (гастроподы и бивальвии), ракообразные, полихеты, иглокожие и рыбы (Cribb et al. 2003).

Заметим, что среди позвоночных, используемых дигенейми в качестве вторых промежуточных хозяев, теплокровные – птицы и млекопитающие – встречаются крайне редко и только у единичных представителей Diplosotomatoidea (Судариков и др. 2002). Причин тому может быть несколько: и птицы, и млекопитающие не служат столь массовым кормом для широкого круга хищников, как беспозвоночные и рыбы, которые занимают средние уровни трофической пирамиды (Lafferty et al. 2008). Как источник пищи их используют только хищники, стоящие на самых высоких ступенях трофической пирамиды, что сужает круг возможных дефинитивных хозяев. Кроме того, теплокровные обладают мощной иммунной защитой, для противостояния которой необходимы дополнительные энергозатратные адаптации. Чтобы убедиться в этом, достаточно вспомнить сложнейшие структурно-функциональные перестройки личинки шистосоматид (шистосомулы) в первые минуты и часы после

внедрения церкарии в хозяина (Forrester and Pearce 2006).

#### 4.2. Формирование генетической изменчивости и микроэволюция

В жизненном цикле дигеней афимиксис имеет место только на стадии мариты, да и то во многих случаях происходит самооплодотворение, что уменьшает размах генетической изменчивости. Редии и спороцисты размножаются путем партеногенеза, что подразумевает клональное воспроизводство. Группировка партенит в моллюске-хозяине и производимые ею церкарии представляют собой клон с генотипом того мирацидия, который в этого моллюска внедрился и дал начало группировке партенит. Если моллюск заражен несколькими мирацидиями, то в нем развивается несколько клональных группировок партенит, которые производят церкарий нескольких клонов. Такое множественное инфицирование моллюсков возможно в очагах интенсивного заражения (места скопления дефинитивных хозяев), где доля зараженных моллюсков составляет несколько десятков процентов (Woolhouse et al. 1990; Minchella et al. 1995; Davies et al. 1999; Keeny et al. 2007). В таких местах в одном моллюске обнаруживается до десяти и более генотипов партенит, однако даже здесь у большинства зараженных моллюсков насчитывается один–три генотипа (Davies et al. 1999; Keeny et al. 2007).

При прямой трофической передаче окончательному хозяину (например, в случае диксенного жизненного цикла, когда созревание метацеркарий происходит в том же моллюске, где и паразитируют партениты) в него попадает клон, либо небольшое число клонов метацеркарий, что не может не сказаться на уровне генетической изменчивости. В этой связи возрастает роль второго промежуточного хозяина, который аккумулирует в себе личинок, произведенных группировками партенит из разных моллюсков-хозяев. Роч с соавт. (Rauch et al. 2005) показали, что в зараженных *Diplostomum pseudospathaceum* (Diplostomidae) моллюсках *Lymnaea stagnalis* обнаруживалось от одного до девяти генетически различных клонов партенит и церкарий (чаще всего встречались моллюски, зараженные одним клоном), тогда как во втором промежуточном хозяине (трехиглой колюшке *Gasterosteus aculeus*) число клонов мета-

церкарий этого вида варьировало от 6 до 67.

Следовательно, помимо основной транспортной функции по передаче инвазионного начала по трофическим сетям, второй промежуточный хозяин играет и важную роль в повышении генетической изменчивости популяций трематод. В этом видится одна из причин, помимо обсуждавшегося выше проигрыша в разнообразии путей трансмиссии (см. 2.1.), того, что вторичный переход от триксении к диксении и моноксении встречается у дигеней не так уж и часто, и возникновение таких циклов связано, чаще всего, с их реализацией в экстремальных условиях. Что же касается процветающего семейства диксенных дигеней Schistosomatidae, то решение проблемы генетической изменчивости пошло у них по пути приобретения маритами бисексуальности.

Следует отметить, что возможность к ограниченной генетической изменчивости имеет место и при партеногенетическом размножении. Недавно выяснено, что при клональном воспроизведении дочерних спороцист, редий и церкарий между особями одного клона наблюдается определенная генетическая изменчивость, которая определяется митотическими рекомбинациями (Grevelding 1999; Bayne and Grevelding 2003; Семенова и др. 2007; Korsunenko et al. 2012). В том числе, это продемонстрировано на редиях и церкариях вида *Himasthla elongata* (Echinostomatidae) с использованием метода AFLP (Amplification Fragments Length Polymorphism). Редии одного клона, т. е. взятые из одной группировки, паразитирующей в одной особи моллюска-хозяина – *Littorina littorea*, и церкарии, выделенные из одной редии этого клона, различались на электрофореграммах по некоторым зонам AFLP разделения (Galaktionov et al. 2013, 2016; Соловьева и др. 2013). Дальнейшие исследования показали, что клонированные из этих полиморфных зон разделения AFLP последовательности в большинстве своем представляли участки мобильных элементов. Это указывает на присутствие в геноме *H. elongata* пула активных элементов, способных к перемещению и/или последовательности которых способны рекомбинировать друг с другом, приводя к формированию нестабильности генома. Участие транспозонов в формировании внутриклональной изменчивости продемонстрировано и для церкарий птичьей шистосомы *Trichobilharzia szidati* (Semyenova et al. 2015).

Пока что эта генетическая изменчивость еще не увязана с конкретными фенотипическими проявлениями, однако указанием на существование такой связи может служить выявленная у церкарий того же вида *H. elongata*, циркулирующего в прибрежных экосистемах Белого моря, внутриклональная изменчивость в некоторых чертах биологии (Левакин и др. 2013). Размах же межклональной изменчивости в биологии церкарий этого вида весьма велик (Прокофьев 2006; Левакин и др. 2013; Levakin et al. 2013). Для большинства особей всех клонов церкарий *H. elongata* характерны положительная гео- и отрицательная фотореакции, однако в каждом клоне существует определенный процент личинок (до 30%), у которых эти реакции имеют противоположенный знак (Прокофьев и др. 2011). То же относится и к продолжительности жизни церкарий разных клонов, инвазионной способности к специфичному второму промежуточному хозяину (мидии *Mytilus edulis*) и способности заражать мало-специфичного второго промежуточного хозяина (бивальвии *Macoma baltica*) (Левакин и др. 2013; Levakin et al. 2013).

В результате, в локальных очагах заражения моллюсков *L. littorea* партенитами *H. elongata* в воде формируется основное «облако» церкарий, демонстрирующих базовые ориентировочные реакции. Однако есть и небольшие сателлитные «облака», которые составляют личинки с нестандартным знаком ориентировочных реакций. Основное «облако» сосредотачивается у дна, где и локализуются поселения мидий, и обеспечивает их заражение. Сателлитные же «облака» распределяются в толще воды, и составляющие их личинки, казалось бы, просто погибают, представляя собой некий брак, популяционный балласт. Однако мидии в условиях морского побережья сосредоточены не только на грунте: определенная доля особей прикрепляется к водорослям, талломы которых всплывают во время прилива. Этих-то

мидий и могут заражать церкарии из сателлитных «облаков». Подтверждением этому служат материалы проведенных на участке литорали Белого моря полевых экспериментов (Nicolaev et al., in preparation). Мидии, экспонированные в садках на грунте, оказались заражены метацеркариями со средней интенсивностью 23.5 (19.8–26.8), но и в садках, которые были вывешены на расстоянии 50 см от грунта, заражение также имелось, но гораздо менее интенсивное – 1.2 (1–1.3).

Наличие определенной доли церкарий с нестандартными для вида в целом чертами биологии показано и для других дигеней (Прокофьев 2006; Rauch et al. 2006; Koehler et al. 2011). Широкий спектр варьирования этих признаков обеспечивает заражение хозяев с «нестандартным» поведением и способствует успеху трансмиссии церкарий даже в «нестандартной» обстановке, когда именно «нестандартная» черта биологии личинки может сделать возможным нахождение и заражение хозяина. При определенных условиях это может привести к колонизации новых видов вторых промежуточных хозяев, а через них – и к экспансии на новые виды дефинитивных, т. е. создается определенный резерв для микроэволюционных событий.

Недавние исследования по экспериментальной коэволюции в системах «партениты трематод–моллюски-хозяева» показали высокий уровень генетической варибельности их компонентов, который определяется постоянной «гонкой вооружений» между паразитом и хозяином в соответствии с гипотезой Красной королевы<sup>3</sup> (Lively 1987; Lively and Dybdahl 2000; Lively et al. 2004; Koskella and Lively 2007, 2009; Webster et al. 2007 и др.). Эта гипотеза описывает состояние двух взаимодействующих видов (например, паразита и хозяина), когда на адаптацию одного сочлена системы вырабатывается контраадаптация другого. Паразит приспосабливается к наиболее распространенному генотипу хозяина и существенно

<sup>3</sup>В знаменитой книге Льюиса Кэрролла «Алиса в Зазеркалье» Черная (=Красная) королева говорит Алисе, что «здесь ...приходится бежать со всех ног, чтобы только остаться на том же месте» (цит. по книге Кэрролл Л. «Приключения Алисы в стране чудес. Сквозь зеркало и что там увидела Алиса или Алиса в Зазеркалье» (пер. Н.М. Демуровой). С. 138. 1979, Наука, М., 359 с.). Эта ситуация хорошо описывает взаимоотношения при антагонистическом симбиозе (паразитизме), когда в ответ на генетическое изменение хозяина, направленное на нейтрализацию патогенного эффекта паразита, следует контраадаптация паразита, снижающая эффективность этой адаптации хозяина, после чего следует новая адаптация хозяина и т.д. В результате в антагонистической ассоциации все время наблюдаются генетические изменения (адаптации и контраадаптации) обоих сочленов, но при этом система сохраняется в достаточно стабильном состоянии – «бег на месте».

редуцирует его успех, отбор начинает поддерживать редкий генотип, устойчивый к паразиту. В результате этот генотип распространяется в популяции хозяина, а численность предшествующего ему обычного генотипа уменьшается. Через некоторое время паразит вырабатывает механизм преодоления защиты нового обычного генотипа, колонизирует его и т.д. Таким образом, в популяции хозяев идет отбор против обычного генотипа (Hamilton 1980).

В серии экспериментов на системе «партеногенетический моллюск *Potamopyrgus antipodarum*– партениты дигеней *Microphallus* sp.» показано, что в условиях, когда генерации моллюска соответствовала генерация паразита, пассированная в предыдущей генерации моллюсков (экстрагированными из моллюсков метацеркариями заражали лабораторных мышей, в которых вырастали мариты; из них получали яйца, которые скармливали моллюскам), то уже через три генерации экспериментальные моллюски заражались лучше, чем контрольные (Koskella and Lively 2007). Таким образом, у паразитов быстро выработалась локальная адаптация к заражению моллюсков, с которыми они находились в условиях «экспериментальной коэволюции». Однако через шесть генераций картина изменилась на противоположную, что указывает на то, что в полном соответствии с гипотезой Красной королевы хозяин на данном временном отрезке опередил паразита и приобрел некоторый механизм устойчивости к заражению. Анализ генотипов моллюсков в такой экспериментальной коэволюционной системе показал, что уже через три генерации происходит уменьшение доли самого обычного генотипа и увеличение долей редких генотипов. Эта тенденция усиливается через шесть генераций, т. е. идет отбор против обычного генотипа (Koskella and Lively 2009).

Во многом сходные результаты получены в коэволюционных экспериментах на модели «моллюски *Biomphalaria glabrata* (резистентные и восприимчивые линии) – *Schistosoma mansoni*» (Webster et al. 2007). Анализ генетической структуры паразитов, пассированных на протяжении нескольких поколений в моллюсках резистентной и восприимчивой линий, показал, что они образуют на дендрограмме сходства (по микросателлитным локусам) два отдельных кластера. При этом уровень генетической изменчивости

оказался выше у шистосом, которых пассировали в моллюсках резистентной линии. Это указывает на различные генетические последствия коэволюции с хозяевами, различающимися по резистентности. При этом более сильный пресс со стороны иммунной системы хозяина (резистентная линия моллюсков) способствует повышению генетической изменчивости паразита, что может быть расценено как более сильное воздействие на них отбора.

В этой серии экспериментов было также выявлено, что уже через три поколения моллюски устойчивой линии стали восприимчивыми, а восприимчивой – *vice versa*. В первом случае можно предположить адаптацию шистосом к заражению устойчивых моллюсков, а во втором – адаптацию восприимчивых моллюсков к препятствованию заражения паразитами. Опять получается полное согласие с гипотезой Красной королевы. Заметим, что из приведенных данных следует важный практический вывод о несостоятельности бытовавших одно время представлений о возможном варианте борьбы с шистосоматозом путем расселения моллюсков *Biomphalaria glabrata* резистентной линии. Результаты Вебстера с соавт. (Webster et al. 2007) свидетельствуют, что эти моллюски уже через несколько поколений становятся восприимчивыми.

Приведенные материалы показывают, что коэволюция в системах «моллюски–партениты» идет и в целом соответствует принципу Красной королевы. Насколько этот непрекращающийся «бег на месте» может привести к микроэволюционным последствиям? Для рассмотренной выше системы «*Potamopyrgus antipodarum*–*Microphallus* sp.» показано, что в разных озерах Новой Зеландии паразиты локально адаптированы к заражению локальной популяции моллюсков (Lively 1989; Lively et al. 2004; Koskella and Lively 2007, 2009; Jokela et al. 2009), и это несмотря на то, что окончательные хозяева (утки) легко перелетают от озера к озеру, обеспечивая перераспределение генетических вариантов паразитов.

Предполагается, что при определенной изоляции возможно выделение локальных линий дигеней и их последующая все большая дивергенция (Attwood et al. 2015). Однако, по крайней мере, для шистосом, которые на сегодняшний день изучены в этом плане лучше всех других дигеней, такие события не описаны. Наоборот, достаточно отчетливо показана роль окончательного хозяина

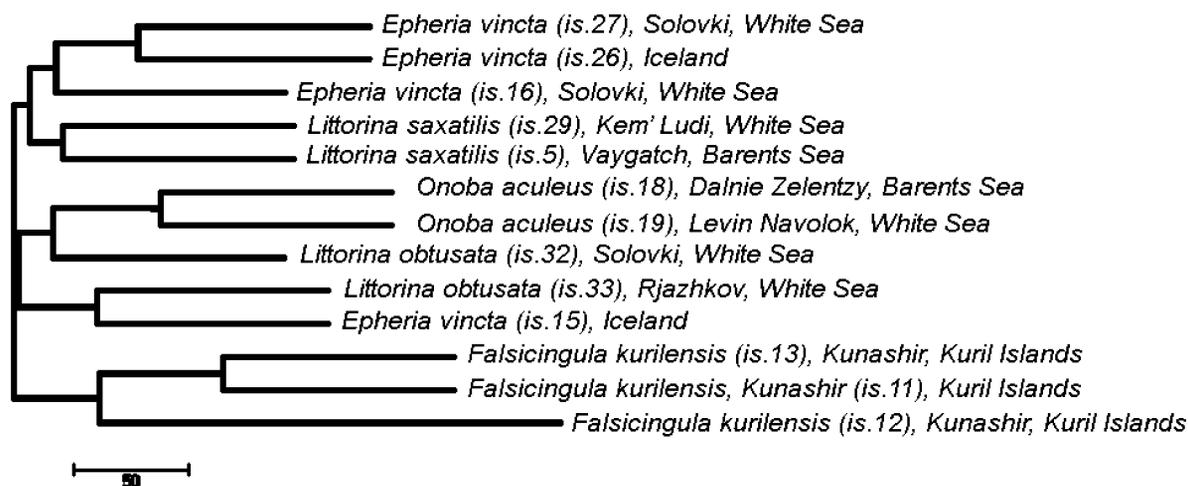
в формировании локальных рас *S. mansoni*, приуроченных на Гваделупе к человеку и крысе соответственно (см. 4.1.). Эттвуд с соавт. (Attwood et al. 2015) предполагают, что описанные в цитированных выше статьях (Koskella and Lively 2007, 2009; Webster et al. 2007) примеры коэволюции дигеней и моллюсков могут происходить только в популяциях с высоким заражением паразитами. Это имело место в лабораторных условиях и в естественных популяциях и *Biomphalaria glabrata*, и *Potamopirgus antipodarum*, где экстенсивность инвазии составляла несколько десятков процентов (до 70–80%). В то же время при более слабом заражении, каковое имеет место в популяциях моллюсков-поматиопсид, инвазированных азиатскими видами шистосом, пресс отбора невелик, и коэволюция, если и имеет место, то не столь ярко выражена: во всяком случае, она не ведет к коспециации. В этом убеждает пример азиатских шистосом *S. mekongi* и *S. japonicum*, зараженность которыми первых промежуточных хозяев составляет десятки доли процента или несколько процентов. Радиация этих видов в Юго-Восточной Азии и Китае имела место в позднем плиоцене – плейстоцене, т. е. на несколько миллионов лет позже, чем радиация их хозяев – моллюсков Pomatiopsidae (миоцен – ранний плиоцен) (Atwood et al. 2002, 2015). Такая гетерохронность исключает возможность коспециации с моллюсками.

В рассмотренных выше примерах речь шла о коэволюирующих одновидовых паразито-хозяинных системах (вид паразита–вид моллюска). Однако в природе обычно один вид дигеней использует в качестве первого промежуточного хозяина моллюсков нескольких близкородственных видов. Оказывает ли это влияние на генетическую структуру популяций паразитов? Серия работ в этом направлении выполнена на микрофалидах группы «*pygmaeus*» (группа близкородственных видов с диксенным жизненным циклом – см. 2.1.). Для вида *Microphallus piriformes*, использующего в качестве первого промежуточного хозяина моллюсков *Littorina* spp., методом RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) Халтурин с соавт. (2000) показали, что на Белом море выявляются две генетические группировки этого вида: одну из них формируют изоляты из *L. saxatilis*, а другую – из *L. obtusata*. Таким образом, имеет место внутривидовая подразделенность *M. piriformes*, которая связана с использованием в качестве пер-

вых промежуточных хозяев двух близких видов первых промежуточных хозяев.

Другой представитель группы «*pygmaeus*» – *Microphallus pseudopygmaeus* – уникален тем, что первыми промежуточными хозяевами для него служат гастроподы, принадлежащие разным родам, семействам и даже отрядам (Галактионов 1993, 2009). Принадлежность изолятов *M. pseudopygmaeus* из разных хозяев к одному виду подтвердил анализ генетических маркеров (ITS1, ITS2, D1-D3, 28S рДНК) (Galaktionov et al. 2012). В то же время исследование UP-PCR (разновидность RAPD) профилей изолятов этого вида из разных моллюсков-хозяев выявило их высокую гетерогенность (Галактионов и др. 2008). При этом изоляты, выделенные из моллюсков одного вида или из близкородственных видов, имели тенденцию формировать общие кластеры на кладограмме (Рис. 9). Эти данные могут рассматриваться только как предварительные, но в совокупности с вышеприведенными результатами исследований Халтурин и др. (2000) дают основание предполагать, что у дигеней, использующих несколько видов моллюсков-хозяев, имеет место внутривидовая (внутрипопуляционная) дифференциация на генетические линии, обладающие известной приуроченностью к определенному виду (группе близкородственных видов) литорин.

Говоря о первых промежуточных хозяевах, не следует упускать из внимания, что в жизненном цикле дигеней участвуют как минимум еще два или, по крайней мере, один облигатный хозяин – второй промежуточный и дефинитивный. Естественно, что и они вносят свою лепту в формирование внутривидовой генетической изменчивости. В экспериментах на модели «мидии-вторые промежуточные хозяева – церкарии вида *H. elongata*» был выявлен широкий размах межклональной изменчивости церкарий по инвазионной способности (Levakin et al. 2013). При этом большинство клонов церкарий обладали высокой инвазионной способностью, но малая их часть демонстрировала крайне низкую способность к заражению мидий (~10%) и столь же малая, наоборот, крайне высокую (до 100%). Эта изменчивость явно не была проявлением нормы реакции, поскольку не менялась при повторных тестированиях церкарий даже после зимовки моллюсков. Следует отметить, что и мидии демонстрировали широкую вариабельность по своей устойчивости



**Рис. 9.** Дендрограмма сходства между изолятами *M. pseudopygmaeus*, построенная на основе анализа UP-PCR-спектров (метод Neighbor-Joining, программный пакет Gelcompare) (указаны вид моллюска-хозяина, номер изолята, район сбора). Для анализ использованы 18 изолятов; изоляты, выделенные из моллюсков одного вида и имевшие идентичные UP-PCR-спектры, объединены (по Галактионов и др. 2008).

к заражению. Во многом сходная картина обнаружена и в экспериментах по заражению церкариями *Maritrema novaezealandensis* разных клонов крабов *Macrophthalmus hirtipes* (Koehler et al. 2011; Koehler and Poulin 2012). По-видимому, во всех этих случаях мы сталкиваемся с проявлением принципа Красной королевы.

Дифференциальная роль паразитов (см. сноску 1 на с. 4) в формировании генетической изменчивости наглядно продемонстрирована на микрофаллидах группы «*pygmaeus*», изоляты видов которых из разных районов Северной Атлантики анализировали при помощи UP-PCR (Галактионов и др. 2008). Наименьшая изменчивость UP-PCR-спектров между изолятами выявлена для *M. pygmaeus* и *M. triangulatus*. Оба вида используют в качестве окончательного хозяина обыкновенную гагу и некоторые другие виды морских уток, а роль первого промежуточного хозяина у них играют только атлантические представители р. *Littorina*. Более высокий уровень генетической изменчивости оказался у вида *M. piriformes*, партениты которого так же, как и двух вышеупомянутых видов, паразитируют в *Littorina* spp., но окончательными хозяевами служат и кулики, и чайки, и утки, что, по-видимому, и определило высокий уровень генетической изменчивости вида. Однако наибольшая степень варибельности UP-PCR-спектров выявлена для

изолятов *M. pseudopygmaeus*. Окончательными хозяевами этого вида так же, как и у *M. pygmaeus* и *M. triangulatus*, служат морские утки (преимущественно гаги), а вот спектр первых промежуточных хозяев чрезвычайно широк (см. выше). В совокупности с рассмотренными выше материалами по дифференциации генетических линий, приуроченных к разным видам первых промежуточных хозяев, можно заключить, что для микрофаллид большую роль в формировании генетической изменчивости играет именно адаптация к моллюску-хозяину. Это не выглядит удивительным, поскольку основные этапы жизненного цикла микрофаллид группы «*pygmaeus*» проходят в моллюске (развитие партенит, формирование метацеркарий), а в птицах – окончательных хозяевах – лишь краткий этап яйцепродукции мариты.

В случае микрофаллид группы «*pygmaeus*» наиболее мобильный хозяин в жизненном цикле – мигрирующие птицы – обеспечивает мощный генетический поток между их популяциями (метапопуляциями). Так, у весьма полиморфного вида *M. piriformes* обнаружилось практически полное совпадение UP-PCR-спектров у изолятов, выделенных из моллюсков *Littorina saxatilis* побережья Исландии и о. Вайгач (Баренцево море) – районов, удаленных друг от друга по прямой более чем на 5000 км.

Мобильность хозяина – важный фактор, детерминирующий генетическую структуру популяций дигеней, но при этом существенную роль играет и характер жизненного цикла паразитов. Последнее наглядно демонстрируют особенности генетической структуры популяций диксенных видов *Fascioloides magna* в США и *Schistosoma mansoni* на Гваделупе (Mulvey et al. 1991; Sire et al. 2001; Prugnolle et al. 2005). Для первого вида первым промежуточным хозяином служат лимнеиды. Церкарии по выходу из моллюска быстро инцистируются на растительном субстрате, превращаясь в адолескарий. Таким образом, вблизи местообитания зараженного партенитами *F. magna* моллюска создается локальная группировка адолескарий одного клона. Белохвостые олени, дефинитивные хозяева *F. magna*, при питании поедают вместе с травой адолескарий, причем из-за мозаичного распределения зараженных моллюсков обычно в них попадают личинки одного клона или небольшого числа клонов. В результате генетическая изменчивость в инфрапопуляции (совокупность паразитов в одной особи хозяина) *F. magna* оказывается незначительной, а 99% изменчивости наблюдается между инфрапопуляциями (Mulvey et al. 1991). Такую же картину получили Семенова с соавт. (Semyonova et al. 2003), исследовавшие методом RAPD генетическую изменчивость вида *Fasciola hepatica*, имеющего сходный жизненный цикл, из домашнего скота в двух популяциях, в Армении и Украине.

Совершенно иная ситуация описана для «крысиной расы» (см. 4.1.) *S. mansoni* на Гваделупе (Sire et al. 2001; Prugnolle et al. 2005). Оказалось, что в этом случае 93% популяционной генетической изменчивости наблюдается в инфрапопуляциях шистосом в крысах, а на долю же компонентной популяции (совокупность паразитов в популяции или внутрипопуляционном выделе хозяина) в крысах одного района – всего 7%. Достигается это за счет активности церкарий, которые плавают в ручьях и переносятся на некоторое расстояние течением. В результате обеспечивается заражение одной особи крысы церкариями, принадлежащими разным клонам.

В то же время генетическая структура группировок *F. magna* в оленях, приуроченных к небольшим, изолированным в определенной степени друг от друга, участкам более крупных выделов (охотничьи угодья площадью ~800 км<sup>2</sup>) оказалась

в высокой степени однородной. Это определяется перемещением оленей (высокомобильный хозяин) между локальностями внутри достаточно обширного охотничьего угодья (Lyderad et al. 1989; Mulvey et al. 1991). А вот *S. mansoni* на Гваделупе обнаруживает высокую изменчивость между небольшими локальностями в пределах исследованного участка леса (Sire et al. 2001). Связано это с тем, что крысы, хотя и высокомобильны, но не совершают протяженных миграций. Их группировки приурочены к небольшим участкам леса, а перемещения между разными лесными участками ограничены. Моллюски же – первые промежуточные хозяева – малоподвижны.

Другой вариант формирования генетической изменчивости в связи с особенностями жизненного цикла и биологии вовлеченных в него хозяев выявили Крисционе и Блоин (Criscione and Bloin 2004) при исследовании гаплотипов (по митохондриальному гену ND1) изолятов трематод *Deropegus aspina* (Hemiuridae), *Plagioporus shawi* (Opcoelidae) и *Nanophyetus salmincola* (Troglorematidae), ассоциированных с сальмонидами (*Oncorhynchus* spp.) в реках вдоль тихоокеанского побережья США. Жизненный цикл двух первых видов проходит в чередѐ хозяев, обитающих в водоеме (аутогенные паразиты): моллюск–первый промежуточный хозяин – водные артроподы–вторые промежуточные хозяева и сальмониды–окончательные хозяева. А вот для вида *N. salmincola* сальмониды служат вторым промежуточным хозяином, а их окончательные хозяева – хищные птицы и млекопитающие (аллогенные паразиты). Сальмониды привязаны к одному речному бассейну, в то время как хищные птицы и млекопитающие свободно перемещаются между водоразделами. Гаплотипирование показало выраженную географическую структуру (приуроченность определенных гаплотипов к одному речному бассейну) для *D. aspina* и *P. shawi*, а для *N. salmincola* – высокое разнообразие гаплотипов и отсутствие их географической привязки.

Таким образом, высокомобильный хозяин обеспечивает интенсивный генетический обмен между популяциями (метапопуляциями) дигеней в разных географических районах. Если же перемещения хозяина локальны и ограничены относительно небольшой территорией, изолированной от других (один пресноводный бассейн), то создаются благоприятные условия для изоляции

локальной генетической линии паразита. Это может послужить основой для микроэволюционных событий вплоть до аллопатрического видообразования. Криционе и Блоин (Criscione and Bloin 2004) предполагают, что последнее уже стало свершившимся фактом для *D. aspina*, у которого они выделяют (на основе различий в митохондриальных и рибосомальных генах) два криптических вида, приуроченных к разным рекам.

Приведенные в этом разделе материалы указывают, что генетическая изменчивость дигеней определяется многими факторами, зависящими от особенностей их жизненного цикла, биологии вовлеченных в него хозяев и характера коэволюции в ассоциациях, которые формируют дигенеи со своими хозяевами. При этом выраженная коэволюция (коадаптация) имеет место в тех системах, в которых паразит вступает в тесные метаболические отношения с хозяином, а пресс паразита на популяции хозяина достаточно велик. В первую очередь это относится к системам «партениты–моллюски-хозяева». Постоянная гонка вооружений в таких системах следует принципу Красной королевы, что повышает генетическое разнообразие как паразитов, так и хозяев, и способствует при определенной изоляции (географической или гостальной) выработке локальных адаптаций. Их углубление при благоприятных обстоятельствах (например, при той или иной форме изоляции) может привести к микроэволюционным событиям и видообразованию.

#### 4.3. Экосистемные трансформации и географическая экспансия дигеней

Любые изменения в экосистемах и биосфере в целом влекут за собой последствия для их компонентов, в том числе и эволюционные, особенно, если речь идет о масштабных трансформациях. Учитывая древность дигеней, не приходится сомневаться, что события такого рода отложили свой отпечаток на характер их биологической радиации. Мантер (Manter 1963), который был одним из пионеров в области исторической биогеографии паразитов, установил, что общие роды дигеней (и других групп паразитов) пресноводных рыб встречаются в Южной Америке, Африке и Индии, т. е. в бывших компонентах Гондваны. В рыбах же Северной Америки и Евразии насчитывается, по крайней мере, восемь общих родов ди-

геней, которые на других континентах не встречаются. Это служит указанием на их лавразийское происхождение (Manter 1963).

Детальное исследование паразитов амфибий рода *Glypthelmins* позволили выявить у них следы ранних дивергенций (Brooks 1977; Brooks and McLennan 1993). Виды этого рода образуют четыре линии (I–IV), причем виды IV линии встречаются в Евразии, Африке и Южной Америке, а формирующие линии I–III – только в Америке. Брукс и Мак-Леннан предположили, что поскольку амфибии не обладают должной соленостной толерантностью и вагильностью, то формирование видов IV линии произошло до разделения Западной Гондваны (не ранее 100 млн. лет назад). Уже в Южной Америке сформировались виды III и II линий, причем представители последней проникли после образования Панамского моста (примерно 65 млн. лет назад) в Северную Америку, где дивергировали с образованием видов I линии, перешедших с Ranidae на Helidae (см. 4.1.)

С масштабными геологическими процессами связана и эволюция шистосом млекопитающих. Родиной этой линии шистосом по последним данным была Азия, а первыми промежуточными хозяевами – Pulmonata (Morgan et al. 2001; Attwood et al. 2002; Lockyer et al. 2003b; Webster and Littlewood 2012; Brant and Loker 2013). В ходе альпийско-гималайского орогенеза в середине третичного периода в связи с поднятием Тибета на территории современных Мьянмы, Лаоса и Таиланда сформировалась система горных ручьев, которые были непригодны для пульмонат, но к существованию в которых адаптированы ценогастроподы Triculinae (Pomatiopsidae). В таких условиях произошел горизонтальный переход шистосом с пульмонат на поматиопсид и сформировался предок *S. sinensium*, от которого пошла радиация азиатской линии шистосом млекопитающих (Attwood et al. 2002).

В более поздней геологической истории на процессы радиации паразитов в Северном полушарии существенное влияние оказали последовательные ледниковые циклы плейстоцена (Контримавичус 1969; Пугачев 1984; Rausch 1994; Бондаренко и Контримавичус 1999; Hoberg and Adams 2000; Waltari et al. 2007; Hoberg and Brooks 2008 и мн. др.). «Знаковым» событием в истории дигеней, ассоциированных с прибрежными экосистемами окраинных морей Палеарктики, стало первое открытие Берингова пролива и последо-

вавшее за этим проникновение тихоокеанской фауны в Атлантику (около 3.5 млн. лет назад) (Galaktionov et al. 2012). Последовавшее за этим плиоценовое оледенение (около 2.9–2.4 млн. лет назад) и морская регрессия, сопровождавшаяся восстановлением Берингийского моста, прервали поток мигрантов, который в дальнейшем в таком масштабе никогда больше не возобновлялся (см. обзор: Briggs 2003). Проникшие же в Атлантику беспозвоночные и рыбы дивергировали и дали начало атлантическим видам (или, по крайней мере, подвидам и расам) этих животных.

В их числе были и литоральные моллюски р. *Littorina*, с которыми в Атлантику проник и предок микрофаллид группы «*pygmaeus*» (Galaktionov et al. 2012). Видимо, в это время в Арктической Атлантике и произошло формирование присущего всем современным видам этой группы диксенного жизненного цикла, в котором роль первого промежуточного хозяина играют моллюски *Littorina* spp., а дефинитивного – морские птицы (см. 2.1.). В ходе последующих циклов плейстоценовых оледенений возможность трансарктического переноса паразитов мигрирующими птицами то пропадала (в гляциалы), то возобновлялась (по-видимому, в наиболее теплые интергляциалы или интерстадиалы). В результате этих последовательных событий изоляции и возможности трансарктического обмена у микрофаллид группы «*pygmaeus*» сформировались тихоокеанские и атлантические сестринские виды (Рис. 10).

В настоящее время возможность для трансарктического переноса представителей этой группы, за исключением *Microphallus pseudopygmaeus*, отсутствуют, поскольку литорины в прибрежье сибирских морей, в море Бофора и на побережье Канадского Арктического архипелага не встречаются (Reid 1996). Мигрирующие же птицы – окончательные хозяева микрофаллид группы «*pygmaeus*» – тихоокеанских популяций не залетают далее на восток, чем район п-ова Таймыр, где встречаются с представителями атлантических популяций (Johnson and Herter 1990; Dau et al. 2000; Webster et al. 2002; Petersen et al. 2006; Alerstam et al. 2007; Bustnes et al. 2010). Однако в прибрежье Таймыра литорин нет, и это делает невозможным трансмиссию здесь микрофаллид группы «*pygmaeus*», кроме вида *M. pseudopygmaeus*. Как уже отмечалось выше (см. 4.2.), в круг первых промежуточных хозяев этого вида входят мно-

гие виды гастропод, включая и сублиторальных *Margarites helicinus*, *M. groenlandicus umbilicalis*, *Cryptonatica clausa* и др. – широко распространенные в прибрежье арктических морей, поэтому не приходится удивляться трансарктическому ареалу *M. pseudopygmaeus*. Относительно причин формирования такого же ареала у *M. triangulatus* судить пока что трудно; возможно, что и для него литорины не являются единственными первыми промежуточными хозяевами.

В приведенном примере с микрофаллидами группы «*pygmaeus*» наглядно проявляется роль разных хозяев в географической экспансии дигеней. При том, что наиболее вагильный в жизненном цикле окончательный хозяин (мигрирующие птицы) обеспечивает широкий разнос паразитов, препятствием к реализации цикла в новой местности становится отсутствие в ней подходящего первого промежуточного хозяина, специфичность к которому у дигеней, как правило, узкая (см. 3.1. и 4.1.). В случае же широкой специфичности к этому хозяину возможностей для распространения существенно больше, свидетельством чему может послужить современный ареал *M. pseudopygmaeus*. Сходная картина вырисовывается и при анализе причин неудачной колонизации видом *Schistosoma haematobium* Южной Америки, куда этот вид завозился во время работорговли с африканского континента (см. 4.1.). Препятствием стало отсутствие в Южной Америке моллюсков рода *Bulinus* – первых промежуточных хозяев *S. haematobium*.

Дифференциальную роль разных хозяев в распространении дигеней подтверждает и совсем уже современный пример (Miura et al. 2006). В начале XX века вместе с предназначенными для разведения устрицами на тихоокеанское побережье Северной Америки из Японии были случайно завезены и гастроподы *Batillaria attramentaria*. На протяжении XX века батиллярии широко расселились вдоль тихоокеанского побережья обеих Америк. В Японии в этом моллюске паразитирует *Cercaria batillariae* (Philophthalmidae). Вид оказался сборным, и на основе результатов PCR–RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) митохондриального гена CO1 в его составе выявили 8 криптических видов, каждый из которых представлен целым рядом гаплотипов, идентифицированных при анализе последовательностей CO1. В Северной Америке в батилляриях зарегистрировали три из циркулирующих в Японии криптиче-



в отличие от последних диверсификация североатлантических и северотихоокеанских представителей этого вида не зашла дальше формирования географических рас, выделенных при анализе последовательностей митохондриального гена CO1 (Gonchar and Galaktionov, 2016).

Такое различие определяется, по всей видимости, и в первую очередь, разной продолжительностью жизни сравниваемых паразитов. Мариты микрофаллид группы «*pygmaeus*» в окончательных хозяевах живут не более 7–10 дней (Галактионов 1993), в то время как продолжительность жизни марит нотокотилид измеряется месяцами (Филимонова 1985). Длительная жизнь марит *T. anatis* увеличивала вероятность их трансарктического переноса мигрирующими птицами и попадание яиц паразитов в те районы Северной Атлантики и Северной Пацифики, где обитали литорины. Эти события могли иметь место неоднократно в интергляциалы/интерстадиалы плейстоцена, что обеспечило достаточно интенсивный поток генов между атлантическими и тихоокеанскими популяциями *T. anatis*. Формирование же современных географических рас *T. anatis*, по-видимому, связано с последним оледенением, когда обмен генами между атлантической и тихоокеанской популяциями этого вида прекратился. По-видимому, он не восстановился до сих пор в силу указанных выше при рассмотрении географического распространения микрофаллид группы «*pygmaeus*» особенностей современного распределения литорин и миграционных путей птиц на севере Палеарктики.

Заметим в заключение, что происходящие климатические изменения могут существенно повлиять на географическое распространение дигеней, поскольку, с одной стороны, изменяются ареалы и черты биологии их хозяев, а с другой – условия внешней среды. Наиболее сильно потепление климата сказывается в Арктике (АВА 2013). Следствием этого стало и проникновение в высокие широты морских бореальных видов (так называемая «бореализация») (Payer et al. 2013), включая рыб и представителей морского бентоса (Денисенко 2013; Josefson et al. 2013). Среди этих животных – и промежуточные хозяева дигеней, циркулирующих в прибрежье бореальных морей. Наличие подходящих животных-хозяев и смягчение климата в арктических районах позволит этим паразитам реализовывать свои жизненные

циклы в высоких широтах. Учитывая сказанное в разделе 2.1 относительно лимитирующих факторов для распространения в Арктику видов с триксенным жизненным циклом, можно ожидать, что эти преграды для некоторых районов будут сняты, что приведет к экспансии ряда видов в высокие широты.

Сказываются происходящие климатические изменения и на окончательных хозяевах дигеней. Так, многие виды птиц уже расширили свои ареалы в северном направлении, и процесс этот, как предполагается, будет нарастать (Newton 2003; Ganter et al. 2013). Некоторые из переносимых ими видов дигеней могут найти в трансформированных (в связи с потеплением) арктических экосистемах благоприятные условия для реализации своих жизненных циклов. Одним из последствий потепления климата может стать и трансарктическое взаимопроникновение североатлантической и северотихоокеанской фаун, что имело место в теплые интергляциалы/интерстадиалы позднего плиоцена и плейстоцена (Hewitt 1996, 2004; Avise and Walker 1998; Briggs 2003; Nikula et al. 2007; Newton 2003). Особенно это касается таких мобильных хозяев, как мигрирующие птицы, которые смогут осуществлять перенос дигеней из северных районов Тихого океана в Атлантику и наоборот. Это возобновит прерванный в результате последнего плейстоценового оледенения генетический обмен между североатлантическими и северотихоокеанскими популяциями/расами/видами дигеней и, как можно ожидать, даст мощный толчок как к географической, так и к гостальной экспансии. Последствия экосистемного плана трудно прогнозируемы, поскольку невозможно предсказать, какие конкретно виды проникнут в новые для них географические районы, каких хозяев и с какими последствиями они смогут использовать. Для отслеживания такого рода событий необходима организация системы мониторингов в ряде ключевых районов, особенно в Арктике, где климатические изменения проявляются наиболее выпукло.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основываясь на приведенных в обзоре материалах, можно констатировать, что филогенетические взаимоотношения между крупными

таксонами Neodermata, а соответственно и пути диверсификации Trematoda в целом и Digenea в частности, пока что однозначно не разрешаются. Возможно, некоторая ясность в эти вопросы будет внесена при развитии новых молекулярно-генетических методов и совершенствовании моделей, использующихся при филогенетическом анализе. Что касается становления Neodermata, то определяющую роль в этом процессе, несомненно, сыграло развитие у предковых форм «неодермиса», который и сделал возможным их переход к паразитированию на разных группах животных. В стволе трематод более реалистичным на сегодняшний день выглядит первичность моллюска в качестве хозяина прототрематод с последующей колонизацией позвоночных. Представляется очевидным, что главные аутопоморфии дигеней – это партеногенетическое размножение на стадиях жизненного цикла в первом промежуточном хозяине и появление свободноживущей личинки-церкарии.

В ходе эволюции дигеней достаточно рано сформировался диксенный жизненный цикл, вслед за чем последовало включение в него второго промежуточного хозяина и переход к триксении. Это стало важным этапом в биологической радиации дигеней, позволившим этим паразитам эффективно использовать для обеспечения трансмиссии трофическую структуру экосистем, что и послужило драйвером их широкой гостальной и географической экспансии. Триксенный жизненный цикл представляется наиболее сбалансированным в отношении своих дисперсионных возможностей и их обеспечения необходимым числом дисперсионных личинок как за счет усиления «паразитарного сигнала» партенитами, так и за счет комплекса поведенческих реакций самих личинок. Именно поэтому триксенный жизненный цикл стал самым распространенным среди дигеней. На его основе формировались практически все современные модификации жизненных циклов этих паразитов, возможно, за исключением нескольких базальных таксонов плагиорхийд, для которых предполагается первичная диксения (*Bevisiculidae* и *Azygiidae*), а также кровепаразитических *Schistosomatoidae*, если встать на точку зрения первичности их диксенного цикла. Разнообразие жизненных циклов определяется разнообразием экосистем, в которых происходит трансмиссия дигеней.

Неблагоприятные генетические последствия партеногенеза (увеличение вероятности инбридинга) нейтрализуется амфимиксисом на фазе мариты. Помимо того, этому же способствует аккумуляция вторым промежуточным хозяином метацеркарий, произведенных разными клонами партенит. Увеличению генетического разнообразия дигеней способствует и постоянная гонка вооружений в коэволюирующих системах «моллюски-хозяева – партениты». Определенный вклад в формирование генетического разнообразия вносят и соматические рекомбинации при партеногенезе спороцист и редий. По-видимому, одним из фенотипических выражений этого процесса служит неоднозначность поведенческих реакций церкарий одного клона. Внутри- и межклональная изменчивость в проявлении поведенческих реакций церкариями играет важную роль в вовлечении в трансмиссию данного вида дигеней новых хозяев. При определенных обстоятельствах это может стать драйвером микроэволюции и видообразования.

В формировании биологического разнообразия дигеней основную роль играла гостальная колонизация как результат горизонтального перехода. Этот процесс в исторической ретроспективе реализовался на фоне биосферных перестроек, что во многом определило как круг современных хозяев разных таксонов дигеней, так и их географическое распространение. Происходящие в наши дни климатические осцилляции, антропогенные трансформации экосистем, биологические инвазии и интродукции могут существенно повлиять на географическое распространение дигеней, включая виды медицинского и ветеринарного значения, и стимулировать гостальную радиацию, следствием чего может стать формирование новых линий и рас этих паразитов, а в перспективе и новых видов.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен А.А. Добровольскому и А.В. Бочкову за внимательное прочтение рукописи статьи и сделанные ценные замечания. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ (проект № 14-14-00621 «Эволюция паразитов при естественной и антропогенно-обусловленной трансформации экосистем: анализ и прогноз»).

## ЛИТЕРАТУРА

- Балашов Ю.С. 2009.** Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. Наука, Санкт-Петербург, 358 с.
- Белопольская М.М. 1963.** Семейство Microphallidae Travassos, 1920. В кн.: К.И. Скрябин (Ред.). Трематоды животных и человека. Т. 21. Издательство Академии наук СССР, Москва: 259–502.
- Бондаренко С.К. и Контримавичус В.Л. 1999.** Гельминтофауна ржанкообразных Аляски: зоогеографические особенности и происхождение. *Зоологический журнал*, **78**(6): 643–653.
- Быховский Б.Е. 1957.** Моногенетические сосальщики, их система и филогения. Издательство Академии наук СССР, Москва–Ленинград, 509 с.
- Галактионов К.В. 1991.** Некоторые тенденции эволюции морфогенеза личинок гермафродитного поколения трематод семейства Microphallidae. *Паразитология*, **25**(6): 520–526.
- Галактионов К.В. 1993.** Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем (опыт анализа на примере представителей семейства Microphallidae). Издательство Кольского научного центра РАН, Апатиты, 190 с.
- Галактионов К.В. 1996.** Экспериментальное исследование необычного жизненного цикла *Parvatrema* sp. (Trematoda: Gymnophallidae). *Паразитология*, **30**(6): 487–494.
- Галактионов К.В. 2009.** Описание марит и определение статуса вида *Microphallus pseudopygmaeus* sp. nov. (Trematoda: Microphallidae). *Паразитология*, **43**(4): 289–299.
- Галактионов К.В. 2016.** Особенности трансмиссии паразитов в прибрежье арктических морей и возможный эффект климатических изменений. *Зоологический журнал*, **95**(9) (в печати).
- Галактионов К.В. и Добровольский А.А. 1998.** Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. Наука, Санкт-Петербург, 404 с.
- Галактионов К.В., Добровольский А.А. и Подвязная И.М. 2014.** Эволюция морфофункциональной организации паренхетических поколений трематод. *Зоологический журнал*, **93**(3): 426–442.
- Галактионов К.В., Марасаев С.Ф. и Марасаева Е.Ф. 1994.** Паразиты в прибрежных экосистемах. В кн.: Г.Г. Матишов (Ред.). Среда обитания и экосистемы Земли Франца-Иосифа, архипелаг и шельф. Издательство Кольского научного центра РАН, Апатиты: 204–211.
- Галактионов К.В., Булат С.А., Алехина И.А. и Мокроусов И.В. 2008.** Внутривидовая генетическая изменчивость микрофаллид группы «*pygmaeus*» (Trematoda, Microphallidae) и возможные причины ее определяющие. Материалы IV Всероссийского Съезда Паразитологического общества при РАН «Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения» (20–25 октября 2008 г., Санкт-Петербург). Т. 1: 154–159.
- Гинецинская Т.А. 1968.** Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Наука, Ленинград, 410 с.
- Гинецинская Т.А. и Добровольский А.А. 1962.** К фауне личинок трематод из пресноводных моллюсков дельты Волги. I. Фуркоцеркарии (семейства Strigeidae и Diplosotomatidae). *Труды Астраханского заповедника*, **6**: 45–89.
- Гинецинская Т.А. и Добровольский А.А. 1965.** К фауне личинок трематод из пресноводных моллюсков дельты Волги. Часть III. Фуркоцеркарии (сем. Cyathocotylidae) и стилетные церкарии (Xiphidiocercaria). *Труды Астраханского заповедника*, **11**: 29–95.
- Гинецинская Т.А. и Добровольский А.А. 1983.** Жизненный цикл трематод как система адаптаций. В кн.: Ю.И. Полянский (Ред.). Свободноживущие и паразитические беспозвоночные: морфология, биология, эволюция. *Труды Биологического научно-исследовательского института ЛГУ*, **34**: 112–157.
- Горбушин А.М. 2000.** Сравнительный морфофункциональный анализ взаимоотношений в системе моллюск–трематода. *Паразитология*, **34**(6): 502–514.
- Гуляев В.Д. 1999.** Становление основных признаков организации и онтогенеза ленточных червей (Cestoda). 2. Гомология церкомера цестод и возникновение интеркалярной паразитической личинки – церкоида. *Зоологический журнал*, **75**(7): 961–971.
- Денисенко С.Г. 2013.** Биоразнообразие и биоресурсы макрозообентоса Баренцева моря: Структура и многолетние изменения. Наука, Санкт-Петербург, 284 с.
- Догель В.Н. 1949.** Курс общей паразитологии. Изд. 2-е. Государственное учебно-педагогическое издательство Министерства просвещения РСФСР. Ленинградское отделение, Ленинград, 371 с.
- Дубинина М.Н. 1953.** Специфичность у ремнецов на разных фазах их жизненного цикла. *Паразитологический сборник ЗИН АН СССР*, **15**: 234–251.
- Клоге Н.Ю. 2000.** Современная систематика насекомых. Лань, Санкт-Петербург, 336 с.
- Контримавичус В.Л. 1969.** Гельминтофауна кунных и пути ее формирования. Наука, Москва, 432 с.
- Корнева Ж.В. 2007.** Тканевая пластичность и морфогенез у цестод. Наука, Москва, 187 с.
- Корнакова Е.Е. 2012.** Ультроструктурные и морфологические особенности турбеллярии *Bothrioplana setperi* и проблема монофилии Seriata (Platyhelminthes, Turbellaria). *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, **48**(5): 487–493.
- Корнакова Е.Е. и Пугачев О.Н. 2009.** Церкомероморфная гипотеза и современное положение в филогенетике паразитических плоских червей (к 100-летию

- со дня рождения академика Б.Е. Быховского). *Труды Зоологического института РАН*, **313**(3): 231–240.
- Левакин И.А., Лосев Е.А., Завирский Я.В. и Галактионов К.В. 2013.** Клональная изменчивость времени жизни церкарий *Himasthla elongata* (Trematoda: Echinostomatidae). *Паразитология*, **47**(5): 353–360.
- Манафов А.А. 2010.** Партениты и церкарии трематод моллюска *Melenopsis praemorsa* (L., 1758) бассейна Средней Куры в пределах Азербайджана. Nurlar, Баку, 259 с.
- Нигматуллин Ч.М. и Галактионов К.В. 2012.** Эволюционно-экологические аспекты становления океанической фауны гельминтов и их жизненных циклов в связи со спецификой биотопа. В кн.: Ч.М. Нигматуллин (Ред.). Материалы V Всероссийской конференции с международным участием по теоретической и морской паразитологии (г. Светлогорск, Калининградской области, 23–27 апреля 2012 г.). Издательство АтлантНИРО, Калининград: 143–145.
- Нигматуллин Ч.М. и Шухгалтер О.А. 2009.** О структурной сопряженности трофических и паразитарных связей кальмара *Sthenoteuthis pteropus* в тропической Атлантике: коэволюционный аспект. *Труды Зоологического института РАН*, **313**(3): 338–350.
- Нигматуллин Ч.М., Шухгалтер О.А. и Галактионов К.В. 2016.** Экологические группы дидимозоидных трематод и структуры их жизненных циклов. В кн. С.О. Мовсесян, С.В. Зиновьева, А.Н. Пельгунов и Е.Н. Протасова (Ред.). Фауна и экология паразитов (Материалы Международной научной конференции, г. Москва, 25–27 октября 2016 г.). Издательство Центра паразитологии ИПЭЭ РАН, М. (в печати).
- Панин В.Я. 1984.** Трематоде дикроцелииды мировой фауны. Издательство «Наука» Казахской ССР, Алма-Ата, 248 с.
- Подвязная И.М. 2010.** Ультраструктурное исследование спорозист у трех видов буцефалидных трематод. Паразиты Голарктики. Сборник научных статей Международного симпозиума (4–8 октября 2010 г., Петрозаводск, Карелия), т. 2. Издательство Карельского Научного Центра РАН, Петрозаводск: 43–46.
- Подвязная И.М. и Добровольский А.А. 2001.** Развитие мышечных элементов кожно-мышечного мешка метацеркарий *Diplostomum chromatophorum* (Trematoda: Diplostomidae). *Паразитология*, **35**(6): 531–539.
- Подлипаев С.А. 1976.** Строение партеногенетических и личиночных стадий сосальщика *Parapronocephalum symmetricum* (Belopolskaja, 1952) и положение рода *Parapronocephalum* Belopolskaja, 1952 в системе трематод. *Вестник Ленинградского университета*, **9**(3): 17–24.
- Поздняков С.Е. 1996.** Трематоде подотряда Didymozoa. Издательство ТИНРО-центр, Владивосток, 320 с.
- Прокофьев В.В. 2006.** Стратегии заражения животных-хозяев церкариями трематод: опыт анализа в экосистемах побережья морей и озер северо-запада России: Дис. ... д-ра биол. наук. Зоол. ин-т РАН, Санкт-Петербург, 545 с.
- Прокофьев В.В. и Галактионов К.В. 2009.** Стратегии поискового поведения церкарий трематод. *Труды Зоологического института РАН*, **313**(3): 308–318.
- Прокофьев В.В., Левакин И.А., Лосев Е.А., Завирский Я.В. и Галактионов К.В. 2011.** Клональная изменчивость в проявлении гео- и фотореакций у церкарий *Himasthla elongata* (Trematoda: Echinostomatidae). *Паразитология*, **45**(5): 345–357.
- Пугачев О.Н. 1984.** Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Наука, Ленинград, 155 с.
- Семенова С.К., Хрисанфова Г.Г., Корсуненко А.В., Воронин М.В., Беэр С.В., Водяницкая С.В., Сербина Е.А., Юрлова Н.И. и Рысков А.П. 2007.** Мультилокусная изменчивость партеногенетического потомства – церкарий трематод разных видов (класс Trematoda). *Доклада Академии Наук*, **414**: 570–573.
- Соболева Т.Н. 1986.** Циклы развития трематод надсемейства Brachylaimoidea. В кн.: Е.В. Гвоздев и З. Ждярска (Ред.). Функциональная морфология личинок трематод и цестод. Издательство «Наука» Казахской ССР, Алма-Ата, 70–75.
- Соловьева А.И., Галактионов Н.К. и Подгорная О.И. 2013.** Ретротранспозон класса LINE является компонентом паттерна полиморфных фрагментов партенит трематоды *Himasthla elongata*. *Цитология*, **55**(7): 492–500.
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В., Ломакин В.В., Стенько Р.П. и Юрлова Н.И. 2002.** Метацеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов центральной России; Отв. ред. В.И. Фрезе. (Метацеркарии трематод – паразиты гидробионтов России. Т. 1). Наука, Москва, 298 с.
- Транбенкова Н.А. 2004.** Гельминтофауна наземных млекопитающих отрядов грызунов и хищников Камчатки. *Труды Камчатского филиала Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения РАН*, **5**: 286–344.
- Филимонова Л.В. 1985.** Трематоде фауны СССР. Нотокотилиды. Наука, Москва, 128 с.
- Халтурин К.В., Михайлова Н.И. и Гранович А.И. 2000.** Генетическая неоднородность природных популяций партенит *Microphallus piriformes* и *M. pygmaeus* (Trematoda: Microphallidae). *Паразитология*, **34**(6): 486–500.
- Шигин А.А. и Шигина Н.Г. 1968.** О половой продуктивности трематод отряда Strigeidida (La Rue, 1926). В кн.: В.С. Ершов (Отв. ред.). Гельминты человека, животных и растений и меры борьбы с ними. Наука, Москва: 352–357.

- Шульман С.С. и Добровольский А.А. 1977. Паразитизм и смежные с ним явления. *Паразитологический сборник*, 27: 230–249.
- (ABA) Arctic Biodiversity Assessment: Status and Trends in Arctic Biodiversity. 2013. The conservation of arctic flora and fauna (CAFF), Arctic Council, Akureyri, 674 p. <http://www.arcticbiodiversity.is/index.php/the-report/chapters/parasites>
- Adamson M.L. and Caira J.N. 1994. Evolutionary factors influencing the nature of parasite specificity. *Parasitology*, 109: S85–S95
- Alerstam T., Bäckman J., Gudmundsson G.A., Hedeström A., Henningsson S.S., Håkan K., Rosén M. and Strandberg R. 2007. A polar system of intercontinental bird migration. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 2523–2530.
- Ataev G.L., Zhukova A.A., Tokmakova A.S. and Prokhorova E.E. 2016. Multiple infection of amber *Succinea putris* snails with sporocysts of *Leucochloridium* spp. (Trematoda). *Parasitology Research*, 115: 3203–3208.
- Attwood S.W., Ibaraki M., Saitoh Y., Nihei N. and Janies D.A. 2015. Comparative phylogenetic studies on *Schistosoma japonicum* and its snail intermediate host *Oncomelania hupensis*: origins, dispersal and coevolution. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 9(7): e0003935. doi:10.1371/journal.pntd.0003935
- Attwood S.W., Upatham E. S., Meng X.H., Qiu D.-C. and Southgate V.R. 2002. The phylogeography of Asian *Schistosoma* (Trematoda: Schistosomatidae). *Parasitology*, 125: 99–112.
- Avise J.C. and Walker DeE. 1998. Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proceedings of the Royal Society B*, 265: 457–463.
- Bayne C.J. and Greveling C.G. 2003. Cloning of *Schistosoma mansoni* sporocysts in vitro and detection of genetic heterogeneity among individuals within clones. *The Journal of Parasitology*, 89 (5):1056–1060.
- Blair D., Campos A., Cummings M.P. and Lacleste J.P. 1996. Evolutionary biology of parasitic Platyhelminths: the role of molecular phylogenetics. *Parasitology Today*, 12(2): 66–71.
- Brant S.V. and Loker E.S. 2013. Discovery-based studies of schistosome diversity stimulate new hypotheses about parasite biology. *Trends in Parasitology*, 29(9): 449–459. doi: 10.1016/j.pt.2013.06.004.
- Bray R.A. and Cribb T.H. 2003. The digeneans of Elasmobranchs – distribution and evolutionary significance. In: C. Combes and J. Jourdan (Eds.). *Hommage à Louis Euzet – Taxonomy, Ecology, and Evolution of Metazoan Parasites*. Presses Universitaires de Perpignan, Perpignan, France: 87–96.
- Bray R., Gibson D. and Jones A. (Eds.). 2008. Keys to the Trematoda. Vol. 3. CAB International and Natural History Museum, London, 824 p.
- Briggs J.C. 2003. Marine centers of origin as evolutionary engines. *Journal of Biogeography*, 30: 1–18.
- Brooks D. 1977. Evolutionary history of some plagiocercoid trematodes of anurans. *Systematic Zoology*, 26(3): 277–289.
- Brooks D.R. 1989. The phylogeny of the Cercomeria (Platyhelminthes: Rhabdocoela) and general evolutionary principles. *Journal of Parasitology*, 75: 606–616.
- Brooks D.R. and McLennan D.A. 1993. *Parascript: Parasites and the Language of Evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, 429 p.
- Bullard S.A., Jensen K. and Overstreet R.M. 2009. Historical account of the two family-group names in use for the single accepted family comprising the «fish blood flukes». *Acta Parasitologica*, 54(1): 78–84.
- Bush A.O., Fernández J.C., Esch G.W. and Seed J.R. 2001. *Parasitism. The Diversity and Ecology of Animal Parasites*. Cambridge University Press, Cambridge, 565 p.
- Bustnes J.O., Mosbech A., Sonne Ch. and Systad G.H. 2010. Migration patterns, breeding and moulting locations of king eiders wintering in north-eastern Norway. *Polar Biology*, 33: 1379–1385.
- Cannon L.R.G. and Joffe B.I. 2001. The Temnocephalida. In: D.T.J. Littlewood and R.A. Bray (Eds.). *Interrelationships of the Platyhelminthes*. Taylor and Francis, London: 83–91.
- Combes C. 1991a. Evolution of parasite life cycles. In: C.A. Toft, A. Aeschlimann and L. Bolis (Eds.). *Parasite-host associations. Coexistence or conflict?* Oxford University Press, Oxford, New York, Toronto: 62–82.
- Combes C. 1991b. The Schistosome scandal. *Acta Oecologica*, 12: 165–173.
- Combes C. 2001. *Parasitism. The Ecology and Evolution of Intimate Interactions*. The University of Chicago Press, Chicago and London, 728 p.
- Combes C., Fournier A., Moné H. and Théron A. 1994. Behaviours in trematode cercariae that enhance parasite transmission: patterns and processes. *Parasitology*, 109(Suppl.): S3–S13.
- Combes C., Bartoli P. and Théron A. 2002. Trematode transmission strategies. In: E.E. Lewis, J.F. Campbell and M.V.K. Sukhdeo (Eds.). *The behavioural ecology of parasites*. CABI Publ., Wallingford, New York: 1–12.
- Combes C., Fournier A., Moné H. and Théron A. 1994. Behaviours in trematode cercariae that enhance parasite transmission: patterns and processes. *Parasitology*, 109(Suppl.): S3–S13.
- Cribb T.H. and Bray R.A. 2011. Trematode families and genera: have we found them all? *Trends in Parasitology*, 27(4):149–154.
- Cribb T.H., Bray R.A. and Littlewood D.T.J. 2001a. The nature and evolution of the association among digeneans, molluscs and fishes. *International Journal for Parasitology*, 31: 997–1011

- Cribb T.H., Chisholma L.A. and Bray R.A. 2002.** Diversity in the Monogenea and Digenea: does lifestyle matter? *International Journal for Parasitology*, **32**: 321–328.
- Cribb T.H., Bray R.A., Olson P.D. and Littlewood D.T. 2003.** Life cycle evolution in the Digenea: a new perspective from phylogeny. *Advances in Parasitology*, **54**: 197–254.
- Cribb T.H., Bray R.A., Littlewood D.T.J., Pichelin S. and Herniou E.A. 2001b.** The Digenea. In: D.T.J. Littlewood and R.A. Bray (Eds.). *Interrelationships of the Platyhelminthes*. Taylor and Francis, London: 168–185.
- Cribb T.H., Adlard R.D., Hayward C.J., Bott N.J., Ellis D., Evans D. and Nowak B.F. 2011.** The life cycle of *Cardicola forsteri* (Trematoda: Apocotylidae), a pathogen of farmed southern bluefin tuna, *Thunnus maccoyi*. *International Journal for Parasitology*, **41**: 861–870.
- Criscione C.D. and Blouin M.S. 2004.** Life cycles shape parasite evolution: comparative population genetics of salmon trematodes. *Evolution*, **58**(1): 198–202.
- Davies C.M., Webster J.P., Krüger O., Muntasi A., Ndamba J. and Woolhouse M.E.J. 1999.** Host-parasite population genetics: a cross-sectional comparison of *Bulinus globosus* and *Schistosoma haematobium*. *Parasitology*, **119**: 295–302.
- Dau C.P., Flint P.L. and Petersen M.R. 2000.** Distribution of recoveries of Steller's eiders banded on the lower Alaska Peninsula, Alaska. *Journal of Field Ornithology*, **71**: 541–548.
- De Baets K., Dentzien-Dias P., Upeniece I., Verneau O. and Donoghue P.C.J. 2015.** Constraining the deep origin of parasitic flatworms and host-interactions with fossil evidence. *Advances in Parasitology*, **90**: 93–135.
- Deblock S. 1980.** Inventaire des trématodes larvaires parasites des mollusques *Hydrobia* (Prosobranchia) des côtes de France. *Parassitologia*, **22**: 1–105.
- Dentzien-Dias P.C., Poinar Jr., G., De Figueiredo A.E.Q., Pacheco A.C.L., Horn B.L.D. and Schultz C.L. 2013.** Tapeworm eggs in a 270 million-year-old shark coprolite. *PLoS One*, **8**: e55007.
- Després L., Imbert-Establet D., Combes C., et al. 1992.** Molecular evidence linking hominid evolution to recent radiation of schistosomes (Platyhelminthes: Trematoda). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **1**: 295–304.
- Dobrovolskij A.A. and Ataev G.L. 2003.** The nature of reproduction of trematodes rediae and sporocysts. In: C. Combes and J. Jourdane (Eds.). *Hommage à Louis Euzet – Taxonomy, Ecology, and Evolution of Metazoan Parasites*. Presses Universitaires de Perpignan, Perpignan, France: 249–272.
- Dobrovolskij A.A. and Galaktionov K.V. 2003.** Main stages in the evolution of Digenea life cycles. In: C. Combes and J. Jourdane (Eds.). *Hommage à Louis Euzet – Taxonomy, Ecology, and Evolution of Metazoan Parasites*. Presses Universitaires de Perpignan, Perpignan, France: 273–290.
- Dobson A. 2009.** Climate variability, global change, immunity and the dynamics of infectious diseases. *Ecology*, **90**: 920–927.
- Dobson A., Lafferty K.D., Kuris A.M., Hechinger R.F. and Jetz W. 2008.** Homage to Linnaeus: How many parasites? How many hosts? *PNAS*, **105**(suppl. 1): 11482–11489.
- Egger B., Lapraz F., Tomiczek B., Müller S., Dessimoz Ch., Girstmair J., Škunca N., Rawlinson K.A., Cameron Ch.B., Beli E., Todaro M.A., Gammoudi M., Noreña C. and Telford M.J. 2015.** A transcriptomic-phylogenomic analysis of the evolutionary relationships of flatworms. *Current Biology*, **25**(10): 1347–1353.
- Euset L. and Combes C. 2003.** Some controversial questions regarding monogenea. In: C. Combes and J. Jourdane (Eds.). *Hommage à Louis Euzet – Taxonomy, Ecology, and Evolution of Metazoan Parasites*. Presses Universitaires de Perpignan, Perpignan, France: 303–320.
- Ferguson M.A., Cribb T.H. and Smales L.R. 1999.** Life-cycle and biology of *Sychnocotyle kholo* n. g., n. sp. (Trematoda: Aspidogastrea) in *Emydura macquarii* (Pleurodira: Chelidae) from southern Queensland, Australia. *Systematic Parasitology*, **43**: 41–48.
- Forrester S.G. and Pearce E.J. 2005.** Immunobiology of Schistosomes. In: A.G. Maule and N.J. Marks (Eds.). *Parasitic flatworms: molecular biology, biochemistry, immunology and physiology*. CAB International, Wallingford, UK: 174–192.
- Galaktionov K.V. 1996.** Life cycles and distribution of seabird helminths in the Arctic and sub-Arctic regions. *Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology*, **6**(2): 31–49.
- Galaktionov K.V. 2006.** Phenomenon of parthenogenetic metacercariae in gymnophallids and aspects of trematode evolution. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **310**: 51–58.
- Galaktionov K.V. 2007.** A description of *Cercariae falsicingulae* I larva nov. (Digenea, Gymnophallidae) parthenogenetic metacercariae and cercariae from *Falsicingula* gastropods with speculations on the life cycle. *Systematic Parasitology*, **68**(2): 137–146.
- Galaktionov K.V. and Bustnes J.O. 1999.** Distribution patterns of marine bird digenean larvae in periwinkles along the southern Barents Sea coast. *Diseases of Aquatic Organisms*, **37**: 221–230.
- Galaktionov K.V. and Dobrovolskij A.A. 2003.** The biology and evolution of trematodes: an essay on the biology, morphology, life cycles, transmission, and evolution of digenetic trematodes. Kluwer Academic Publ., Boston, Dordrecht, London, 592 p.

- Galaktionov K.V., Irwin S.W.B. and Saville D.H. 2006.** One of the most complex life cycles among digenetic trematodes: a description of *Parvatrema margaritense* (Ching, 1982) n. comb. (Gymnophallidae) possessing parthenogenetic metacercariae. *Parasitology*, **132**: 733–746.
- Galaktionov K.V., Blasco-Costa I. and Olson P.D. 2012.** Life cycles, molecular phylogeny and historical biogeography of the «pygmaeus» microphallids (Digenea: Microphallidae): widespread parasites of marine and coastal birds. *Parasitology*, **139**: 1346–1360.
- Galaktionov K.V., Podvyaznaya I.M., Nikolaev K.E. and Levakin I.A. 2015.** Self-sustaining infrapopulation or colony? Redial clonal groups of *Himasthla elongata* (Trematoda: Echinostomatidae) in *Littorina littorea* (Gastropoda: Littorinidae) do not support the concept of eusocial colonies in trematodes. *Folia Parasitologica* **62**: 067 (DOI:10.14411/fp.2015.067)
- Galaktionov N.K., Podgornaya O.I., Strelkov P.P. and Galaktionov K.V. 2016.** Genomic diversity of cercarial clones of *Himasthla elongata* (Trematoda; Echinostomatidae) determined with AFLP technique. *Parasitology Research* (DOI: 10.1007/s00436-016-5249-1).
- Galaktionov N.K., Solovyeva A.I., Fedorov A.V. and Podgornaya O.I. 2013.** Trematode *Himasthla elongata* mariner element (Hemar): Structure and applications. *Journal of Experimental Zoology. Part B Molecular and Developmental Evolution*, **322**(3): 142–155.
- Ganter B., Gaston A.J., Anker-Nilssen T., Blancher P., Boertmann D., Collins B., Ford V., Gardasson A., Gauthier G., Gavrilov M.V., Gilchrist G., Gill R.E., Irons D., Lappo E.G., Mallory M., Merkel F., Morrison G., Mustonen T., Petersen A., Sitters H.P., Smith P., Strøm H., Syroechkovskiy E.E. and Tomkovich P.S. 2013.** Birds. In: H. Meltofte, A.B. Josefson and D. Payer (Eds.). Arctic Biodiversity Assessment: Status and Trends in Arctic Biodiversity. The conservation of arctic flora and fauna (CAFF), Arctic Council, Akureyri: 142–181.
- Gibson D.I. 1987.** Questions in digenetic systematics and evolution. *Parasitology*, **95**: 429–460.
- Gibson D.I. and Bray R.A. 1994.** The evolutionary expansion and host-parasite relationships of the Digenea. *International Journal for Parasitology*, **24**: 1213–1226.
- Gibson D., Jones A. and Bray R. (Eds.). 2002.** Keys to the Trematoda. Vol. 1. CAB International and Natural History Museum, London, 544 p.
- Ginetsinskaya T.A. 1988.** Trematodes, their life cycles, biology and evolution. Amerind Publ. Co. Pvt. Ltd., New Delhi, 559 p.
- Gonchar A.G. and Galaktionov K.V. 2016.** Using morphological and molecular approaches for completion of *Tristriata anatis* (Digenea: Notocotylidae) life cycle with applications to the species biology, distribution and phylogeography. *Parasitology Research* (doi: 10.007/s00436-016-5260-6).
- Greveling C.G. 1999.** Genomic instability in *Schistosoma mansoni*. *Molecular and Biochemical Parasitology*, **101**: 207–216.
- Haas W. 2003.** Parasitic worms: strategies of host finding, recognition and invasion. *Zoology*, **106**: 349–364.
- Hamilton W.D. 1980.** Sex versus non-sex versus parasite. *Oikos*, **35**: 282–290.
- Harvell C.D., Mitchell Ch.E., Ward J.R., Altizer S., Dobson A.P., Ostfeld R.S. and Samuel M.D. 2002.** Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science*, **296**: 2158–2162.
- Hewitt G.M. 1999.** Post-glacial recolonization of European Biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, **68**: 87–112.
- Hewitt G.M. 2004.** Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*, **359**: 183–195.
- Hoberg E.P. and Adams A. 2000.** Phylogeny, history and biodiversity: understanding faunal structure and biogeography in the marine realm. *Bulletin of the Scandinavian Society of Parasitology*, **10**: 19–37.
- Hoberg E.P. and Brooks D.R. 2008.** A macroevolutionary mosaic: episodic host-switching, geographical colonization and diversification in complex host–parasite systems. *Journal of Biogeography*, **35**: 1533–1550.
- Hockley D.J. 1973.** Ultrastructure of the tegument of *Schistosoma*. *Advances in Parasitology*, **11**: 233–305.
- Hockley D.J. 1977.** Blood flukes have a double outer membrane. *Nature*, **269**: 147–149.
- Holz M., França A.B., Souza P.A., Iannuzzi R. and Rohn R. 2010.** A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. *The Journal of South American Earth Sciences*, **29**: 381–399.
- Huey R.B. and Pianka E.R. 1981.** Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, **62**: 991–999.
- Huntley J.W. and De Baets K. 2015.** Trace fossil evidence of trematode–bivalve parasite–host interactions in deep time. *Advances in Parasitology*, **90**: 201–231.
- Irwin S.W.B., Galaktionov K.V., Malkova I.I., Saville D.H. and Fitzpatrick S.M. 2003.** An ultrastructural study of reproduction in the parthenogenetic metacercariae of *Cercaria margaritensis* Ching, 1982 (Digenea: Gymnophallidae). *Parasitology*, **126**: 261–271.
- James B.L. 1964.** The life cycle of *Parvatrema homoeotenum* sp. nov. (Trematoda: Digenea) and review of the family Gymnophallidae Morozov, 1955. *Parasitology*, **54**: 1–41.
- James B.L. and Bowers E.A. 1967.** Reproduction in the daughter sporocyst of *Cercaria bucephalopsis haimeana* (Lacaze-Duthiers, 1854) (Bucephalidae) and *Cercaria dichotoma* Lebour, 1911 (non Muller) (Gymnophallidae). *Parasitology*, **57**: 607–625.
- Jamieson B.G.M. 1966.** Larval stages of the progenetic trematode *Parahemiurus bennettiae* Jamieson, 1966 (Di-

- gena, Hemiuridae) and the evolutionary origin of cercariae. *Proceedings of the Royal Society of Queensland*, **77**: 81–93.
- Johnson S.R. and Herter D.R. 1990.** Bird migration in the Arctic: a review. In: E. Gwinner (Ed.). *Bird migration*. Springer, Berlin: 22–43.
- Jones A., Bray R. and Gibson D. (Eds.). 2005.** Keys to the Trematoda. Vol. 2. CAB International and Natural History Museum, London, 745 p.
- Josefson A.B., Mokievsky V., Bergmann M., Blicher M.E., Bluhm B., Cochrane S., Denisenko N.V., Hasemann Ch., Jorgensen L.L., Klages M., Schewe I., Sejr M.K., Soltwedel T., Węśławski J.M. and Włodarska-Kowalczyk M. 2013.** Marine Invertebrates. In: H. Meltofte, A.B. Josefson and D. Payer (Eds.). *Arctic Biodiversity Assessment: Status and Trends in Arctic Biodiversity. The conservation of arctic flora and fauna (CAFF)*, Arctic Council, Akureyri: 277–309.
- Jokela J., Dybdahl M.F. and Lively C.M. 2009.** The maintenance of sex, clonal dynamics, and host-parasite coevolution in a mixed population of sexual and asexual snails. *American Naturalist*, **174**: S43–S53.
- Keeny D.B., Jonathan M.W. and Poulin R. 2007.** Clonal diversity of the marine trematode *Maritrema novaezealandensis* within intermediate hosts: the molecular ecology of parasite life cycles. *Molecular Ecology*, **16**: 431–439.
- Khalil L.F., Jones A. and Bray R.A. 1994.** Keys to the cestode parasites of vertebrates. CAB International, Wallingford, UK, 751 pp.
- Koehler A.V. and Poulin R. 2012.** Clone-specific immune reactions in a trematode-crustacean system. *Parasitology* **139**: 128–136
- Koehler A.V., Springer Y.P., Keeny D.B. and Poulin R. 2011.** Intra- and interclonal phenotypic and genetic variability of the trematode *Maritrema novaezealandensis*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **103**: 106–116.
- Køie M. 1979.** On the morphology and life history of *Dero-genes varicus* (Müller, 1784) Loss, 1901 (Trematoda, Hemiuridae). *Zeitschrift für Parasitenkunde*, **59**: 67–78.
- Køie M. 1982.** The redia, cercaria and early stages of *Aporocotyle simplex* Odhner, 1900 (Sanguinicolidae) – a digenetic trematode which has a polychaete annelid as the only intermediate host. *Ophelia*, **21**: 115–145.
- Korsunen A., Chrisanfova G., Lopatkin A., Beer S.A., Voronin M., Ryskov A.P. and Semyenova S.K. 2012.** Genetic differentiation of cercariae infrapopulations of the avian schistosome *Trichobilharzia szidati* based on RAPD markers and mitochondrial cox1 gene. *Parasitology Research*, **110**(2): 833–841.
- Koskella B. and Lively C.M. 2007.** Advice of the rose: experimental coevolution of a trematode parasite and its snail host. *Evolution*, **61**: 152–159.
- Koskella B. and Lively C.M. 2009.** Evidence for negative frequency-dependent selection during experimental coevolution of a freshwater snail and a sterilizing trematode. *Evolution*, **63**: 2213–2221.
- La Rue G.R. 1957.** The classification of Digenetic Trematoda: a review and a new system. *Experimental Parasitology*, **6**: 306–349.
- Lafferty K.D., Allesina S., Arim M., Briggs Ch.J., De Leo G., Dobson A.P., et al. 2008.** Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecology Letters*, **11**: 533–546.
- Laumer Ch.E., Hejnol A. and Giribet G. 2015.** Nuclear genomic signals of the ‘microturbellarian’ roots of platyhelminth evolutionary innovation. *eLife*, **4**: e05503 (DOI: 10.7554/eLife.05503.001)
- Le Zotte Jr. 1954.** Studies on marine digenetic trematodes of Puerto Rico: the family Bivesiculidae, its biology and affinities. *The Journal of Parasitology*, **40**(2): 148–162.
- Levakin I.A., Losev E.A., Nikolaev K.E. and Galaktionov K.V. 2013.** In vitro encystment of *Himasthla elongata* cercariae (Digenea, Echinostomatidae) in the hemolymph of blue mussels *Mytilus edulis* as a tool for assessing cercarial infectivity and molluscan susceptibility. *Journal of Helminthology*, **87**: 180–188.
- Littlewood D.T.J. 2006.** The evolution of parasitism in flatworms. In: A.G. Maule and N.J. Marks (Eds.). *Parasitic flatworms: molecular biology, biochemistry, immunology and physiology*. CAB International, Wallingford, UK: 1–36.
- Littlewood D.T.J. and Donovan S.K. 2003.** Fossil parasites: a case of identity. *Geology Today*, **19**: 136–142.
- Littlewood D.T.J. and Waeschenbach A. 2015.** Evolution: a turn up for the worms. *Current Biology*, **25**: R448–R469.
- Littlewood D.T.J., Bray R.A. and Waeschenbach A. 2015.** Phylogenetic patterns of diversity in cestodes and trematodes. In: S. Morand, B.R. Krasnov and D.T.J. Littlewood (Eds.). *Parasite diversity and diversification: evolutionary ecology meets phylogenetics*. Cambridge University Press, Cambridge: 304–319.
- Littlewood D.T.J., Rohde K. and Clough K.A. 1999a.** The interrelationships of all major groups of Platyhelminthes: phylogenetic evidence from morphology and molecules. *Biological Journal of the Linnean Society*, **66**: 75–114.
- Littlewood D.T., Cribb T.H., Olson P.D. and Bray R.A. 2001.** Platyhelminth phylogenetics – a key to understanding parasitism? *Belgian Journal of Zoology*, **131** (suppl. 1): 35–46.
- Littlewood T.D.J., Rohde K., Bray R.A. and Heriou E.A. 1999b.** Phylogeny of the Platyhelminthes and the evolution of parasitism. *Biological Journal of the Linnean Society*, **68**: 257–287.
- Lively C.M. 1987.** Evidence from a New Zealand snail for the maintenance of sex by parasitism. *Nature*, **328**: 519–521.

- Lively C.M. 1989.** Adaptation by a parasitic trematode to local populations of its snail host. *Evolution*, **43**: 1663–1671.
- Lively C.M. and Dybdahl M.F. 2000.** Parasite adaptation to locally common host genotypes. *Nature*, **405**: 679–681.
- Lively C.M., Dybdahl M.F., Jokela J., Osnas E.E., and Delph L.F. 2004.** Host sex and local adaptation by parasites in a snail-trematode interaction. *American Naturalist*, **164**: S6–S18.
- Lockyer A.E., Olson P.D. and Littlewood D.T.J. 2003a.** Utility of complete large and small subunit rRNA genes in resolving the phylogeny of the Neodermata (Platyhelminthes): implications and a review of the cercomer theory. *Biological Journal of the Linnean Society*, **78**: 155–171.
- Lockyer A.E., Jones C.S., Noble L.R. and Rollinson D. 2004.** Trematodes and snails: an intimate association. *Canadian Journal of Zoology*, **82**: 251–269.
- Lockyer A.E., Olson P.D., Ostergaard P., Rollinson D., Johnston D.A., Attwood S.W., Southgate V.R., Horak P., Snyder S.D., Le T.H., Agatsuma T., McManus D.P., Carmichael A.C., Naem S., Littlewood D.T.J. 2003b.** The phylogeny of the Schistosomatidae based on three genes with emphasis on the interrelationships of *Schistosoma* Weinland, 1858. *Parasitology*, **126**: 203–224.
- Loker E.S. 2010.** Gastropod immunobiology. In: K. Söderhäll (Ed.). *Invertebrate Immunity*. (Advances in Experimental Medicine and Biology, 708). Springer, New York, Dordrecht, Heidelberg and London: 17–43.
- Lydeard C., Mulvey M., Aho J.M. and Kennedy P.K. 1989.** Genetic variability among natural populations of the liver fluke *Fascioloides magna* in white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*. *Canadian Journal of Zoology*, **67**(8): 2021–2025.
- Manter H.W. 1963.** The zoogeographical affinities of trematodes of South American freshwater fishes. *Systematic Zoology*, **12**: 45–70.
- Marcogliese D.J. 2005.** Parasites of the superorganism: Are they indicators of ecosystem health? *International Journal for Parasitology*, **35**: 705–716.
- Mas-Coma S., Valero M.A. and Bargues M.D. 2009a.** Climate change effects on trematodiasis, with emphasis on zoonotic fascioliasis and schistosomiasis. *Veterinary Parasitology*, **163**(4): 264–280.
- Mas-Coma S., Valero M.A. and Bargues M.D. 2009b.** *Fasciola*, Lymnaeids and human fascioliasis, with a global overview on disease transmission, epidemiology, evolutionary genetics, molecular epidemiology and control. *Advances in Parasitology*, **69**: 41–146.
- Matthews B.F. and Matthews R.A. 1988.** The ecsoma in Hemiuridae (Digenea: Hemiuroidea): tegumental structure and function in the mesocercaria and the metacercaria of *Lecithochirium furcolabiatum* (Jones, 1933) Dawes, 1947. *Journal Helminthology*, **62**: 317–330.
- McCoy K.D. 2003.** Sympatric speciation in parasites – what is sympatry? *Trends in Parasitology*, **19**(9): 400–404.
- Minchella D.J. 1985.** Host life-history variation in response to parasitism. *Parasitology*, **90**: 205–216.
- Minchella D.J., Sollenberger K.M. and Pereira de Sousa C. 1995.** Distribution of schistosome genetic diversity within molluscan intermediate hosts. *Parasitology*, **111**: 217–220.
- Miura O., Torchin M.E., Kuris A.M., Hechinger R.F. and Chiba S. 2006.** Introduced cryptic species of parasites exhibit different invasion pathways. *PNAS*, **103**(52): 19818–19823.
- Möhl K., Große K., Hamedy A., Wüste T., Kabelitz P. and Lücker E. 2009.** Biology of *Alaria* spp. and human exposition risk to *Alaria* mesocercariae – a review. *Parasitology Research*, **105**: 1–15.
- Mollaret I., Jamieson B.G.M., Adlard R.D., Hugallb A., Lecointre G. et al. 1997.** Phylogenetic analysis of the Monogenea and their relationships with Digenea and Eucestoda inferred from 28S rDNA sequences. *Molecular and Biochemical Parasitology*, **90**: 433–438.
- Morgan J.A.T., DeJong R.J., Snyder S.D., Mkoji G.M. and Loker E.S. 2001.** *Schistosoma mansoni* and *Biomphalaria*: Past history and future trends. *Parasitology*, **123** (Special supplement): S211–S228.
- Morgan J.A.T., DeJong R.J., Jung Y., Khallaayoune K., Kock S., Mkoji G.M. and Loker E.S. 2002.** A phylogeny of planorbid snails, with implications for the evolution of *Schistosoma* parasites. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **25**: 477–488.
- Mulvey M., Aho J.M., Lydeard C., Leberg P.L. and Smith M.H. 1991.** Comparative population genetic structure of a parasite (*Fascioloides magna*) and its definitive host. *Evolution*, **45**: 1628–1640.
- Newton I. 2003.** The speciation and biogeography of birds. Elsevier Science Ltd., Amsterdam et al., 668 p.
- Nikula R., Strelkov P. and Väinölä R. 2007.** Diversity and trans-arctic invasion history of mitochondrial lineages in the North Atlantic *Macoma baltica* complex (Bivalvia: Tellinidae). *Evolution*, **61**(4): 928–941.
- Odening K. 1965.** Der Lebenszyklus von *Neodiplostomum spathoides* Dubois (Trematoda, Strigeida) im Raum Berlin nebst Beiträgen zur Entwicklungsweise verwandter Arten. *Zoologische Jahrbuecher Systematik*, **92**: 523–624.
- Odening K. 1976.** Der Lebenszyklus von *Azygia lucii* (Trematoda) – Untersuchungen in Gebeit der DDR. *Biologisches Zentralblatt*, **95**: 57–94.
- Olson P.D. and Tkach V.V. 2005.** Advances and trends in the molecular systematics of the parasitic Platyhelminthes. *Advances in Parasitology*, **60**: 165–243.
- Olson P.D., Poddubnaya L.G., Littlewood D.T.J. and Scholz T. 2008.** On the position of *Archigetes* and ITS bearing on the early evolution of the tapeworms. *The Journal of Parasitology*, **94**(4): 898–904.

- Olson P.D., Cribb T.H., Tkach V.V., Bray R.A. and Littlewood D.T.J. 2003.** Phylogeny and classification of the Digenea (Platyhelminthes: Trematoda). *International Journal for Parasitology*, **33**: 733–755.
- Park J.K., Kim K.H., Kang S., Kim W., Eom K.E. and Littlewood D.T.J. 2007.** A common origin of complex life cycles in parasitic flatworms: evidence from the complete mitochondrial genome of *Microcotyle sebastis* (Monogenea: Platyhelminthes). *BMC Evolutionary Biology*, **7**: 11 (DOI: 10.1186/1471-2148-7-11)
- Payer D.C., Josefson A.B. and Fjeldså J. 2013.** Species Diversity in the Arctic. In: H. Meltofte, A.B. Josefson and D. Payer (Eds.). Arctic Biodiversity Assessment: Status and Trends in Arctic Biodiversity. The conservation of arctic flora and fauna (CAFF), Arctic Council, Akureyri: 67–77.
- Pearson J.C. 1972.** A phylogeny of life-cycle patterns of the Digenea. *Advances in Parasitology*, **10**: 153–189.
- Perkins E.M., Donnellan S.C., Bertozzi T. and Whittington I.D. 2010.** Closing the mitochondrial circle on parafly of the Monogenea (Platyhelminthes) infers evolution in the diet of parasitic flatworms. *International Journal for Parasitology*, **40**: 1237–1245.
- Petersen M.R., Bustnes J.O. and Systad G.H. 2006.** Breeding and moulting locations and migration patterns of the Atlantic population of Steller's eiders *Polysticta stelleri* as determined from satellite telemetry. *Journal of Avian Biology*, **37**: 58–68.
- Petrov A. and Podvyaznaya I. 2016a.** Muscle architecture during the course of development of *Diplostomum pseudospathaceum* Niewiadomska, 1984 (Trematoda, Diplostomidae) from cercariae to metacercariae. *Journal of Helminthology*, **90**(3): 321–336.
- Petrov A. and Podvyaznaya I. 2016b.** Changes in spination patterns over the course of metacercarial development OF *Diplostomum pseudospathaceum* Niewiadomska, 1984 (Trematoda, Diplostomidae). *Parazitologiya*, **50**(4) (in press).
- Podvyaznaya I.M. 2007.** An ultrastructural study of reproduction in the sporocysts of *Proserhynchoides graciliscens* (Digenea: Bucephalidae). *Parasitology Research*, **101**: 35–42.
- Podvyaznaya I.M. and Galaktionov K.V. 2012.** Morphofunctional specialization of the branching sporocyst of *Proserhynchoides borealis* Bartoli, Gibson & Bray, 2006 (Digenea, Bucephalidae). *Journal of Helminthology*, **86**: 173–184.
- Poinar G. and Boucot A.J. 2006.** Evidence of intestinal parasites of dinosaurs. *Parasitology*, **133**: 245–249.
- Poulin R. 2007.** Evolutionary Ecology of Parasites. Princeton University Press, New Jersey, Princeton, 332 pp.
- Poulin R. 2014.** Parasite biodiversity revisited: frontiers and constraints. *International Journal for Parasitology*, **44**: 581–589.
- Poulin R. and Cribb T.H. 2002.** Trematode life cycles: short is sweet? *Trends in Parasitology*, **18**: 176–183.
- Prugnolle F., Théron A., Pointer J.P., Jabbour-Zahab R., Jarne Ph., Durand P. and Meeûs T. 2005.** Dispersal in a parasitic worm and its two hosts: consequences for local adaptations. *Evolution*, **59**(2): 296–303.
- Rauch G., Kalbe M. and Reusch T.B.H. 2005.** How a complex life cycle can improve a parasite's sex life. *Journal of Evolutionary Biology*, **18**: 1069–1075.
- Rauch G., Kalbe M. and Reusch T.B.H. 2006.** One day is enough: rapid and specific host–parasite interactions in a stickleback trematode system. *Biology Letters*, **2**: 382–384.
- Rausch R. 1994.** Transberingian dispersal of cestodes in mammals. *International Journal for Parasitology*, **24**: 1203–1212.
- Reid D.G. 1996.** Systematics and evolution of *Littorina*. The Ray Society, London, 463 p.
- Rohde K. 1994a.** The minor groups of parasitic Platyhelminthes. *Advances in Parasitology*, **33**: 145–234.
- Rohde K. 1994b.** The origin of parasitism in the plathyhelminthes. *International Journal for Parasitology*, **24**(8): 1099–1115.
- Rohde K. 2001.** The Aspidogastrea: an archaic group of Platyhelminthes. In: D.T.J. Littlewood and R.A. Bray (Eds.). Interrelationships of the Platyhelminthes. Taylor and Francis, London: 159–167.
- Rohde K. 2002.** Subclass Aspidogastrea Faust & Tang, 1936. In: D.I. Gibson, A. Jones and R.A. Bray (Eds.). Keys to the Trematoda. Vol.1. CABI and The Natural History Museum, London: 5–14 p.
- Rohr J.R., Dobson A.P., Johnson P.T.J., Kilpatrick A.M., Paul S.H., Raffel Th.R., Ruiz-Moreno D. and Thomas M.B. 2011.** Frontiers in climate change–disease research. *Trends in Ecology and Evolution*, **26**(6): 270–277.
- Rondelaud D., Belfaiza M., Vignoles P., Moncef M. and Dreyfuss G. 2009.** Redial generations of *Fasciola hepatica*: a review. *Journal of Helminthology*, **83**: 245–254.
- Ruiz G.M. and Lindberg D.R. 1989.** A fossil record for trematodes: extent and potential uses. *Lethaia*, **22**: 431–438.
- Schoener T.W. 1971.** Theory of feeding strategies. Annual Review of Ecology and Systematics, **2**: 369–404.
- Semyenova S.K., Chrisanfova G.G., Guliaev A.S., Yesakova A.P. and Ryskov A.P. 2015.** Structural and population polymorphism of RT-like sequences in avian schistosomes *Trichobilharzia szidati* (Platyhelminthes: Digenea: Schistosomatidae). *Hindawi Publishing Corporation, BioMed Research International*, **2015**: Article ID 315312
- Shoop W.L. 1988.** Trematode transmission patterns. *The Journal of Parasitology*, **74**: 46–59.
- Sire C., Langard J., Barral V. and Théron A. 2001.** Parasite (*Schistosoma mansoni*) and host (*Biomphalaria*

- glabrata*) genetic diversity: population structure in a fragmented landscape. *Parasitology*, **122**: 545–554.
- Skirnisson K. and Galaktionov K.V. 2002.** Life cycles and transmission patterns of seabird digeneans in SW Iceland. *Sarsia*, **87**: 144–151.
- Smyth J.D. and Halton D.W. 1983.** The Physiology of Trematodes. 2nd edition. Cambridge University Press, Cambridge, 446 p.
- Snyder S.D. and Loker E.S. 2000.** Evolutionary relationships among the Schistosomatidae (Platyhelminthes: Digenea) and an Asian origin for *Schistosoma*. *The Journal of Parasitology*, **9**: 23–32.
- Stunkard H.W. 1959.** The morphology and life-history of the digenetic trematode, *Asymphylogora amnicolae* n. sp., the possible significance of progenesis for the phylogeny of the Digenea. *Biology Bulletin*, **117**: 562–581.
- Théron A. 2015.** Chronobiology of trematode cercarial emergence: from data recovery to epidemiological, ecological and evolutionary implications. *Advances in Parasitology*, **88**: 123–164.
- Théron A. and Combes C. 1988.** Genetic analysis of cercarial emergence rhythms of *Schistosoma mansoni*. *Behavior Genetics*, **18**: 201–209.
- Tyler S. and Hooge M. 2004.** Comparative morphology of the body wall in flatworms (Platyhelminthes). *Canadian Journal of Zoology*, **82**: 194–210.
- Tyler S. and Tyler M.S. 1997.** Origin of the epidermis in parasitic Platyhelminths. *International Journal for Parasitology*, **27**: 715–738.
- Upeniece I. 2001.** The unique fossil assemblage from the Lode Quarry (Upper Devonian, Latvia). *Fossil Record*, **4**: 101–119.
- Waltari E., Hoberg E.P., Lessa E.P. and Cook J.A. 2007.** Eastward Ho: phylogeographical perspectives on colonization of hosts and parasites across the Beringian nexus. *Journal of Biogeography*, **34**: 561–574.
- Webster B.L. and Littlewood D.T.J. 2012.** Mitochondrial gene order change in *Schistosoma* (Platyhelminthes: Digenea: Schistosomatidae). *International Journal for Parasitology*, **42**: 313–321.
- Webster J., Shrivastava J., Johnson P. and Blair L. 2007.** Is host-schistosome coevolution going anywhere? *BMC Evolutionary Biology*, **7**: 91.
- Webster M.S., Marra P.P., Haig S.M., Bensch S. and Holmes R.T. 2002.** Links between worlds – unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**: 76–83.
- Weinland E. und Braun Th. 1926.** Beobachtungen an *Fasciola hepatica*. Stoffwechsel und Lebensweise. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, **4**(2): 1–212.
- Woolhouse M.E.J., Chandiwana S.K. and Bradley M. 1990.** On the distribution of schistosome infections among host snails. *International Journal for Parasitology*, **20**: 325–327.
- Yoshino T.P. and Coustau Ch. 2011.** Immunobiology of *Biomphalaria*-trematode interactions. In: Toledo R. and Fried B. (Eds.). *Biomphalaria* snails and larval trematodes. Springer, New York, Dordrecht, Heidelberg and London: 159–189.