

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

На правах рукописи

**ВАЙНУТИС КОНСТАНТИН СЕРГЕЕВИЧ**

**Морфология, систематика и филогения палеарктических  
Allocreadiidae (Trematoda: Plagiorchiida)**

1.5.12 – зоология

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук,  
профессор, академик РАН,  
Богатов Виктор Всеволодович

Москва – 2022

## СОДЕРЖАНИЕ

Список сокращений .....	4
Введение.....	5
Глава 1. Обзор литературы по изученности трематод семейства Allocreadiidae (Looss, 1902) .....	12
1.1. Особенности жизненных циклов Allocreadiidae.....	12
1.2. Состояние изученности Allocreadiidae.....	13
1.3. Таксономические проблемы в классификации Allocreadiidae .....	17
Глава 2. Материалы и методы.....	20
2.1. Получение паразитологического материала.....	20
2.2. Морфологический анализ.....	27
2.3. Молекулярно-генетический анализ.....	27
2.3.1. Выделение тотальной ДНК .....	28
2.3.2. Амплификация и секвенирование по методу Сэнгера.....	29
2.3.3. Филогенетический анализ .....	31
Глава 3. Морфологический и молекулярно-генетический анализ родов семейства Allocreadiidae ..	33
3.1. Род <i>Acrolichanus</i> Wedl, 1857.....	34
3.1.1. Морфологические характеристики.....	36
3.1.2. Молекулярные данные.....	41
3.2. Род <i>Stephanophiala</i> Nicoll, 1909.....	43
3.2.1. Морфологические характеристики.....	45
3.2.2. Молекулярные данные.....	50
3.3. Род <i>Bunodera</i> Railliet, 1896 .....	52
3.3.1. Морфологические характеристики.....	54
3.3.2. Молекулярные данные.....	60
3.4. Род <i>Hokkaidoinsula</i> Vainutis gen. nov. ....	64
3.4.1. Морфологические характеристики.....	65
3.4.2. Молекулярные данные.....	68
3.5. Род <i>Allocreadium</i> Looss, 1900 .....	69
3.5.1. Морфологические характеристики.....	71
3.5.2. Молекулярные данные.....	84
3.6. Род <i>Crepidostomum</i> Braun, 1900 .....	86
3.6.1. Морфологические характеристики.....	88
3.6.2. Молекулярные данные.....	97
3.7. Дополнительные замечания .....	100
Глава 4. Систематика и филогения Allocreadiidae .....	102

4.1. Классификация и список родов и видов Allocreadiidae.....	102
4.2. Определительная таблица Allocreadiidae.....	107
4.3. Филогенетическое древо Allocreadiidae.....	116
Выводы.....	125
Список литературы.....	127
ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Различные взгляды на систематику аллокреадиид в международных электронных базах данных и публикациях зарубежных и отечественных авторов.....	167
ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Генетические дистанции, рассчитанные на основании фрагмента гена 28S рРНК для представителей семи родов семейства Allocreadiidae, включая образцы рода <i>Acrolichanus</i> из трёх регионов.....	168
ПРИЛОЖЕНИЕ 3. Генетические дистанции, рассчитанные на основании фрагмента гена <i>cox1</i> мтДНК для представителей четырёх родов семейства Allocreadiidae, включая образцы <i>Acrolichanus</i> sp. из реки Амур.....	169
ПРИЛОЖЕНИЕ 4. Генетические дистанции, рассчитанные на основании фрагмента гена 28S рРНК для 12 видов рода <i>Crepidostomum</i> .....	170
ПРИЛОЖЕНИЕ 5. Генетические дистанции, рассчитанные на основании фрагмента гена <i>cox1</i> мтДНК для пяти видов рода <i>Crepidostomum</i> .....	171
ПРИЛОЖЕНИЕ 6. Генетические дистанции, рассчитанные на основании фрагмента гена 28S рРНК для 8 видов рода <i>Bunodera</i> .....	172
ПРИЛОЖЕНИЕ 7. Генетические дистанции, рассчитанные на основании фрагмента гена 28S рРНК для 9 видов рода <i>Allocreadium</i> .....	173

## СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

s. l. – *sensu lato*, в «широком» смысле

s. str. – *sensu stricto*, в «узком» смысле

sp. – *species*, вид; обозначает, что таксон определён с точностью до рода

spp. – *species*, виды; используется в качестве собирательного видового эпитета для обозначения всех таксонов, входящих в род

cf. – *confer*, неподтверждённое определение вида

sp. nov. – *species nova*, новый вид

gen. nov. – *genus novum*, новый род

comb. nov. – *combinatio nova*, новая комбинация

рРНК – рибосомальная РНК

мтДНК – митохондриальная ДНК

п. н. – пары нуклеотидов

LSU – *large subunit*, большая субъединица рРНК

ТВЕ-буфер – *Tris/Borate/EDTA*, Трис-борат-ЭДТА

BI – *Bayesian Inference*, метод Байесовского Вывода

GTR – *General Time Reversible*, математическая модель, использующая различные частоты нуклеотидов (4 параметра) и различные частоты замен между нуклеотидами (6 параметров)

NCBI – *National Center for Biotechnology Information*, Национальный центр биотехнологической информации; предоставляет информацию о базах данных белковых доменов, ДНК (*GenBank*) и РНК

г. д. – генетические дистанции

СЭМ – сканирующая электронная микроскопия

СМ – световая микроскопия

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследования.** Трематоды (*Trematoda Rudolphi*, 1809) – класс облигатных паразитов животных и человека, распространённых повсеместно. Они характеризуются сложным жизненным циклом, связанным с чередованием гермафродитного и партеногенетического поколений, использующих промежуточных и окончательных хозяев. Трематоды являются относительно малоизученными в отношении их таксономического разнообразия (Cribb, Bray, 2011), несмотря на то, что колоссальный объём видов (по разным оценкам от 18000 до 24000) класса *Trematoda*, в том числе и паразитов, принадлежащих ныне к семейству *Allocreadiidae* (аллокреадииды), был описан в XVIII – XX веках (Muller, 1776, 1784; Zeder, 1800; Rudolphi, 1808; Stafford, 1904; Nicoll, 1909; Ward, 1917; Faust, 1918; Surber, 1928; Travassos et al., 1928; Pande, 1937; Скрыбин и др., 1958; Ахмеров, 1960, 1963; Ройтман, 1963 а, б; Скрыбин, Коваль, 1966; Kakaji, 1969; Yamaguti, 1958, 1971; Madhavi, 1980; и др.).

В Палеарктике семейство *Allocreadiidae* насчитывает около 220 номинальных видов и представляет собой группу кишечных паразитов преимущественно реофильных рыб, в том числе и экономически значимых, из семейств карповых *Cyprinidae*, окунёвых *Percidae*, лососёвых *Salmonidae* и осетровых *Acipenseridae* (Скрыбин, Коваль, 1966; Yamaguti, 1958, 1971; Caira, 1985 б; Choudhury, 1997; Atopkin et al., 2018; Atopkin et al., 2020; Vainutis, 2020; Faltynkova et al., 2020). Также трематоды этого семейства способны инфицировать некоторые виды бесхвостых земноводных, змей и даже млекопитающих (летучих мышей) (Braun, 1900 а, б; Travassos et al., 1928; Talbot, Hutton, 1935; Rankin, 1937; Yamaguti, Matsumura, 1942; Кротов, 1959; Schell, 1964; Brooks, 1976; Sokolov, 2010; Shimazu, 2016 а, б; Hernandez-Mena et al., 2019).

Аллокреадииды способны вызывать эпизоотии рыб. Сильная гельминтозная инвазия, вызванная этими гельминтами, может приводить к мору рыбы в естественных условиях. Не исключается вероятность

возникновения гельминтозов рыб при искусственном разведении в случае, если в водоём будут занесены промежуточные хозяева паразитов. Известен случай крепидостомоза, вызванного *Crepidostomum farionis* (Muller, 1784) Lühe, 1909, у микижи в озере Тебей (Аляска), где заражённость червями была весьма высокая (Neiland, 1962). Два случая массовой гибели микижи и американской палии вследствие заражения аллокреадидами рода *Crepidostomum* были отмечены в озёрах Гумбот и Касл (Калифорния, США) (Wales, 1958).

Неотъемлемой частью идентификации и изучения паразитов остаются методы классической зоологии, которые являются актуальным инструментом решения задач систематики и экологии (Moravec, 1984, 1992, 2002; Choudhury, 1997; Willis, 2002; Caira, Bogéa, 2005; Curran, 2008; Shimazu, 2016 а, б; Shimazu, 2017; Hernandez-Mena et al., 2019). В то же время в современной систематике широко используется молекулярно-генетический метод, позволяющий не только более надёжно установить таксономическое положение паразитов, но и с достаточно высокой точностью реконструировать филогенетические связи между видами (Choudhury et al., 2007; Pérez-Ponce de León et al., 2007, 2015, 2016; Petkevičiūtė et al., 2010, 2018; Curran et al., 2006, 2011, 2012; Tkach et al., 2013; Razo-Mendivil et al., 2014a; Razo-Mendivil et al., 2014b; Atopkin, Shedko, 2014; Bautista-Hernandez et al., 2015; Hernandez-Mena et al., 2016, 2019; Soldanova et al., 2017; Atopkin et al., 2018; Dias et al., 2018).

**Степень разработанности темы.** До появления методов молекулярной генетики взгляды исследователей о родовой и семейственной принадлежности некоторых видов аллокреадиид сильно отличались (Manter, 1962; Yamaguti, 1971; Brooks, 1992; Choudhury et al., 2002). В период с 2005 по 2020 гг. многие авторы, используя накопленные знания и молекулярно-генетические методы, описали множество новых видов в составе новых родов из семейства Allocreadiidae, а также подтвердили валидность ряда известных видов (Choudhury, Léon-Regagnon, 2005; Curran et al., 2006, 2011,

2012; Choudhury et al., 2007; Pérez-Ponce de León et al., 2007, 2013, 2015, 2016; Petkevičiūtė et al., 2010, 2018; Tkach et al., 2013; Atopkin, Shedko, 2014; Razo-Mendivil et al., 2014 a, b; Bautista-Hernandez et al., 2015; Hernandez-Mena et al., 2016, 2019; Atopkin et al., 2018; Dias et al., 2018; Vainutis, 2020; Faltynkova et al., 2020; Vainutis et al., 2021). Однако ввиду расходящихся взглядов на систематику некоторых видов и родов аллокреадиид многие вопросы относительно их таксономического положения до последнего времени остаются нерешёнными.

**Цель исследования.** Используя морфологический и молекулярно-генетический методы провести таксономическую ревизию палеарктических Allocreadiidae, уточнить филогенетические связи между видами из родов *Acrolichanus* Ward, 1917, *Crepidostomum* Braun, 1900, *Stephanophiala* Nicoll, 1909, *Bunodera* Railliet, 1896 и *Allocreadium* Looss, 1900.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить видовое разнообразие родов *Acrolichanus*, *Crepidostomum*, *Stephanophiala*, *Bunodera* и *Allocreadium* на основании морфологической дифференциации червей каждого рода и реконструировать их межвидовые филогенетические связи с использованием генов 28S рРНК и *cox1* мтДНК.

2. Провести оценку морфологических отличий между родами семейства Allocreadiidae и реконструировать его филогенетические связи, используя фрагмент гена 28S рРНК.

3. На основании изучения морфологии составить модифицированные дифференциальные диагнозы малоизученных таксонов, относящихся к семейству Allocreadiidae.

**Научная новизна.** На основании проведенных исследований подтверждена валидность родов *Acrolichanus* и *Stephanophiala*, которые в прошлом рассматривались как синонимы рода *Crepidostomum*. Описано три новых вида: *Bunodera vytautasi* Atopkin, Sokolov, Shedko, Vainutis et Orlovskaya, 2018, *Allocreadium khankaiensis* Vainutis, 2020, *Crepidostomum*

*achmerovi* Vainutis, Voronova, Urabe, 2021, которые были зарегистрированы в Официальном реестре зоологической номенклатуры Zoobank (Global Names Architecture, USA). На основе вида *Crepidostomum chaenogobii* описан новый для науки род *Hokkaidoinsula* gen. nov. Впервые получено, проанализировано и загружено в международную базу данных Genbank (National Center for Biotechnology Information, USA) 226 новых нуклеотидных последовательностей гена рибосомальной РНК (28S) от 15 видов и гена митохондриальной ДНК (*cox1*) от 9 видов.

На основании новых морфологических и молекулярных данных разработаны модифицированные диагнозы палеарктических родов и видов Allocreadiidae, составлена их определительная таблица, уточнены филогенетические связи в семействе Allocreadiidae и подтверждено его положение в надсемействе Gorgoderoidea подотряда Xiphidiata отряда Plagiorchiida. Пересмотрена гипотеза Мантера (Manter, 1963) о происхождении Allocreadiidae на территории Южной Азии.

На Юге Дальнего Востока России выявлены новые местообитания Allocreadiidae: Артёмовский городской округ – реки Артёмовка и Муравьинка; Надеждинский район – река Нежинка (приток реки Раздольная); Ханкайский район – река Комиссаровка и ключ Поперечный (приток реки Комиссаровка).

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты, полученные в настоящей работе, вносят существенный вклад в изучение видового разнообразия трематод семейства Allocreadiidae Палеарктики, их изменчивости и филогении.

Полученные результаты важны для экологического мониторинга, контролирования эпизоотической ситуации по гельминтозам рыб, практического применения в рыбоводных хозяйствах. Использование в совокупности морфологических дифференциальных диагнозов и молекулярных маркёров позволит корректно определить вид паразита, способного привести к мору рыбы на рыбоводных хозяйствах, выявить

сезонность заболевания и предложить способы предотвращения гельминтных инвазий.

Материалы диссертации могут также послужить основой для подготовки аналитических сообщений, учебных пособий и специальных курсов лекций для бакалавров и магистров биологических направлений ВУЗов.

**Личный вклад автора.** В материалах работы представлены результаты, полученные лично автором, который принимал участие в сборах паразитологического материала из рек Приморского края и южного Сахалина, изготовлении тотальных препаратов трематод, в полном объеме осуществил изучение морфологии, молекулярно-генетический анализ и выполнил анализ филогенетических связей *Allocreadiidae*. Автор принимал непосредственное участие в подготовке публикаций по материалам исследований, представлял результаты работы на конференциях различного уровня.

**Основные положения, выносимые на защиту:**

1. По данным сравнительной морфологии и молекулярно-генетического анализа род *Acrolichanus* является валидным и включает два вида.
2. Комплекс видов «*Crepidostomum metoecus*» является самостоятельным родом *Crepidostomum* Braun, 1900 sensu stricto.
3. Виды, ранее определяемые как *Crepidostomum farionis* и *Crepidostomum chaenogobii*, ввиду морфологической и генетической обособленности, не относятся к роду *Crepidostomum*.
4. Роды *Bunodera* и *Allocreadium* – монофилетические, эволюционно связаны с окунёвыми и карпообразными рыбами-хозяевами соответственно.

**Степень достоверности результатов.** Достоверность результатов обеспечена обширными данными морфометрического анализа и сравнительной морфологии, современными молекулярно-генетическими и

филогенетическими подходами, включая методы статистической обработки данных и биоинформатики, использованием определённых методов с большим числом алгоритмических решений и методов молекулярно-генетического анализа с помощью специализированного программного обеспечения, а также достаточным объёмом выборок. Фактические материалы, представленные в диссертации, соответствуют первичной документации: протоколам исследований. Положения и выводы, выносимые на защиту, подкреплены данными, приведёнными в таблицах и рисунках.

**Апробация результатов работы.** Результаты работы были представлены на 4-й международной конференции по паразитологии «The 4th International Conference on Parasitology», г. Прага, Чешская Республика (2017); международном симпозиуме «Modern achievements in population, evolutionary, and ecological genetics: International symposium», г. Владивосток (2017); конференции-конкурсе молодых ученых ФНЦ Биоразнообразие ДВО РАН, г. Владивосток (2018); Международной научной конференции «Биоразнообразие паразитов», г. Москва (2018); Всероссийской конференции с международным участием «Современная паразитология: основные тренды и вызовы (VI Съезд Паразитологического общества)» г. Санкт-Петербург (2018); 1-й международной конференции по биоразнообразию Восточной Азии, г. Владивосток (2018); 2-й международной конференции по биоразнообразию Восточной Азии, г. Байшань, Китай (2019); IX чтениях памяти профессора Владимира Яковлевича Леванидова, г. Владивосток (2021).

**Публикации.** По результатам исследования опубликовано 13 научных работ: 6 статей в рецензируемых изданиях, рекомендованных действующим списком ВАК, 7 – тезисов докладов на научных конференциях.

**Объём и структура работы.** Диссертация состоит из введения, 4 глав, выводов, списка литературы и 7 приложений. Работа изложена на 175 страницах, включая 10 таблиц и 25 рисунков. Список литературы содержит 340 источников, из которых 270 на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор выражает особую благодарность научному руководителю академику РАН В.В. Богатову за помощь при проведении анализа полученных материалов, подготовке диссертации к защите и всестороннюю поддержку. Автор признателен заведующему лабораторией паразитологии (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, далее – ФНЦ), д.б.н. В.В. Беспрозванных и к.б.н., в.н.с. той же лаборатории Д.М. Атопкину за помощь в освоении методик морфологического и молекулярно-генетического анализа трематод соответственно. Отдельная благодарность за предоставленный материал профессору Т. Симадзу (префектура Нагано, Япония), профессору М. Урабэ (Университет префектуры Сига, Япония), к.б.н., с.н.с. Д.И. Лебедевой (Карельский научный центр РАН, Петрозаводск), профессору А. Хоудхури (Колледж Святого Норберта, Де Пер, США), Е.Л. Воропаевой и к.б.н., с.н.с. С.Г. Соколову (ИПЭЭ имени А.Н. Северцова РАН, Москва), к.б.н., с.н.с. О.М. Орловской (ИБПС ДВО РАН, Магадан), с.н.с. М.Б. Шедько (ФНЦ). Автор выражает искреннюю благодарность д.б.н., г.н.с. А.П. Крюкову (ФНЦ), член-корр. РАН В.В. Юшину (ННЦМБ им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток), д.б.н., профессору Т.Е. Буториной (Дальрыбвтуз), к.б.н., с.н.с. Е.М. Саенко (ФНЦ) за ознакомление с текстом рукописи и полезные замечания, которые позволили улучшить эту работу. Особую благодарность автор выражает к.б.н. А.Н. Вороновой и инженеру-технологу рыбной промышленности Н.Л. Перебейнос за их поддержку и помощь на всех этапах выполнения работы.

## Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### 1.1. Особенности жизненных циклов *Allocreadiidae*

Трематоды семейства *Allocreadiidae* характеризуются триксенным жизненным циклом. Среди представителей этого семейства наиболее изучены жизненные циклы у червей из родов *Allocreadium*, *Crepidostomum* и *Bunodera* (Комарова, 1941; Коваль, 1952, 1955; Peters, 1957; Peters, Le Bonte, 1965; Awachie, 1968; Catalano, 1986; Olsen, 1974; Moravec, 1992; Куперман и др., 1997; Soldanova et al., 2017).

В роли первых промежуточных хозяев выступают двустворчатые моллюски из семейства Шаровковых (*Sphaeriidae* Deshayes, 1855), преимущественно это виды родов *Pisidium* Pfeiffer, 1821, *Sphaerium* Scopoli, 1777, *Musculium* Link, 1807 и *Euglesa* Jenyns, 1832 (Hopkins, 1934; Wisniewski, 1958; Wootton, 1957; Awachie, 1968; Жохов, 1991; Moravec, 1992; Жохов, 1996; Куперман с соавт., 1997; Soldanova et al., 2017). В качестве первых промежуточных хозяев также отмечались виды из других семейств моллюсков: церкарии *Crepidostomum metoecus* были обнаружены в брюхоногих моллюсках *Lymnaea peregra* Müller, 1774 из семейства *Lymnaeidae* Rafinesque, 1815, а церкарии *Bunodera luciopercae* – в брюхоногих моллюсках *Bithynia tentaculata* Linnaeus, 1758 из семейства *Bithyniidae* Gray (Sprehn, 1933; Awachie, 1968). Роль вторых промежуточных хозяев выполняют ракообразные (в частности, бокоплав *Gammaridae*, циклопы *Cyclopidae*, дафнии *Daphniidae*) или личинки амфибиотических насекомых (Wisniewski, 1955, 1958; Moravec, 1982; Caira, Scudder, 1985; Куперман и др., 1997; Шедько, 2003; Bray et al., 2012; Soldanova et al., 2017).

Окончательными хозяевами аллокреадиид являются проходные и пресноводные костистые лучепёрые рыбы. В большинстве своём представители некоторых родов аллокреадиид обладают определённой специфичностью в отношении окончательного хозяина: так, например, виды рода *Allocreadium* заражают преимущественно карповых рыб (*Cyprinidae*);

виды рода *Bunodera* – в основном окунёвых (Percidae) и колюшковых (Gasterosteidae); виды рода *Acrolichanus* паразитируют главным образом в осетровых рыбах (Acipenseridae). Спектр окончательных хозяев рода *Crepidostomum* несколько шире и включает семейства Salmonidae, Nemacheilidae, Cottidae, Gobiidae, Gasterosteidae и Hiodontidae. При этом для видов родов *Allocreadium*, *Bunodera* и *Crepidostomum* отмечены случаи заражения других представителей лучепёрых (Stafford, 1904; Brown, 1927; Hopkins, 1934; Corbett, 1955; Thomas, 1957; Ахмеров, 1960, 1963; Ройтман, 1963; Стрелков, 1971; Иешко и др., 1982; Kohn et al., 1984; Rahkonen, Valtonen, 1989; Lunaschi, Sutton, 1995; Доровских, 1997; Пронин и др., 1998; Moravec, 2002; Muzzall, 2002; Шедько, 2003; Митенев, Шульман, 2006; Молодожникова, Жохов, 2007; Curran, 2008; Жохов, 2010; Поспехов и др., 2014; Костицына, Калачёв, 2014; Ayer, Katahira, 2015; Shimazu, 2016 а, б; Soldanova et al., 2017 и др.). В жизненных циклах некоторых представителей аллокреадиид (*Allocreadium pseudotritoni*, *Bunoderella metterii* и *Creptotrema lynchi*) окончательными хозяевами являются амфибии (Rankin, 1937; Schell, 1964; Brooks, 1976).

## 1.2. Состояние изученности Allocreadiidae

На протяжении XX века система семейства Allocreadiidae строилась на основании морфологии половозрелых червей. Значительный вклад в построение этой системы был сделан А. Лоосом, Э.К. Фаустом, У. Николлом, С.Х. Хопкинсом, Р.М. Кейблом, Г.У. Мантером, К.И. Скрябиным, С. Ямагути, Д. Каира и Т. Богеа (Looss, 1902; Faust, 1918; Nicoll, 1934; Hopkins, 1934; Cable, 1956; Manter, 1962; Коваль, 1966; Yamaguti, 1971; Caira, 1985 б; Caira, Bogéa, 2005). Неоднократные ревизии семейства приводили к описанию новых таксонов разного уровня, часть из которых впоследствии была сведена в синонимы.

Учитывая литературные данные, можно выделить три основных временных периода в разработке систематики семейства Allocreadiidae:

систематические ревизии начала XX века, второй половины XX века и молекулярно-генетические исследования начала XXI века. Первый период был ознаменован исследованиями немецкого зоолога и паразитолога А. Лоосса (Looss, 1902), который внёс существенный вклад в классификацию дигенетических сосальщиков, проанализировав большой массив данных. Лоосс первым систематизировал аллокреадиид в составе подсемейств *Allocreadiinae* и *Bunoderinae*. Затем итальянско-австрийский гельминтолог Стоссих (Stossich, 1903) поднял подсемейство *Allocreadiinae* до ранга семейства *Allocreadiidae*. Немецкий зоолог М. Люэ (Lühe, 1909) придерживался аналогичной классификации.

Во второй период исследований аллокреадиид Кейбл (Cable, 1956) предложил понятие «аллокреадиоидный комплекс», в котором он рассматривал три самостоятельных надсемейства: *Allocreadioidea* Nicoll, 1934, *Lepocreadioidea* Odhner, 1905 и *Opescoeloidea* Cable, 1956. Далее Коваль (1966) привела подробную характеристику семейства *Allocreadiidae* по имеющимся на тот момент данным по морфологии и жизненным циклам этих трематод. По системе Скрыбина с соавт. (1958), Скрыбина и Коваль (1960) и Коваль (1966) семейство *Allocreadiidae* вошло в основу собственного подотряда *Allocreadiata* Skrjabin, Petrow et Koval, 1958, являясь его типовым таксоном. Авторы считали, что целесообразно разделение подотряда на три независимых надсемейства *Allocreadioidea*, *Lepocreadioidea* и *Opescoeloidea*, поддерживая при этом точку зрения Кейбла (Cable, 1956).

Третий период в изучении систематики трематод связан с применением молекулярно-генетических методов, которые зарекомендовали себя как превосходный инструмент для выполнения филогенетического анализа и уточнения таксономического статуса паразитов (Hershkovitz & Lewis, 1996; Coleman, 2000; Coleman & Vacquier, 2002; Álvarez & Wendel, 2003; Müller et al., 2007; Wickramasinghe et al., 2009; Yan et al., 2013).

Первый молекулярный филогенетический анализ *Platyhelminthes* был проведён Д.Т. Литтлвуд (Littlewood et al., 1999) с использованием 101

последовательности гена 18S рРНК для 82 таксонов, при этом была доказана монофилия класса Trematoda. Следом по данным анализа рибосомальных генов 28S и 18S рРНК было выполнено масштабное филогенетическое исследование отношений между трематодами из подкласса Digenea, в результате чего выделен новый подотряд Xiphidiata в составе отряда Plagiorchiida (Olson et al., 2003). В новый подотряд Xiphidiata вошло четыре надсемейства (Allocreadioidea, Gorgoderoidea, Microphalloidea и Plagiorchioidea), главной морфологической особенностью которых является наличие у церкарий стилета в передней части тела (Olson et al., 2003). Семейство Allocreadiidae номинально рассматривалось в надсемействе Allocreadioidea и подотряде Xiphidiata, но молекулярных данных для семейства Allocreadiidae в данном анализе предоставлено не было.

Недавние молекулярные данные по гену 28S рРНК показали, что семейство Allocreadiidae имеет тесную связь с представителями семейств Callodistomatidae и Gorgoderidae из надсемейства Gorgoderoidea Looss, 1901 в составе подотряда Xiphidiata, старшим синонимом которого является подотряд Allocreadiata (Curran et al., 2006; Choudhury et al., 2007; Littlewood et al., 2015; Sokolov et al., 2017; Pérez-Ponce de León, Hernández-Mena, 2019).

За всю историю исследования Allocreadiidae выделено 21 подсемейство, описанного разными авторами: *Allocreadiinae* Looss, 1902; *Bunoderinae* Looss, 1902; *Crepidostomatinae* Dollfus, 1951; *Crepidostominae* Yamaguti, 1958; *Stephanophialinae* Nicoll, 1909; *Megalogoniinae* Yamaguti, 1958; *Urorchinae* Yamaguti, 1958; *Walliniinae* Yamaguti, 1958; *Malagashitreminae* Capron, Deblock, Brigoo, 1961; *Creptotrematinae* Skrjabin et Koval, 1966, *Lepocreadiinae* Odhner, 1905, *Sphaerostomatinae* Poche, 1925, *Coitocaecinae* Poche, 1925, *Stephanochasminae* Nicoll, 1909, *Plesiocreadiinae* Winfield, 1929, *Euryperinae* Manter, 1933, *Anallocreadiinae* Hunter, Bangham, 1932, *Aephnidiogenetinae* Yamaguti, 1934, *Diploproctodaenae* Parv, 1939, *Enenterinae* Yamaguti, 1958, *Orientocreadiinae* Yamaguti, 1958. Подсемейства *Crepidostominae* и *Stephanophialinae* были сведены Скрябиным и Коваль

(1966) в синонимы с *Crepidostomatinae*. Симадзу указывает *Stephanophialinae* Nicoll, 1909, *Crepidostomatinae* Dawes, 1947 и *Crepidostominae* Yamaguti, 1958 как синонимы подсемейства *Crepidostominae* Dawes, 1947 (Shimazu, 1990a). Подсемейства *Allocreadiinae*, *Bunoderinae*, *Megalogoniinae*, *Walliniinae* и *Creptotrematinae* остались в составе семейства *Allocreadiidae*. Остальные 13 подсемейств ошибочно рассматривались внутри семейства *Allocreadiidae* (Schell, 1974; Shimazu, 1990b), в связи с чем были пересмотрены и перенесены в отдельные семейства (Скрябин, Коваль, 1966; Yamaguti, 1971; Shimazu, 1990; Madhavi, Bray, 2018).

В целом в состав семейства *Allocreadiidae* до недавнего времени входило 75 номинальных родов (Carron et al., 1961; Коваль, 1966; Скрябин, Коваль, 1966; Fischthal, Kuntz, 1967; Masy, Berntzen, 1970; Yamaguti, 1958, 1971; Bilqees, 1971, 1972; Caira, 1985b; Brooks, 1992; Cribb, 2002; Caira, Bogéa, 2005; Pérez-Ponce de León et al., 2016). Из них для 13 родов была подтверждена валидность на основе молекулярно-генетического анализа (Pérez-Ponce de León et al., 2020), а ещё 13 родов были переведены в ранг младших синонимов (Скрябин, Коваль, 1966; Yamaguti, 1971; Caira, 1989). Для 9 родов систематическое положение до сих пор остаётся невыясненным ввиду отсутствия молекулярных данных (Pérez-Ponce de León et al., 2016), остальные 40 родов были перенесены в другие семейства (определитель «Keys to the Trematoda», 1–3 тома). Учитывая многие систематические работы, семейство *Allocreadiidae* на сегодняшний день насчитывает около 220 номинальных видов (Коваль, 1966; Скрябин, Коваль, 1966; Yamaguti, 1958, 1971; Caira, 1985b; Curran, 2008; Curran et al., 2011; Pérez-Ponce de León et al., 2016; Atopkin et al., 2018; Vainutis, 2020; Faltýnková et al., 2020; da Silva et al., 2020).

### 1.3. Таксономические проблемы в классификации *Allocreadiidae*

Имеющиеся расхождения в определении таксономического статуса трематод, основанные, с одной стороны, на морфологических показателях, а с другой, – на молекулярных данных, создают проблемы в решении вопросов таксономии и систематики в подотряде *Xiphidiata*. В 1956 году американский трематодолог Кейбл (Cable, 1956) ввёл понятие «аллокреадиоидная проблема» и предпринял попытку её разрешить, основываясь на знаниях о жизненных циклах трематод из «аллокреадиоидного комплекса», в который автором были переведены надсемейства *Allocreadioidea*, *Lepocreadioidea* и *Opresoeleidea*. Ранее Дольфю (Dollfus, 1949) провёл сравнительный анализ церкарий офтальмоксифидиоцеркарного (кутикула без шипов) и офтальмотрихоцеркарного (шиповидная кутикула) типов и тем самым установил границы надсемейства *Allocreadioidea*, в котором он рассматривал следующие роды: офтальмоксифидиоцеркарии – *Allocreadium*, *Crepidostomum*, *Megalogonia* Surber, 1928; офтальмотрихоцеркарии – *Lepocreadium* Stossich, 1904, *Pharyngora* Lebour, 1908. Кейбл (1956) отмечал, что «аллокреадиоидную проблему» решить невозможно из-за несоответствия жизненных циклов видов *Allocreadium isoporum* и *A. ictaluri*. У первого вида церкарии офтальмоксифидиоцеркарного типа развиваются в двустворчатых моллюсках (Looss, 1894; Petkevičiūtė et al., 2010); а церкарии вида *A. ictaluri* – лепокреадиоидного типа – в брюхоногих (Seitner, 1951). Позже по данным секвенирования гена 28S рРНК *A. ictaluri* был переведён в род *Polylekithum* (Curran et al., 2006; Barger, 2012), при этом было отмечено значительное отличие от аллокреадиид представителей рода *Polylekithum*, который занимает положение, близкое к роду *Encyclometra* из семейства *Encyclometridae* в составе надсемейства *Gorgoderoidea*.

На основе далеко не полных материалов, характеризующих циклы развития *A. isoporum* и *A. ictaluri*, Кейбл (Cable, 1956) пришёл к заключению, что внутри «аллокреадиоидного комплекса» намечаются три главные группы (семейства *Allocreadiidae* (Looss, 1902), *Lepocreadiidae* Nicoll, 1934 и

Opescoelidae Ozaki, 1925), которые можно рассматривать в трёх самостоятельных надсемействах. Среди наиболее важных морфологических отличий Кейбл выделял типы церкарий каждого отдельного семейства: у Allocreadiidae – офтальмоксифидиоцеркарии, у Leroscreadiidae – трихоцеркарии, у Opescoelidae – котиломикроцеркарии. Таким образом, Кейбл поместил эти семейства в соответствующие им надсемейства Allocreadioidea, Leroscreadioidea и новое – Opescoeloidea.

Согласно системе Скрябина и Коваль (Скрябин, Коваль, 1966; Скрябин, 1974), надсемейство Allocreadioidea состоит из семейств: Allocreadiidae, Bunoderidae, Walliniidae, Enenteridae, Anenterotrematidae, Trematobrienidae и Liliatrematidae. Первый молекулярный филогенетический анализ по родам *Metadelphis* и *Anenterotrema* (семейство Anenterotrematidae) показал, что эти роды входят в состав семейства Dicrocoeliidae из надсемейства Gorgoderoidea (Tkach et al., 2018). Молекулярные данные для представителей семейства Trematobrienidae до сих пор получены не были. Для семейства Enenteridae с родами *Enenterum*, *Proenenterum* и *Koseiria* были приведены молекулярные данные, подтверждающие его валидный статус в составе надсемейства Leroscreadioidea (Bray, Cribb, 2001, 2012; Bray et al., 2009; Huston et al., 2019). По результатам филогенетического анализа Соколовым с соавт. (Sokolov et al., 2020) было установлено, что род *Liliatrema* (Liliatrematidae) входит в состав семейства Opisthorchiidae надсемейства Opisthorchioidea.

Согласно Скрябину и Коваль (1966), а также Скрябину (1974) семейство Bunoderidae включает подсемейства Bunoderinae, Crepidostomatinae и Creptotrematinae, а семейство Walliniidae – единственное подсемейство Walliniinae (приложение I). Молекулярными данными было подтверждено, что роды, составляющие эти подсемейства, входят в семейство Allocreadiidae, тем самым названия Bunoderidae и Walliniidae являются синонимами наименования семейства Allocreadiidae (Choudhury et al., 2007; Pérez-Ponce de León et al., 2007; Petkevičiūtė et al., 2010; Pérez-Ponce de León et al., 2015; Petkevičiūtė et al., 2018; Hernández-Mena et al., 2019).

В последней опубликованной таксономической ревизии трематод, основанной на их жизненных циклах и морфологии, надсемейство *Allocreadioidea* рассматривалось как валидное и включало семейства *Allocreadiidae*, *Batrachotrematidae*, *Opescoelidae* и *Opistholebetidae* (Caira & Vogéa, 2005). Несмотря на отсутствие молекулярных данных для аллокреадиид, Олсон с соавт. (Olson et al., 2003) указывали четыре семейства (*Allocreadiidae*, *Opescoelidae*, *Opistholebetidae*, *Brachycladiidae*) в составе *Allocreadioidea* подотряда *Xiphidiata*. Только в 2015 году на основе накопленных молекулярных данных Литтлвуд с соавт. (Littlewood et al., 2015) провели расширенный филогенетический анализ отрядов и подотрядов подкласса дигенетических сосальщиков и дополнили имеющиеся данные по систематике внутри подотряда, выделив ещё два надсемейства: *Opescoeloidea* Cable, 1956 и *Brachycladioidea* Odhner, 1905. Бахоум с соавт. (Bakhoum et al., 2017) перенесли семейство *Allocreadiidae* в надсемейство *Gorgoderoidea*, ссылаясь на сперматологические (Quilchini et al., 2007), молекулярно-генетические (Choudhury et al. 2007; Curran et al., 2006) и кариологические исследования (Petkevičiūtė, Stanevičiūtė, 2008).

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### 2.1. Получение паразитологического материала

Материалом для исследования послужили собственные сборы трематод (287 особей), представляющие пять родов семейства Allocreadiidae: *Acrolichanus*, *Crepidostomum*, *Stephanophiala*, *Bunodera* и *Allocreadium*. Кроме того, в работе использован коллекционный паразитологический материал (103 особи) из рек и озёр Дальнего Востока, Сибири, европейской части России, относящийся ко всем вышеупомянутым родам (рис. 1), а также трематоды из Северной Америки (штат Висконсин), которые были исследованы для уточнения таксономического положения евразийских видов. Самостоятельный сбор материала осуществляли при вскрытии кишечника рыб, отловленных с помощью различных орудий (сети рыболовные, сачок, ловушки).

Две нуклеотидные последовательности фрагмента гена 28S рРНК *Acrolichanus* sp. 1 из Северной Америки (озеро Уиннебейго) были предоставлены профессором А. Хоудхури (Колледж Святого Норберта, Де Пер, США), *Acrolichanus auriculatus* из Сибири (река Иртыш) – Е.Л. Воропаевой (Центр Паразитологии ИПЭЭ имени А.Н. Северцова РАН, Москва) (табл. 1). Для молекулярно-генетического исследования *Acrolichanus* sp. 1 из Хабаровского края (река Амур) был изучен материал из коллекции ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, собранный М.Б. Шедько, который опубликован в работе Атопкина с соавторами (Atopkin et al., 2020).

**Таблица 1.** Образцы трематод рода *Acrolichanus*

Вид	n*	Хозяин	Страна, регион	Локалитет
<i>Acrolichanus</i> sp. 1	8	<i>Huso dauricus</i>	Россия, Хабаровский край	р. Амур
	4	<i>Acipenser schrenckii</i>		Амурский лиман
	4			
<i>A. auriculatus</i>	3	<i>Acipenser ruthenus</i>	Россия	р. Иртыш
	2	<i>Acipenser rubicundus</i>	США, Висконсин	оз. Уиннэбэйго

\*n – Размер выборки

Трематоды рода *Crepidostomum* были собраны автором диссертации от рыб из семейств лососёвых, колюшковых и немахеиловых, а также бокоплавов, отловленных в реках Муравьинка, Комиссаровка, Артёмовка в Приморском крае и в реках южного Сахалина (табл. 2, 3; рис. 1).

**Таблица 2.** Образцы трематод рода *Crepidostomum* с южного Сахалина

Вид	n*	Хозяин	Локалитет	Водоём
<i>C. metoecus</i>	1	<i>Salvelinus curilus</i>	Сахалин, пос. Сокол	р. Белая
	7	<i>Pungitius tymensis</i>		
<i>C. nemachilus</i>	1	<i>Barbatula toni</i>		
<i>Crepidostomum</i> sp.	4	<i>Gammarus</i> sp.		
	5			
<i>C. chaenogobii</i>	4			
	6	<i>Pungitius tymensis</i>		
<i>C. nemachilus</i>	8	<i>Barbatula toni</i>	Сахалин, г. Южно-Сахалинск	приток р. Сусуя
<i>C. metoecus</i>	1			
	4	<i>Pungitius tymensis</i>	Сахалин, пос. Сокол	ручей Ключ Тёплый (приток р. Белая)
	1	<i>Salvelinus curilus</i>		

\*n – Размер выборки

Коллекционные образцы *C. metoecus* из рек Приморского края (Максимовка, Амгу, Кедровая, Стеглянуха, Ключ, Кузнецовка) были собраны с.н.с. лаборатории паразитологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН М.Б. Шедько. Материал опубликован в работе Атопкина и Шедько (Atopkin, Shedko, 2014).

**Таблица 3.** Образцы трематод рода *Crepidostomum* с юга Дальнего Востока России

Вид	n*	Хозяин	Локалитет	Водоём
<i>C. achmerovi</i>	7	<i>Barbatula toni</i>	Приморский край, Ханкайский район	р. Комиссаровка
<i>C. metoecus</i>	1	<i>Barbatula toni</i>	Приморский край, Тернейский район	р. Максимовка
	7		Приморский край, Шкотовский район	р. Стеглянуха
			Приморский край, Артёмовский округ	р. Ключ р. Артёмовка
	7	<i>Gammarus sp.</i>	Приморский край, Артёмовский округ	р. Муравьинка
	1	<i>Cottus szanaga</i>	Приморский край, Тернейский район	р. Максимовка
	1	<i>Salvelinus leucomaenis</i>	Приморский край, Тернейский район	р. Кузнецовка
	1	<i>Salvelinus curilus</i>	Приморский край, Надеждинский район	р. Кедровая

\*n – Размер выборки

Образцы *C. metoecus* из Японии, (о-в Хоккайдо, реки Мамачи, Тавараматцу, Тобэцу) были предоставлены профессором Т. Симадзу (префектура Нагано) (табл. 4).

**Таблица 4.** Образцы трематод *Crepidostomum metoecus* из рек о-ва Хоккайдо, Япония

Вид	n*	Хозяин	Локалитет	Водоём
<i>C. metoecus</i>	1	<i>Cottus amblystomopsis</i>	г. Саппоро	р. Тобэцу
	5	<i>Oncorhynchus masou</i>	г. Читосэ	р. Мамачи
	6	<i>Salmo trutta</i>		
	8	<i>Barbatula toni</i>		
	4	<i>Salvelinus leucomaenis</i>	г. Накасибэцу	р. Тавараматцу
	11	<i>Salvelinus malma</i>		

\*n – Размер выборки

Трематоды *Stephanophiala farionis* были собраны автором работы от лососёвых рыб, выловленных в реках южного Сахалина. Образцы *S. farionis* из рек Максимовка, Амгу и Кедровая (Приморский край) собраны с.н.с. лаборатории паразитологии ФНЦ Биоразнообразие ДВО РАН М.Б. Шедько; из рек Мамачи и Тавараматцу (о-в Хоккайдо, Японии) – профессором Т. Симадзу (префектура Нагано) (табл. 5).

**Таблица 5.** Образцы трематод *Stephanophiala farionis* из рек Приморского края, Южного Сахалина и о-ва Хоккайдо (Япония)

Вид	n*	Хозяин	Локалитет	Водоём
<i>S. farionis</i>	10	<i>Oncorhynchus masou</i>	Приморский край, Тернейский район	р. Максимовка
				р. Амгу
			Приморский край, Надеждинский район	р. Кедровая
	1	<i>Salvelinus leucomaenis</i>	Сахалин, пос. Сокол	р. Белая
	9	<i>Oncorhynchus masou</i>		руч. Ключ Тёплый (приток р. Белая)
	2	<i>Salvelinus malma</i>		
	5	<i>Oncorhynchus masou</i>		г. Читосэ
3	г. Накасибэцу		р. Тавараматцу	

\*n – Размер выборки

Образцы *Bunodera acerinae* из Тверской области (река Тверца) собраны к.б.н., с.н.с. Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН С.Г. Соколовым; *B. luciopercae* из Карелии (река Каменная) – к.б.н., с.н.с. Карельского научного центра РАН Д.И. Лебедевой; *B. vytautasi* из Магаданской области (река Чёрная) – к.б.н., с.н.с. Института биологических проблем Севера ДВО РАН О.М. Орловской; *B. mediovitellata* с Камчатки (река Азабачья) – с.н.с. лаборатории паразитологии ФНЦ Биоразнообразие

ДВО РАН М.Б. Шедько (табл. 6, рис. 1). Весь указанный выше материал опубликован в работе Атопкина с соавторами (Atopkin et al., 2018).

**Таблица 6.** Образцы трематод рода *Bunodera*

Вид	n*	Хозяин	Локалитет	Водоём
<i>B. acerinae</i>	8	<i>Gymnocephalus cernuus</i>	Тверская область	р. Тверца
<i>B. luciopercae</i>	3	<i>Thymallus thymallus</i>	Карелия, Костомукшский городской округ	р. Каменная
<i>B. vytautasi</i>	4	<i>Pungitius pungitius</i>	Магаданская область	р. Чёрная
<i>B. mediovitellata</i>	2	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Камчатка	р. Азабачья

\*n – Размер выборки

Источником паразитологического материала по роду *Allocreadium* являлись карповые рыбы (*Phoxinus phoxinus*, *Rhynchocypris lagowskii*, *Hemibarbus labeo*, *Carassius auratus*), выловленные в реках Нежинка и Комиссаровка в Приморском крае (табл. 7, рис. 1) (Vainutis, 2020). Материал по роду *Allocreadium* от рыб из реки Арсеньевки (бассейн реки Уссури, Приморский край) был предоставлен д.б.н. В.В. Беспрозованных.

**Таблица 7.** Образцы трематод рода *Allocreadium*

Вид	n*	Хозяин	Локалитет	Водоём
<i>Allocreadium</i> sp. 1	2	<i>Phoxinus phoxinus</i>	Надеждинский район	р. Нежинка (приток реки Раздольная)
<i>A. khankaiensis</i>	4	<i>Rhynchocypris oxucephalus</i>	Ханкайский район	Ключ Поперечный (приток реки Комиссаровка)
<i>A. hemibarbi</i>	51	<i>Hemibarbus labeo</i>		р. Комиссаровка
<i>A. khankaiensis</i>	155	<i>Rhynchocypris oxucephalus</i>		
<i>Allocreadium</i> sp. 2	17	<i>Carassius auratus</i>	Яковлевский район	р. Арсеньевка (неподалёку от деревни Яблоновка)

\*n – Размер выборки

В настоящем исследовании для выборок трематод рода *Crepidostomum* используются обозначения “палеарктические” и “североамериканские”. В группу палеарктических видов входят виды *C. metoecus*, *C. nemachilus*, *C. achmerovi*, *C. oschmarini*, *C. brinkmanni*, *C. chaenogobii*, *C. farionis* и *C. pseudofarionis*, распространённых в европейской и азиатской частях России, а также в Украине, Финляндии и странах Северной Европы. Соответственно, к североамериканским видам относятся найденные исключительно на территории Северной Америки *C. affine*, *C. illinoiense*, *C. cornutum*, *C. auritum* и *C. cooperi*. Род *Crepidostomum* при включении в него всех палеарктических и североамериканских видов обозначается как *sensu lato* (s. l.).

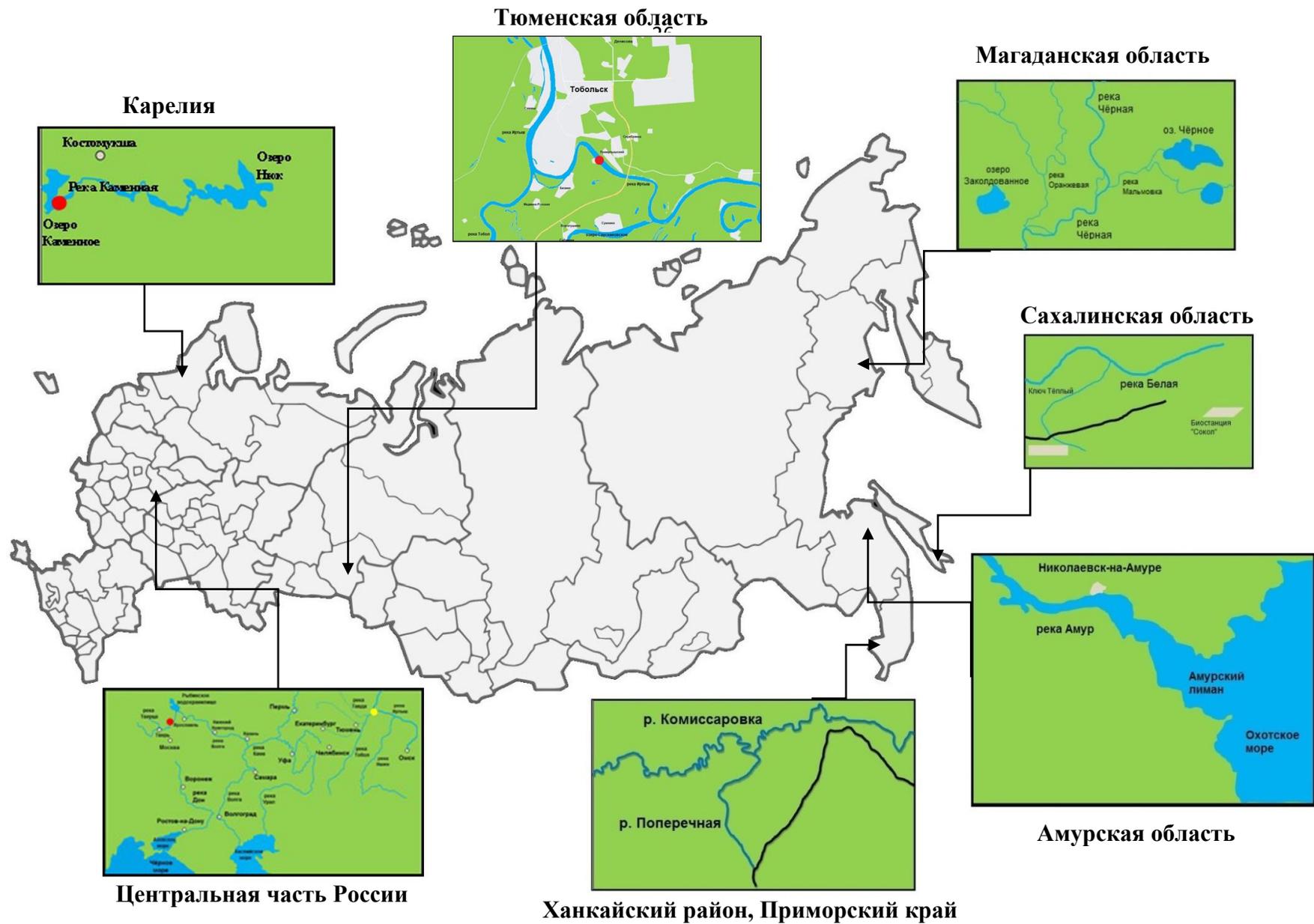


Рисунок 1. Карта России с отмеченными местами сбора паразитологического материала

## 2.2. Морфологический анализ

Червей, извлеченных из кишечника рыб, промывали в дистиллированной воде, фиксировали в 70% этаноле и хранили при температуре +4°C. Изготовление препаратов для морфологического анализа проводили по общепринятым методам (Скрябин, 1928; Быховская-Павловская, 1952, 1985). При этом образцы помещали в дистиллированную воду для удаления спирта. Через сутки их окрашивали в квасцовом кармине на протяжении 15–20 мин. Затем паразитов обезвоживали в серии спиртов по градации 75%, 85%, 96% (последний дважды) и помещали в пробирку с абсолютным спиртом на сутки. На следующий день червей осветляли в гвоздичном масле и располагали на предметном стекле с нанесённым на него канадским бальзамом.

Видовая идентификация трематод родов *Crepidostomum* и *Stephanophiala* из рек южного Сахалина была проведена с.н.с. лаборатории паразитологии ФНЦ Биоразнообразия М.Б. Шедько. Рисунки трематод были сделаны с помощью микроскопа Labomed-4 при увеличении 4X, 10X, 20X, 40X и отредактированы в программе Adobe Photoshop. Измерения проводили с помощью окуляр-микрометра, используя увеличения 4X, 10X, 20X, 40X для замеров различных структур тела червей. Результаты измерений приведены в миллиметрах и даны как диапазон, за которым следует среднее значение в скобках. Если за длиной следует ширина, два измерения разделяются знаком «×». СЭМ-фотографии половозрелых червей из рода *Allocreadium* получены с помощью автоэмиссионного СЭМ MERLIN (CARL ZEISS, Германия) на базе ЦКП "Биотехнология и генетическая инженерия" ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН.

Голотипы и паратипы видов, описанных с территории Приморского края, хранятся в паразитологической коллекции ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток, Россия.

### 2.3. Молекулярно-генетический анализ

Для уточнения сходства или различий исследуемых трематод применялся метод расчёта генетических дистанций (далее – г. д.) как по рибосомальным, так и по митохондриальным генам. В современной литературе приведено немало свидетельств использования этого метода для генов 28S рРНК и *cox1* мтДНК (Zamparo et al., 2011; Georgieva et al., 2013; Gonzalez et al., 2013; Martinez-Aquino et al., 2013; Locke et al., 2015).

Скорость эволюции ядерного гена 28S рРНК, большой рибосомной субъединицы РНК, достаточно медленна и позволяет использовать этот маркёр для разрешения филогенетических связей на более высоких таксономических уровнях, например, на уровне Platyhelminthes (Littlewood et al., 1999; Olson et al., 2003; Littlewood et al., 2015; Junio da Graça et al., 2016; Pérez-Ponce de León, Hernández-Mena, 2019). В составе гена 28S рРНК выделяют три домена разной степени изменчивости (D1-D3) и разной длины, что бесспорно даёт этому маркёру неоспоримые преимущества для филогенетического анализа, так как даже небольшого участка варибельного домена будет достаточно для получения надёжного таксономического результата. Варибельные домены D1-D3 содержатся на 5'-конце гена 28S рРНК, из которых домен D1 является самым коротким (190 п.н.), но при этом характеризуется самой высокой степенью варибельности (Barker et al. 1993; Shylla et al., 2013).

Известно, что значения г. д. по гену цитохром-оксидазы являются более высокими по сравнению с таковыми у рибосомальных маркёров (Georgieva et al., 2013; Gonzalez et al., 2013; Voronova & Chelomina, 2018). Например, Лок с соавт. (Locke et al., 2015) проанализировали большой объём материала по роду *Clinostomum* (семейство Clinostomidae, отряд Diplostomida), в котором было задействовано 188 последовательностей гена *cox1* мтДНК из 206 метацеркарий, 40 зрелых особей и одной церкарии. Для всей выборки по гену *cox1* значения межвидовых генетических дистанций варьировали от 0 до 21.05%.

### 2.3.1. Выделение тотальной ДНК

Черви, отобранные для молекулярно-генетического анализа, хранились в 96% этаноле при температуре +4°C. Выделение ДНК метацеркарий и половозрелых особей паразитов выполняли с помощью метода щелочного лизиса (Hot Sodium Hydroxide and Tris – HotSHOT) (Truett et al., 2006). Образцы, предварительно отмытые от спирта в 10 мкл буфера для щелочного лизиса HotSHOT-1 (25 mM NaOH и 0,2 mM EDTA, pH=12), инкубировали в том же растворе в течение 30 мин при 96°C. После чего их охлаждали до 10°C в течение 10 мин и добавляли нейтрализующий буфер HotSHOT-2 (40mM Tris-HCl, pH=5). Полученный раствор ДНК хранили при температуре –20°C.

### 2.3.2. Амплификация и секвенирование по методу Сэнгера

Полимеразная цепная реакция проводилась на амплификаторах фирмы «Эппендорф» – Master Cycler Gradient (Германия). Для амплификации фрагмента гена 28S рРНК использовали праймеры Dig12 (5`-AAG CAT ATC ACT AAG CGG-3`) и 1500R (5`-GCT ATC CTG AGG GAA ACT TCG-3`) (Tkach et al., 2003). Для разведения реакционной смеси применяли пробирки на 0.5 мл. Смесь объёмом 20 мкл содержала 11.9 мкл стерильной H<sub>2</sub>O, 2 мкл Taq-буфера, 2 мкл dNTP, по 0.5 мкл каждого праймера, 0.1 мкл Taq-полимеразы, 3 мкл тотальной ДНК.

Амплификацию фрагмента гена *cox1* мтДНК проводили с использованием прямого праймера JB3 (5`-TTTTTTGGGCATCCTGAGGTTTAT-3`) (Morgan, Blair, 1998) и обратного праймера CO1-R trema (5`-CAACAAATCATGATGCAAAAGG-3`) (Miura et al., 2005).

Для амплификации гена 28S рРНК были использованы следующие температурные и временные параметры: предварительная денатурация – 94°C, 1 мин, далее в течение 30 циклов: денатурация 94°C, 15 с; отжиг праймеров проходил при температуре 55°C, 30 сек; элонгация – при 72°C, 120 сек, затем охлаждали до 4°C.

Амплификацию участка гена *cox1* мтДНК проводили при следующих условиях: предварительная денатурация – 94°C, 1 мин, далее реакция проводилась в течение 30 циклов: денатурация 94°C, 15 с; отжиг праймеров проходил при температуре 50°C, 30 сек; элонгация – при 72°C, 120 сек, затем охлаждали до 4°C.

Наличие амплифицируемого фрагмента проверяли методом электрофореза в 1.5% агарозном геле, содержащим бромистый этидий (3,8-диамино-5-этил-6-фенилфенантридиум бромид) в TBE буфере. Для определения размера амплифицированного участка был использован контрольный маркерный фрагмент (Ladder 100 – 1000 п.н. ДНК, ООО «Интерлабсервис», Москва). Визуализация продуктов ПЦР была проведена в УФ-свете.

Определение последовательностей полученных фрагментов генов проводили с помощью ген-специфичных праймеров, которые использовали для амплификации, и с внутренними праймерами по схеме гнездовой ПЦР (табл. 8).

Секвенирование фрагментов осуществляли по методу Сэнгера с помощью набора реактивов BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, США) по методике производителя. Для реакции секвенирования была использована следующая смесь общим объёмом 10 мкл: 4.25 мкл dH<sub>2</sub>O, 1.25 мкл буфера для секвенирования, 1 мкл смеси красителя BigDye для секвенирования, 0.5 мкл 10 мкМ каждого праймера, 3 мкл ПЦР-продукта.

Реакцию осуществляли в течение 35 циклов, включающих этапы: денатурация – 96°C, 1 мин; отжиг праймера – при 55°C, 5 сек; элонгация – при 60°C, 4 мин.

**Таблица 8.** Внутренние праймеры для секвенирования фрагмента гена 28S рРНК

Праймеры	Последовательность (5' – 3')	Ориентация	Ссылка
28S			
300F	AGGGTTCGATTCCGGAG	Прямые	Lockyer et al., 2003
900F	CCGTCTTGAAACACGGACCAAG		
ECD2	CCTTGGTCCGTGTTTCAAGACGGG	Обратные	
1200R	GGGCATCCACAGACCTG		

Для очистки продуктов реакции секвенирования на объем 10 мкл добавляли 1 мкл 0.125 М ЭДТА, 1 мкл ацетата натрия (CH<sub>3</sub>COONa), 12 мкл изопропанола или 36 мкл 96% этанола. Полученную смесь перемешивали и инкубировали при –20°C в течение 20 мин, затем центрифугировали 30 мин при 13200 об/мин и сливали супернатант. Следующим этапом проводили одну отмывку 70% спиртом, центрифугировали 10 мин при скорости 13200 об/мин и сливали супернатант, затем высушивали 30 мин при 37°C или 15 мин при 60°C.

Непосредственно перед секвенированием к осадку добавляли 12 мкл формамида Hi-DiTM (англ. highly deionized formamide), далее проводили денатурацию при 95°C в течение 3 мин с последующим охлаждением до +4°C. Считывание продуктов реакции секвенирования осуществляли с помощью генетического анализатора ABI 3130 (Applied Biosystems, США) на базе ЦКП ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН.

### 2.3.3. Филогенетический анализ

Сборку и выравнивание нуклеотидных последовательностей осуществляли с помощью пакета MEGA 7.0 (Kumar et al., 2016). Полученные нуклеотидные последовательности визуализировали с использованием программного обеспечения FinchTV 1.4.0. (Geospiza, Inc., США) для выявления ошибок считывания при секвенировании.

Генетические дистанции ( $d$ ) между таксонами рассчитывали по методу Тамуры-Ней (Tamura, Nei, 1993), основываясь на значениях попарных нескорректированных  $p$ -дистанций (число нуклеотидных различий на сайт или доля не совпадающих при выравнивании остатков), также в программе MEGA 7 (Kumar et al., 2016).

Внутриродовые филогенетические связи видов аллокреадиид по данным ядерной рРНК и мтДНК реконструировали с помощью метода Байесовского Вывода (BI) в программе MrBayes 3.1 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003).

Модель нуклеотидных замен для алгоритма BI подбирали в программном обеспечении jModeltest 3.7 (Posada, 2008) посредством теста отношения правдоподобия (англ. – likelihood ratio test, LR), используя байесовский информационный критерий (BIC) (Posada, Buckley, 2004). Для алгоритма BI (метод Байесовского Вывода) по фрагментам генов 28S рРНК (1252 п.н.) и *cox1* (744 п.н.) применяли модель TIM3+I+G.

**ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНО-  
ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ  
РОДОВ СЕМЕЙСТВА ALLOCREADIIDAE**

Тип Плоские черви – Platyhelminthes Gegenbaur, 1859

Класс Трематоды – Trematoda Rudolphi, 1808

Подкласс Дигенетические сосальщики – Digenea Carus, 1863

Отряд Plagiorchiida La Rue, 1957

Подотряд Xiphidiata Olson, 2003

Надсемейство Gorgoderoidea Looss, 1901

Семейство Allocreadiidae (Looss, 1902) Stossich, 1903

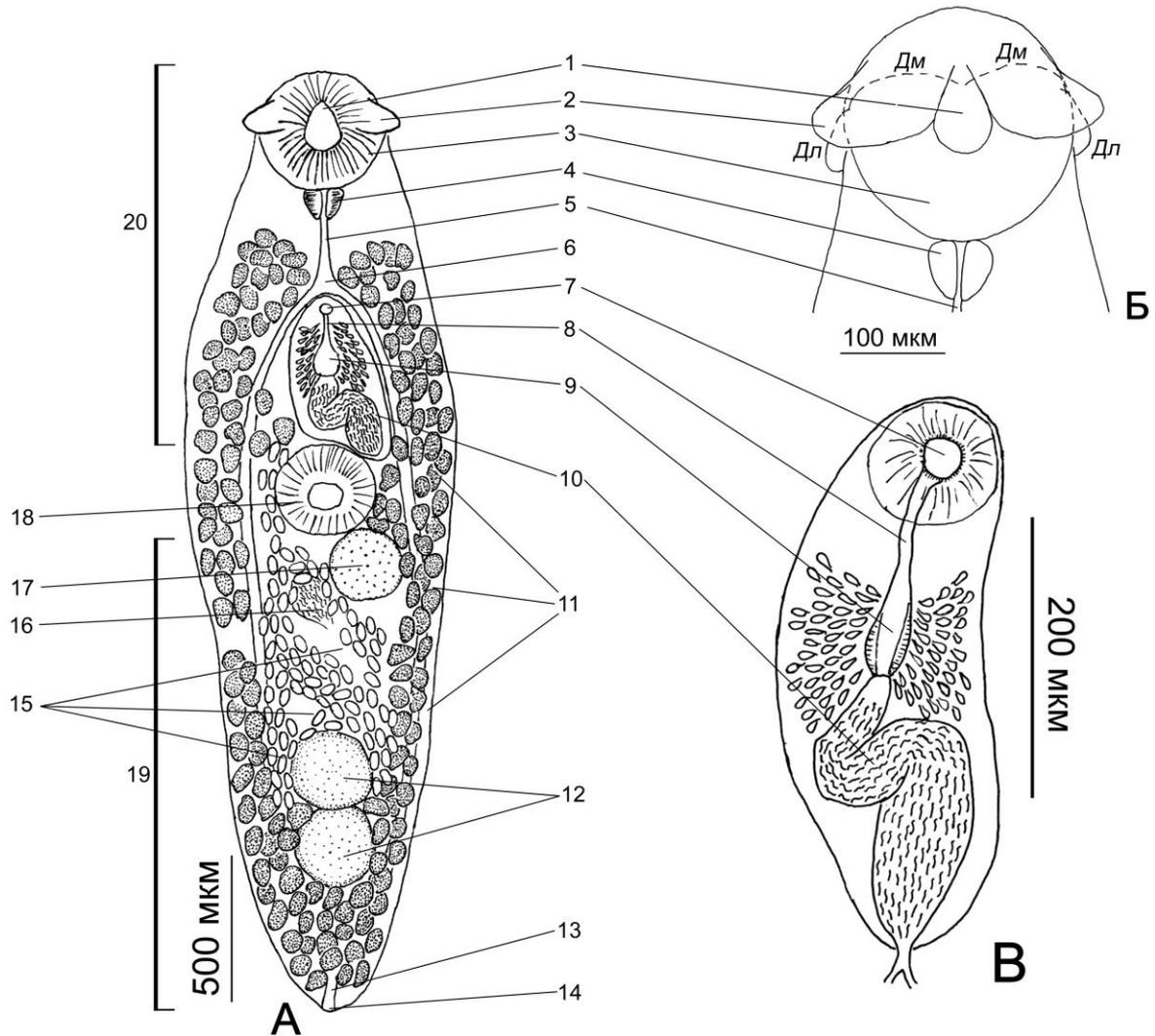
Синонимы: Bunoderidae Nicoll, 1914; Walliniidae Skrjabin et Koval, 1966;

Crepidostomidae García Magaña et López Jiménez, 2008

Типовой род: *Allocreadium* Looss, 1900

Общими признаками для Allocreadiidae являются две присоски – ротовая и брюшная, локализованные в передней трети тела; остатки глазных пятен; два семенника (цельнокрайние или лопастевидные), распределённые друг за другом по средней линии тела или у некоторых родов наискось; мускульная половая бурса с помещённым в неё семенным пузырьком; яичник (цельнокрайний или лопастевидный), расположенный перед двумя семенниками; петлевидная матка в пределах от заднего конца тела или семенников до брюшной присоски; желточные фолликулы, имеющие протяжённость от заднего конца тела до брюшной присоски или уровня глотки, или ограниченные в средней части тела; экскреторный пузырь I- или Y-образный (Скрябин, Коваль, 1966; Cairn, Vogéa, 2005) (рис. 2). Кроме того, от других трематод аллокреадииды отличаются характерными выростами кутикулы на переднем конце тела или сосочками (лат. papillae). Палеарктические роды *Acrolichanus*, *Bunodera*, *Crepidostomum*, *Stephanophiala* и неоарктический род *Megalogonia* имеют три пары сосочков: два дорсомедиальных, два дорсолатеральных и два вентролатеральных

(Hopkins, 1934; Скрябин и Коваль, 1966; Yamaguti, 1971; Caira, 19856; Choudhury, 1997). Род *Bunoderella* имеет две пары сосочков: одна – вентролатеральная, другая – дорсолатеральная (Schell, 1964; Anderson et al., 1965; Коваль, 1966), а виды неотропических родов *Creptotrematina* и *Auriculostoma* – всего одну пару вентральных сосочков (Freitas, 1941a, б; Скрябин, Коваль, 1966; Scholz et al., 2004; Curran, 2008). Палеарктический



**Рисунок 2.** Общий план строения представителей семейства Alloscreadiidae на примере вида *Acrolichanus* sp. 1 из реки Амур. А – общий вентральный вид; Б – передний конец тела; В – половая бурса. Обозначения: 1 – ротовое отверстие; 2 – вентролатеральные сосочки; 3 – ротовая присоска; 4 – глотка; 5 – пищевод; 6 – развилка кишечника; 7 – половое отверстие; 8 – эякуляторный проток; 9 – простатическая часть; 10 – семенной пузырь; 11 – желточник; 12 – семенники; 13 – экскреторный пузырь; 14 – экскреторное отверстие; 15 – матка; 16 – семяприёмник; 17 – яичник; 18 – брюшная присоска; 19 – задняя часть тела; 20 – передняя часть тела; Дл – дорсолатеральные сосочки; Дм – дорсомедианные сосочки.

род *Allocreadium* и неотропические роды *Margotrema*, *Paracreptotrema*, *Paracreptotrematoides*, *Pseudoparacreptotrema* и *Wallinia* являются исключением и относятся к несосочковым аллокреадидам (Коваль, 1966; Khalil, 1972, Pérez-Ponce de León, 2001; Pérez-Ponce de León et al., 2007).

По литературным данным и результатам проведённого молекулярно-генетического исследования семейство Allocreadiidae в Палеарктике насчитывает 6 валидных родов, из которых валидность 4-х родов – *Acrolichanus*, *Bunodera*, *Allocreadium* и *Crepidostomum* – была подтверждена ранее (Petkeviciute et al., 2010; Bray et al., 2012; Tkach et al., 2013; Atopkin, Shedko, 2014; Atopkin, Sokolov, Shedko et al., 2018; Atopkin, Sokolov, Vainutis et al., 2020; Vainutis, 2020), а валидность ещё 2-х родов – *Stephanophiala* и *Hokkaidoinsula* gen. nov. – была обоснована автором диссертации на основе филогенетического анализа.

В целом для палеарктических родов в настоящее время известно около 90 номинативных видов, из которых по молекулярно-генетическим данным подтверждена валидность только для 20 видов, в том числе для 11 видов по результатам настоящего исследования, из которых 3 вида описаны как новые для науки: *B. vytautasi* Atopkin, Sokolov, Shedko, Vainutis et Orlovskaya, 2018; *Al. khankaiensis* Vainutis, 2020, *C. achmerovi* Vainutis, Voronova, Urabe, 2021.

### 3.1. Род *Acrolichanus* Wedl, 1857

Синоним: *Acrodactyla* Stafford, 1904 (nomen praeoccupatum)

Типовой вид: *Acrolichanus auriculatus* (Wedl, 1857) Ward, 1917

Типовой хозяин: стерлядь *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758

Типовое местонахождение: оз. Байкал, Россия

**Замечания.** Уорд (Ward, 1917) обосновал род *Acrolichanus* с указанием в нём *A. auriculatus* и *A. petalocus* (Wedl, 1857) Ward, 1917, что также поддержал Похе (Poche, 1925) на основе сравнительного морфологического анализа. В 1934 году Хопкинс (Hopkins, 1934) перевёл *A. auriculatus* в род *Crepidostomum*, а название вида *A. petalocus* свёл в синонимы с названием

*Crepidostomum lintoni*. Затем, в 1944 г., Кэу (Kaw, 1944) свёл название *C. lintoni* в синонимы с *C. auriculatum*. Эта синонимия получила признание специалистов (Шульман, 1954; Slusarski, 1958; Yamaguti, 1971; Скрыбина, 1974; Caira, 1985б; Brooks, 1992; Choudhury, 1997; Atopkin et al., 2020), при этом Сцидат (Szidat, 1954), Скрыбин и Коваль (1966) считали род *Acrolichanus* валидным и включали в него 2 вида: *A. auriculatus* и *A. similis* Wisniewski, 1933.

Недавно Петкевичайте с соавт. (Petkevičiūtė et al., 2018), опираясь на молекулярные данные из генного банка по фрагменту гена 28S рРНК (Atopkin, Shedko, 2014), восстановили род *Acrolichanus*, переводя в него трематод *Crepidostomum auriculatum* из р. Амур. Валидность другого номинального вида – *A. similis* из р. Босна (Югославия) не была подтверждена из-за отсутствия молекулярных данных (Atopkin et al., 2020). С получением новых образцов трематод от осетров из реки Амур и оз. Уиннебэйго (Северная Америка) (табл. 1), а также проведением молекулярно-генетического анализа не только по фрагменту гена 28S рРНК, но и фрагменту гена *cox1* мтДНК, появилась возможность более надёжно подтвердить валидность рода *Acrolichanus*, а также оценить его вероятную монофилию и монотипичность.

**Состав рода.** До настоящего исследования в составе рода был известен один валидный вид: *Acrolichanus auriculatus*=*Crepidostomum auriculatum*. В результате исследования материала из коллекции ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, собранного М.Б. Шедько, выявлен ещё 1 вид рода, обозначенный как *Acrolichanus* sp. 1.

**Распространение.** Многочисленные реки и озёра Европы (Германия, Венгрия, Югославия, Россия), Азии (Россия, Северо-Восток Китая) и Северной Америки (США, Канада).

### 3.1.1. Морфологические характеристики

**Материал.** 8 половозрелых особей типового вида *A. auriculatus* (рис. 1) от осетра *Acipenser ruthenus* из нового местообитания (р. Иртыш под Тобольском) и 10 особей *Acrolichanus* sp. 1 от калуги *Huso dauricus* и амурского осетра *Acipenser schrenckii* из Нижнего Амура.

**Диагноз рода.** Ранее описание *Acrolichanus* было составлено по Скрыбину и Коваль (1966) на основе строения червей *A. auriculatus* и *A. similis*. Причём в качестве обоснования валидности рода Скрыбина (1974), Быховская и Кулакова (1987) использовали следующие признаки: расположение эякуляторного протока, окружающих его клеток (особенно концентрированных на переднем конце) и утолщённую половую бурсу. Некоторые авторы в качестве отличительной особенности этого рода указывали толстостенный мышечный циррус (Faust, 1918; Скворцов, 1927; Скрыбин, Коваль, 1966; Caira, 1985b).

Обновлённый морфологический диагноз рода *Acrolichanus*, подготовленный на основе литературных данных (Stafford, 1904; Ward, 1917; Faust, 1918; Skwortsoff, 1927; Hopkins, 1934; Edelenyi, 1963, 1967, 1974; Коваль, 1966; Скрыбин, Коваль, 1966; Агапова, 1966; Cankovic et al., 1968; Ergens, Lom, 1970; Caira, 1985b; Choudhury, 1997) и оригинальных результатов (рис. 3, 4) включает в себя следующие признаки: ротовое отверстие с брюшной стороны в форме треугольника Рёло (фигура, напоминающая треугольник, только имеющий закруглённую форму у основания). Простые немодифицированные вентральные, дорсолатеральные и дорсомедианные сосочки на ротовой присоске. Крупные вентролатеральные сосочки по сравнению с таковыми родов *Crepidostomum* и *Bunodera*. Половая бурса мешковидная, половое отверстие медианное. Простатическая часть с дорсальным карманом, массивный толстостенный мышечный циррус. Матка претестикулярная или распространяется кзади до заднего семенника (рис. 3).

***Acrolichanus auriculatus* (Wedl, 1857) Ward, 1917 (рис. 3)**

*Синонимы*: *Distoma auriculatum* Wedl, 1857; *Bunodera lintoni* Pratt in Linton, 1901; *Distomum petalosa* Lander in Looss, 1902; *Acrodactyla petalosa* (Lander) Stafford, 1904; *Acrolichanus petalosis* (Wedl, 1857) Ward, 1917; *Acrolichanus* (?) *auriculatus* (Wedl, 1857) Skworzow, 1927; *Crepidostomum auriculatum* (Wedl, 1857) Lühe, 1909.

*Хозяин*: *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758.

*Локализация*: кишечник.

*Новое место сбора*: река Иртыш, поблизости от города Тобольск (5811'04"–58851" N, 6812'59"–682255" E).

*Коллектор*: Е.Л. Воропаева

*Материал*: исследовано 8 половозрелых особей из р. Иртыш.

*Описание*. Тело удлинённое: 1.63–2.81 мм длины и 0.48–0.60 мм ширины на уровне средней трети тела. Длина переднего конца тела составляет 26.8–40.2% от всей длины тела. Tegument гладкий. Остатки глазного пигмента присутствуют. Ротовая присоска субтерминальная, размером 0.230–0.271 × 0.227–0.286 мм, снабжена 6 мышечными сосочками примерно одинаковой длины: 2 вентральных, 2 дорсолатеральных и 2 дорсомедиальных. Брюшная присоска округлая, 0.195–0.245 × 0.199–0.260 мм. Соотношение ширины ротовой и брюшной присосок – 1:1–1.18. Глотка овальная, 0.103–0.136 × 0.091–0.118 мм. Длина пищевода – 0.075–0.194 мм, развилок кишечника на середине участка между ротовой и брюшной присосками. Ветви кишечника достигают участка от заднего семенника до середины промежутка между задним семенником и задним концом тела. Семенники тандемные, цельнокрайние, неправильной формы, расположены в задней трети тела. Передний семенник – 0.173–0.299 × 0.206–0.326 мм, задний семенник – 0.206–0.320 × 0.183–0.298 мм. Половая бурса имеет форму вытянутого овала размером 0.358–0.615 × 0.144–0.189 мм. Её задний конец располагается на уровне середины или заднего края брюшной присоски. Половая бурса

открывается в половой атриум, находящийся сразу за развилком кишечника, содержит петлевидный семенной пузырьёк, имеет округлую простатическую часть, короткий эякуляторный проток и массивный циррус. Протоки семенников соединяются перед семенным пузырьком. Простатическая часть окружена многочисленными простатическими клетками. Циррус толстостенный, мускулистый, в эвагинированном состоянии субовальный или грибовидный. Яичник субсферический или субовальный, размером  $0.122\text{--}0.211 \times 0.139\text{--}0.224$  мм, претестикулярный, расположен справа или слева от медианной линии. Лауреров канал длинный, открывается субмедианно на дорсальной стороне тела на уровне яичника. Матка претестикулярная, открывается в половой атриум. Яйца с крышечкой, размером  $0.058\text{--}0.064 \times 0.027\text{--}0.032$  мм. Желточник состоит из фолликул неправильной формы, которые образуют два боковых поля, простирающихся от уровня глотки или середины пищевода до заднего конца тела, где позади семенников сливаются. Экскреторный пузырь I-образный, простирается до семяприёмника или заднего края яичника, экскреторное отверстие терминальное.

***Acrolichanus* sp. 1 (см. рис. 2)**

*Хозяин: Huso dauricus* Georgi, 1775; *Acipenser schrenckii* Brandt, 1869

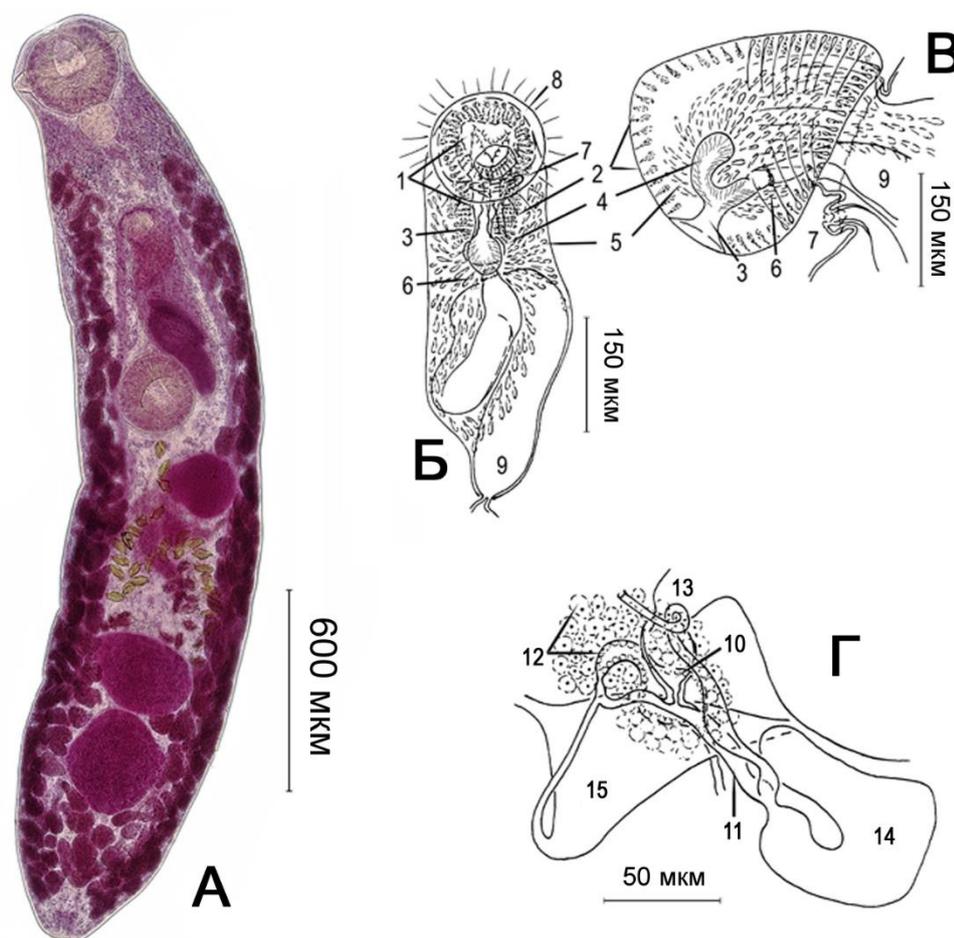
*Локализация:* кишечник.

*Место сбора:* Нижний Амур близ г. Николаевск-на-Амуре; Амурский лиман.

*Коллектор:* М.Б Шедько

*Материал:* 5 половозрелых особей.

***Дифференциальный диагноз.*** *Acrolichanus* sp. 1 отличается от типового вида *A. auriculatus* большей шириной тела на уровне брюшной присоски, меньшими размерами глотки по отношению к ротовой присоске, большей протяжённостью маточных петель, а также более обширным заполнением внутреннего пространства желточными фолликулами на вентральной стороне тела.



**Рисунок 3.** Фотография *Acrolichanus auriculatus* из р. Иртыш. А – Половозрелый червь. Б – Половая бурса. В – Вывернутый циррус. Г – Овариальный комплекс. Обозначения на рисунке: инвагинированный циррус (1), железы, окружающие стенку цирруса (2), эякуляторный проток (3), дорсальный карман простатической части (4), простатические клетки (5), сфинктер (6), метратерм (7), общий половой атриум (8), семенной пузырь (9), камера оплодотворения (10), Лауреров канал (11), оотип с железами Мелиса (12), яичник (13), семяприёмник (14), желточный резервуар (15). По: Atopkin et al., 2020.

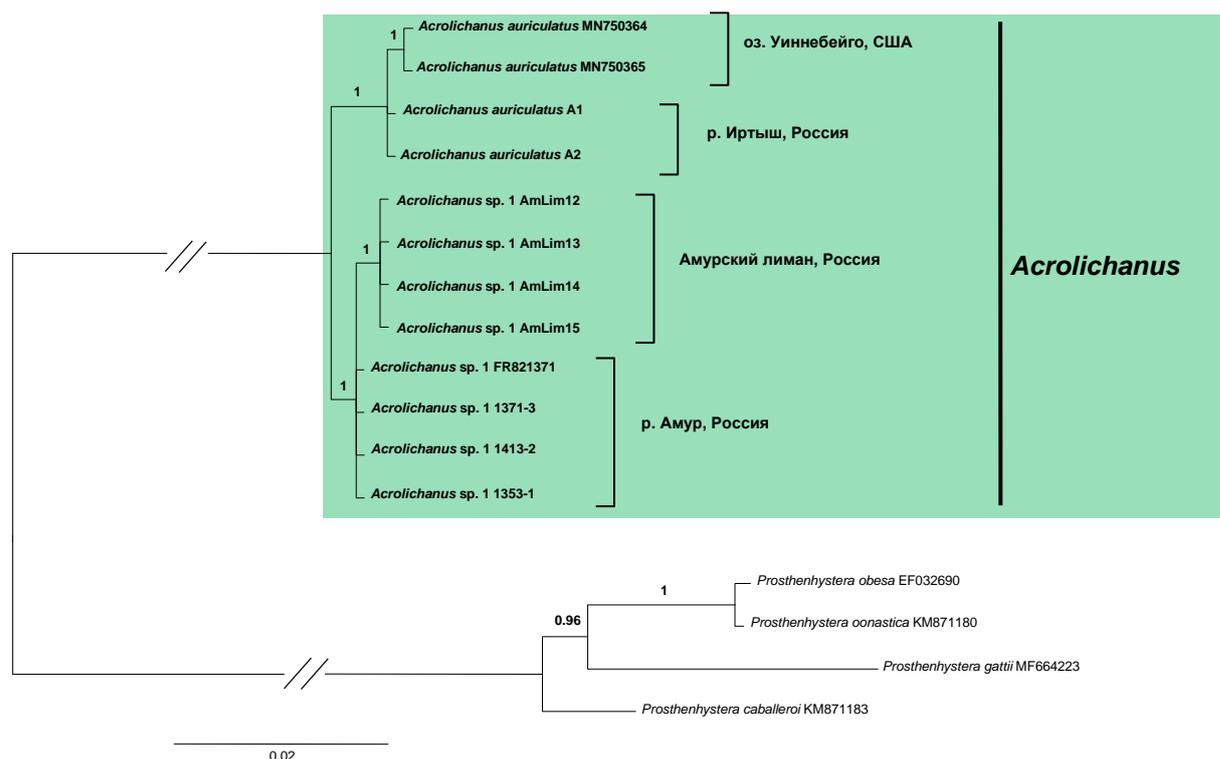
### 3.1.2. Молекулярные данные

**Материал.** Для *A. auriculatus* из р. Иртыш было получено 5 последовательностей фрагмента гена 28S рРНК общей длиной 1122 п.н. Кроме того, молекулярно-генетический анализ был проведён для двух особей из озера Уиннебэйго (Северная Америка), отнесённых к роду *Acrolichanus* на основе молекулярно-генетических данных. Для *Acrolichanus* sp. 1 из Нижнего

Амура получены 10 последовательностей фрагмента гена 28S рРНК длиной 1367 п.н., из Амурского лимана – 4 последовательности гена 28S длиной 1367 п.н. и 5 последовательностей гена *cox1* мтДНК общей длиной 842 п.н. Для построения филогенетического дерева был использован фрагмент гена 28S длиной 1122 п.н. Генетические дистанции (здесь и далее – г. д.) были рассчитаны на основе фрагмента гена 28S рРНК длиной 998 п.н. (прил. II).

**Результаты анализа.** Клада рода *Acrolichanus* (рис. 4) разделена на две подклады, одна из которых сформирована особями из Нижнего Амура и Амурского лимана, а вторая – особями из р. Иртыш и оз. Уиннебейго. Результаты данного филогенетического анализа (рис. 5; прил. II; III) ясно указывают на то, что род *Acrolichanus* занимает независимое положение в структуре семейства Allostreadiidae, что подтверждает его валидность, при этом по значениям г. д. род *Acrolichanus* от других представителей семейства Allostreadiidae отличается в диапазоне 4.5–8.2% по фрагменту гена 28S рРНК и 31.3–36.7% по фрагменту гена *cox1* мтДНК. Этот вывод подтверждается также материалами Атопкина и Шедько (Atopkin, Shedko, 2014), которые при сравнении родов *Allostreadium*, *Bunodera* и *Crepidostomum* по фрагменту гена 28S рРНК (прил. II) указывают значения г. д. между родами в пределах 3.1–5.8%.

На основе анализа фрагмента гена 28S рРНК (рис. 4, прил. II) показано, что среди исследованных особей *Acrolichanus* наименьшие значения г. д. наблюдались между образцами *Acrolichanus* sp. из оз. Уиннебэйго и *A. auriculatus* из реки Иртыш – 0.10%. Такие низкие значения г. д. позволяют сделать вывод, что исследованные образцы являются единым видом *A. auriculatus*.



**Рисунок 4.** Филогенетическое древо для рода *Acrolichanus* на основе анализа фрагмента гена 28S рРНК. Числа на ветвях являются значениями апостериорных вероятностей алгоритма BI.

Наибольшие значения г. д., составившие 1.13% и указывающие на межвидовой уровень различий, отмечены между образцами *A. auriculatus* из оз. Уиннебэйго и *Acrolichanus* sp. 1 из Амурского лимана. Кроме того, г. д. *Acrolichanus* sp. 1 из Нижнего Амура по отношению к *A. auriculatus* из Иртыша (0.81%) и оз. Уиннебэйго (0.92%) также указывают на межвидовой уровень расхождения внутри рода. Таким образом, *Acrolichanus* sp. 1 из р. Амур и Амурского лимана несомненно относятся к самостоятельному виду.

Было отмечено, что трематоды из Нижнего Амура, обозначенные в геномном банке как *Crepidostomum auriculatum*, оказались полностью идентичны трематодам *Acrolichanus* sp. 1 из Нижнего Амура по фрагменту гена 28S рРНК. Следовательно, указанный в геномном банке червь из реки Амур был ошибочно идентифицирован как *Crepidostomum auriculatum* и является видом *Acrolichanus* sp. 1. Отметим также, что в исследованных выборках *Acrolichanus* sp. 1 по фрагменту гена *cox1* мтДНК было выявлено

наличие двух уникальных гаплотипов на внутривидовом уровне (7 парсимоний-информативных сайтов).

Таким образом, по результатам проведенного исследования установлено, что в число валидных видов рода *Acrolichanus* входят *A. auriculatus* из Европы, Сибири и Северной Америки и *Acrolichanus* sp. 1 из Нижнего Амура и Амурского лимана. Следовательно, род *Acrolichanus* не является монотипическим, как считалось ранее (прил. II).

Для определения названия вида, собранного на Нижнем Амуре и в Амурском лимане, требуются дополнительные исследования.

### 3.2. Род *Stephanophiala* Nicoll, 1909

Типовой вид: *Stephanophiala farionis* (Müller, 1784) Faust, 1918

Типовой хозяин: *Salmo trutta* Linnaeus, 1758

Типовое местонахождение: Германия

**Замечания.** В 1909 году Николл (Nicoll, 1909) описал в составе семейства Alloscreadiidae род *Stephanophiala* и включил его в состав нового подсемейства Stephanophialinae. В род *Stephanophiala* Николл перевёл вид *Distomum laureatum* и описал новый вид *S. transmarina*. Также Николл предложил перевести роды *Crepidostomum*, *Stephanophiala* и *Acrodactyla* (= *Acrolichanus*) из подсемейства Bunoderinae в Stephanophialinae. В 1918 году Фауст (Faust, 1918) поддерживал взгляд Николла на систематику семейства Alloscreadiidae, в составе которого он рассматривал три рода – *Stephanophiala*, *Crepidostomum* и *Acrolichanus*. Для рода *Stephanophiala* Фауст описал новый вид *S. vitelloba*, а наименования видов *S. laureatum* и *S. transmarina* он считал синонимами названия вида *S. farionis*. В 1931 году Пигулевский (Пигулевский, 1931) описал вид *Stephanophiala lata* из краснопёрки *Scardinius erythrophthalmus*. Пигулевский поддержал включение Фаустом родов *Stephanophiala*, *Crepidostomum* и *Acrolichanus* в подсемейство Stephanophialinae и указал отличия описанного им вида от видов *Crepidostomum* по расположению семенников и размерам половой бурсы.

В 1934 г. Хопкинс (Hopkins, 1934) перевёл все виды рода *Stephanophiala* (*S. farionis*, *S. vitelloba*, *S. laureata* и *S. transmarina*) в род *Crepidostomum* и свёл их в синонимы с названием *Crepidostomum farionis*, кроме *Stephanophiala lata*, которого Хопкинс перевёл в род *Crepidostomum* как самостоятельный вид. Такой же точки зрения также придерживались Ямагути (Yamaguti, 1971), Каира (Caira, 1985) и Каира и Богеа (Caira, Bogéa, 2005). Кэу в 1944 году (Kaw, 1944) поддержал позицию Хопкинса (Hopkins, 1933, 1934), Ван Клива, Муеллера (Van Cleave, Mueller, 1934) и Листера (Lyster, 1939) в сведении названий родов *Acrolichanus*, *Stephanophiala* и *Megalogonia* в синонимы с названием рода *Crepidostomum*.

Первоначально типовым видом рода *Stephanophiala* считался *S. laureata*, однако Браун (Brown, 1927) перевёл его в синонимы с наименованием вида *Crepidostomum farionis*, что было поддержано другими исследователями (Lühe, 1909; Hopkins, 1931, 1933; Kaw, 1944; Скрыбин и Коваль, 1966). Симадзу (Shimazu, 2016б) на основе морфологического сравнения червей, обнаруженных на острове Хоккайдо (Япония), с образцами, ранее описанными из Европы и Северной Америки (Brown, 1927; Hopkins, 1934; Slusarski, 1958; Caira, 1985б), показал их принадлежность к виду *C. farionis*.

В настоящей работе для видов, определяемых ранее как *Crepidostomum farionis* и *C. pseudofarionis*, ввиду их морфологической и генетической обособленности от видов рода *Crepidostomum* s. str. (прил. II–V), восстановлен род *Stephanophiala*. Ранее предположение о самостоятельности этого рода уже высказывалось в работе Атопкина с соавторами (Atopkin et al., 2020), однако оно не было подкреплено фактическими данными.

**Состав рода.** В составе рода насчитывается 7 номинальных видов: *Stephanophiala farionis*; *S. pseudofarionis* (Faltýnková, Pantoja, Skírnisson, Kudlai, 2020) comb. nov.; *S. laureata* (Zeder, 1800) Nicoll, 1909; *S. transmarina* Nicoll, 1909; *S. vitelloba* Faust, 1918; *S. lata* Pigulevsky, 1931; *S. cornuta* (Osborn, 1903) Pigulevsky, 1931, из которых валидность молекулярно-

генетическими методами подтверждена только для *S. farionis* и *S. pseudofarionis*.

**Распространение.** Ареал рода совпадает с таковым рода *Crepidostomum* s. str. и охватывает многочисленные реки и озёра Северной Америки, Европы (включая Россию) и Северо-Восточной Азии (Япония, Россия – преимущественно Камчатский, Хабаровский и Приморский края, Сахалинская и Магаданская области).

### 3.2.1. Морфологические характеристики

**Материал.** 12 образцов *Stephanophiala farionis* от симы *Oncorhynchus masou*, кунджи *Salvelinus leucomaenis* и мальмы *S. malma* из водоёмов Южного Сахалина (табл. 5).

**Диагноз рода.** Тело удлинённо-овальное. Ротовая присоска субтерминальная, снабжена 6 околоротовыми сосочками, при этом вентролатеральные сосочки больше дорсолатеральных и дорсомедианных. Пищевод относительно средних размеров, раздваивается непосредственно перед брюшной присоской. Брюшная присоска больше ротовой, расположена на границе первой и второй трети тела. Половая бурса латеральна к брюшной присоске, иногда заходит за её задний край, при этом половое отверстие расположено перед развилком кишечника. Семенники тандемные, округлые, лежат в середине задней части тела. Матка претестиккулярная или достигает заднего семенника. Передняя граница желточных полей расположена в передней части тела, задняя граница всегда заполняет посттестиккулярное пространство.

**Дифференциальный диагноз.** Виды рода *Stephanophiala* отличаются от видов рода *Crepidostomum* по ширине тела, большими размерами глотки относительно размеров ротовой присоски, меньшими размерами околоротовых сосочков (до 40 мкм), меньшими размерами семенников по отношению к размерам тела. От видов *Acrolichanus* виды рода *Stephanophiala* отличаются большей шириной тела; меньшими размерами околоротовых

сосочков; большей брюшной присоской, расположенной в передней трети тела; положением семенников в середине задней части тела; более обширной протяжённостью желточных фолликул.

Вышеприведённые признаки позволяют дифференцировать виды рода *Stephanophiala* на межродовом уровне по отношению к видам родов *Crepidostomum* и *Acrolichanus*.

***Stephanophiala farionis* (Müller, 1784) Faust, 1918 (рис. 5 В, Г)**

*Синонимы*: *Fasciola farionis* O.F. Müller, 1784; *Fasciola truttae* Froelich, 1789; *Distoma laureata* Zeder, 1800; *Fasciola laureata* (Zeder, 1800) Rudolphi, 1802; *Crossodera laureata* (Zeder, 1800) Cobbold, 1860; *Distoma farionis* (O. F. Müller, 1784) Blanchard, 1891; *Crepidostomum laureatum* (Zeder, 1800) Braun, 1900; *Crepidostomum farionis* (Müller, 1784) Lühe, 1909; *Stephanophiala laureata* (Zeder, 1800) Nicoll, 1909; *Stephanophiala transmarina* Nicoll, 1909; *Crepidostomum transmarinum* (Nicoll, 1909) Hunninen and Hunter, 1933; *Stephanophiala vitelloba* Faust, 1918; *Crepidostomum vitellobum* (Faust, 1918) Hopkins, 1934; *Creptotrema muelleri* Coil and Kuntz, 1960.

*Хозяин*: *Salvelinus leucomaenis*, *S. curilus*, *Oncorhynchus masou*, *O. malma*.

*Локализация*: половозрелые – кишечник; ювенильные – желчный пузырь.

*Место сбора*: река Белая, о-в Сахалин.

*Коллектор*: К.С. Вайнутис.

*Материал*: 12 половозрелых особей.

По правилу зоологического приоритета вид *Stephanophiala farionis* следует рассматривать как типовой для рода *Stephanophiala*. Так как видовое название «*farionis*» было применено в 1784 году (Müller, 1784), то вид *S. laureata*, ранее считавшийся типовым для этого рода, признан синонимом *Stephanophiala farionis* (Hopkins, 1934).

***Дифференциальный диагноз***. Половозрелые *Stephanophiala farionis* из южного Сахалина морфологически полностью соответствовали *S. farionis* из исследований Слусарского (Slusarski, 1958), Каиры (Caira, 1985) и Симадзу

(Shimazu, 1990, 2016). *S. farionis* отличается от *S. pseudofarionis* более удлинённой формой тела (отношение длины тела к ширине 1:3.37 по сравнению с 1:2.96) и положением максимальной ширины тела (на уровне брюшной присоски по сравнению с серединой тела, на уровне переднего семенника у *S. pseudofarionis*).

***Stephanophiala pseudofarionis* (Faltýnková, Pantoja, Skírnisson et Kudlai, 2020) comb. nov. (рис. 5 А, Б)**

*Синонимы*: *Crepidostomum* sp. 1 Soldánová et al., 2017.

*Хозяин*: *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758).

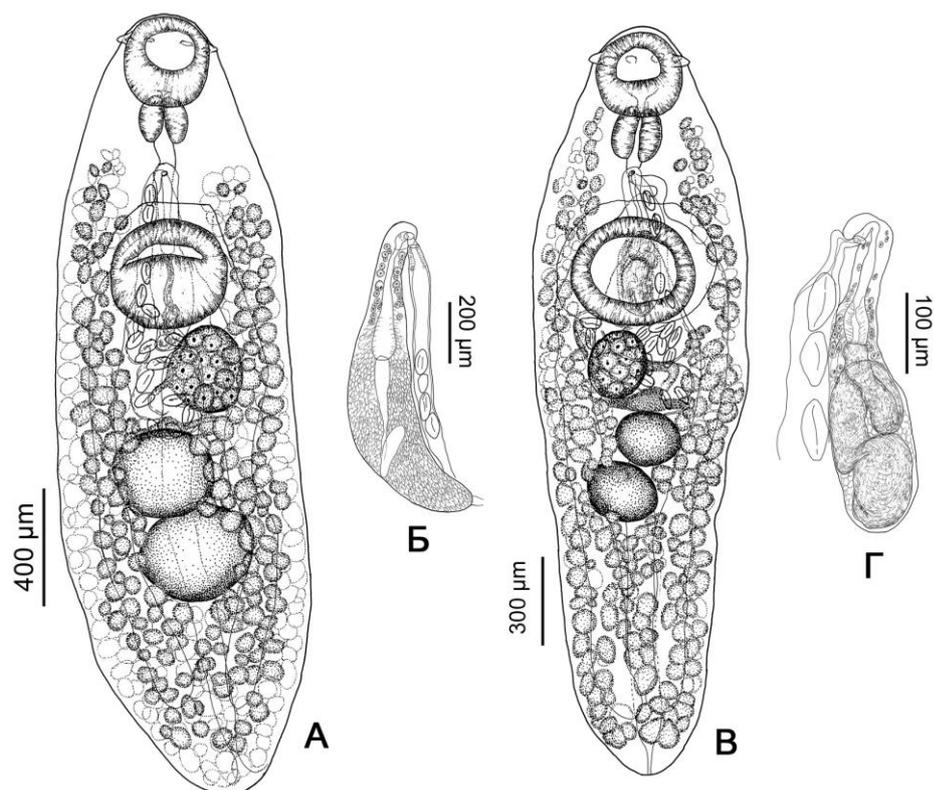
*Локализация*: кишечник.

*Место сбора*: Хафраватн, Тингваллаватн, Юго-Западная Исландия.

*Коллектор*: А. Фалтынкова, К. Пантоя, К. Скирниссон, О. Кудлай

*Материал*: Фалтынковой с соавт. (Faltýnková et al., 2020) исследовано 17 половозрелых особей от сига *Coregonus acronius*.

***Дифференциальный диагноз***. По Фалтынковой с соавт. (Faltýnková et al., 2020) *Stephanophiala pseudofarionis* отличается от *S. farionis* размером дорсолатеральных и дорсомедиальных сосочков, которые меньше ротовой присоски, менее заметны и более углублены в тегумент, чем у *S. farionis*. *S. pseudofarionis* также отличается бóльшей передней протяжённостью желточных полей (до заднего края глотки по сравнению с задним краем ротовой присоски у *S. farionis*). *S. pseudofarionis* имеет более высокие минимумы и максимумы длины тела, чем *S. farionis* (2344–4140 по сравнению с 1678–2963); кроме того, более мелкие образцы *S. pseudofarionis* схожи по размеру с более крупными образцами *S. farionis*. Размеры большинства внутренних органов *S. pseudofarionis* совпадают с размерами *S. farionis*, однако максимальные значения выше для всех органов, за исключением длины пищевода и переднего семенника.



**Рисунок 5.** А – Голотип *Stephanophiala pseudofarionis* из *Salvelinus alpinus*, вентральный вид. Б – Половая бурса *S. pseudofarionis*, вентральный вид. В – *Stephanophiala farionis* из *Salmo trutta*, вентральный вид. Г – Половая бурса *S. farionis*, вентральный вид. По: Faltýnková, Pantoja, Skírnisson, Kudlai, 2020.

***Stephanophiala wikgreni* (Gibson et Valtonen, 1988) comb. nov. (рис. 6)**

*Синонимы:* *Crepidostomum wikgreni* Gibson & Valtonen, 1988

*Хозяин:* *Coregonus acronius* Rapp, 1854.

*Локализация:* кишечник.

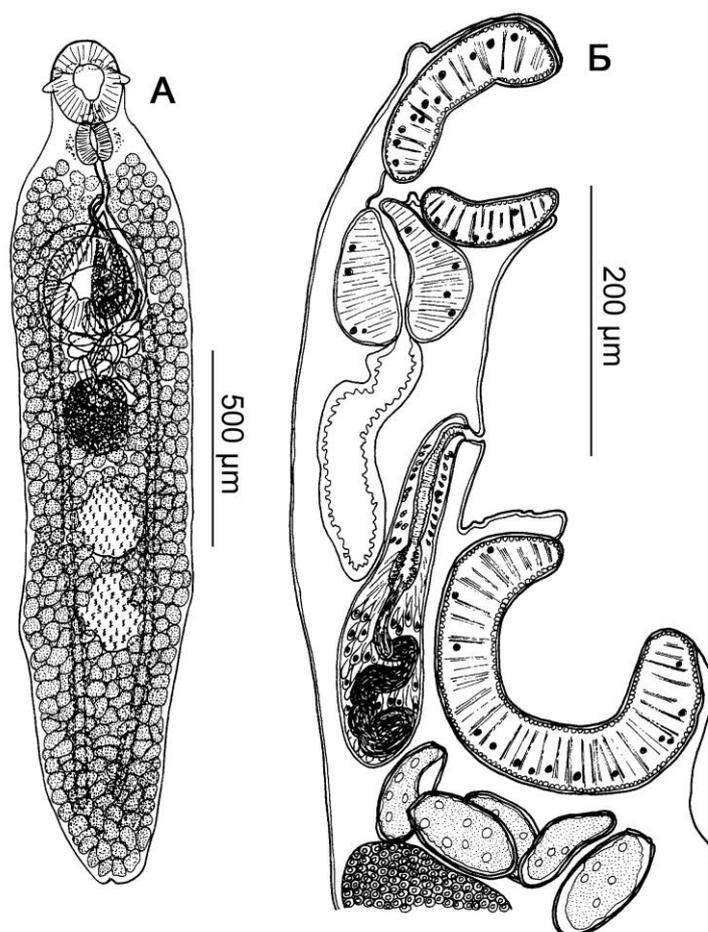
*Место сбора:* озеро Юли-Китка, Северо-Восточная Финляндия.

*Коллектор:* Д.И. Гибсон и Е.Т. Вальтонен.

*Материал:* Гибсон и Вальтонен (Gibson, Valtonen, 1988) исследовали 17 половозрелых особей от сига *Coregonus acronius*.

*Описание.* Фалтынькова с соавт. (Faltýnková et al., 2020) отметила высокое морфологическое сходство между *S. wikgreni* и *S. farionis*. Однако по оригинальному описанию Гибсона и Вальтонена (Gibson, Valtonen, 1988) *S. wikgreni* отличается от *S. farionis* и *S. pseudofarionis* меньшим размером тела (1.4–2.55 мм), максимальной шириной тела на уровне брюшной присоски,

большими размерами (0.078–0.114 мм) и количеством яиц, малой протяжённостью маточных петель, наибольшей протяжённостью желточных фолликул, которые обширно заполняют пространство между органами и на передней границе фолликулы соединяются с дорсальной стороны. Учитывая приведённые признаки мы рассматриваем *S. wikgreni* как самостоятельный вид, однако в дальнейших исследованиях необходимо подтвердить валидность *S. wikgreni* молекулярными данными.



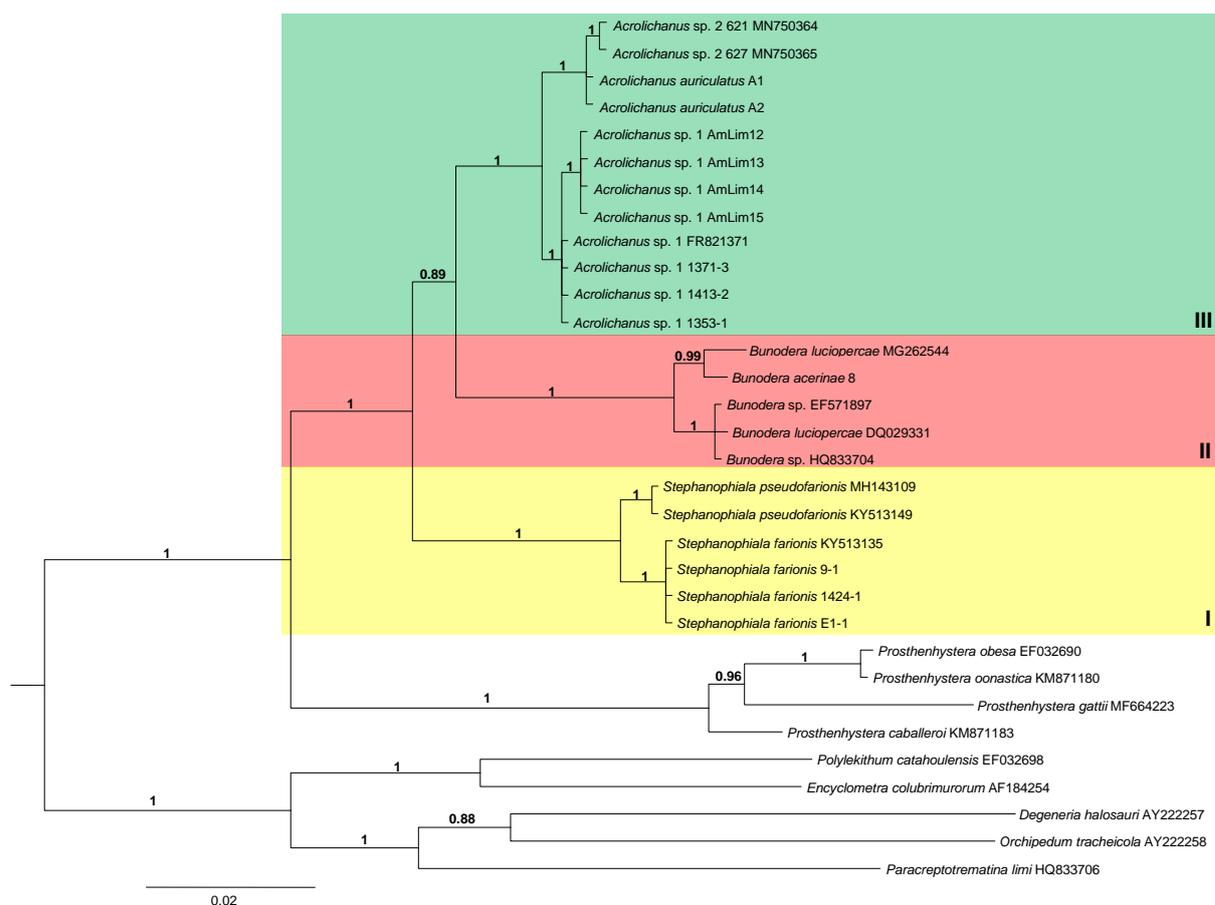
**Рисунок 6.** *Stephanophiala wikgreni*. А – Вентральный вид червя. Б – Сагиттальный вид передней половины тела червя. По: Gibson, Valtonen, 1988.

### 3.2.2. Молекулярные данные

*Материал.* Для *Stephanophiala farionis* из Приморья, Южного Сахалина и Японии были получены 23 новые последовательности фрагмента

гена 28S рРНК общей длиной 1383 п.н. и 5 последовательностей фрагмента гена *cox1* мтДНК общей длиной 843 п.н.

**Результаты анализа.** Оригинальные результаты секвенирования фрагмента гена 28S рРНК подтвердили идентичность *S. farionis* с острова Хоккайдо (окончательный хозяин *Oncorhynchus masou*) и острова Сахалин (табл. 5), а также с червями, ранее обнаруженными в реках Приморского края (Россия) и в озере Такватн (графство Тромс, Норвегия) (Atopkin, Shedko, 2014; Soldanova et al., 2017). По фрагменту гена 28S рРНК значения г. д. (прил. IV) между видами родов *Stephanophiala* и *Crepidostomum* s. str. (4.18–4.89%) примерно в 4 раза превышают межвидовые значения внутри *Crepidostomum* s. str. (0.14–1.10%). Более высокого порядка достигают значения г. д. видов по отношению к *Crepidostomum chaenogobii* (5.73–5.83%), а также к североамериканским *Crepidostomum* s. l. – *C. affine*, *C. illinoiense*, *C. cornutum* и *C. auritum* (6.25–7.33%). Такие диапазоны отличий соответствуют межродовым дистанциям, указанным ранее (до 6 или 9%) для семейства Allocreadiidae в целом (Atopkin, Shedko, 2014; Pérez-Ponce de León et al., 2016), в связи с чем валидность рода *Stephanophiala* Nicoll, 1909 по выборкам из Приморья, Южного Сахалина и Японии следует считать восстановленной.



**Рисунок 7.** Филогенетическое древо для трёх родов Allosceadiidae на основе анализа фрагмента гена 28S рРНК. Числа на ветвях являются значениями апостериорных вероятностей алгоритма BI. Римскими цифрами отмечены клады, выделенные разными цветами: I – *Stephanophiala*; II – *Bunodera*; III – *Acrolichanus*.

### 3.3. Род *Bunodera* Railliet, 1896

Синонимы: *Crossodera* Dujardin, 1845 (nomen praeoccupatum); *Crossedera* Monticelli, 1888; *Bunoderina* Miller, 1936; *Allobunodera* Yamaguti, 1971; *Culaeatrema* Lasee, Font et Sutherland, 1988

Типовой вид: *Bunodera luciopercae* (Müller, 1776) Lühe, 1909

Типовой хозяин: судак обыкновенный *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758)

Типовое местонахождение: Германия

**Замечания.** Райе (Railliet, 1896) описал род *Bunodera* и перевёл в него вид *Crossodera nodulosa* (Zeder, 1800) со всеми синонимами (Braun, 1788; Gmelin, 1790; Schrank, 1788; Frölich, 1791; Zeder, 1800), которые

признавались до 1909 года (Stiles, Hassall, 1898; Looss, 1902; Osborn, 1903; Stafford, 1904). Люэ (Lühe, 1909) для вида *Bunodera nodulosa* создал новую комбинацию «*Bunodera luciopercae*» (синоним *Fasciola luciopercae* Müller, 1776), что позже было принято разными авторами (Nicoll, 1914; Manter, 1962; Скрыбин, Коваль, 1966; Cannon, 1971; Yamaguti, 1958, 1971; Caira, 1985б). В период с 1932 по 1999 год было описано ещё пять видов *Bunodera*: *B. sacculata* Van Cleave et Mueller, 1932, *B. eucaliae* (Miller, 1936), *B. mediovitellata* Zimbaluk et Roytman, 1965, *B. inconstans* (Lasee et al., 1988), *B. acerinae* Roitman et Sokolov, 1999 (Van Cleave, Mueller, 1932; Miller, 1936, 1940; Yamaguti, 1958, 1971; Manter, 1962; Скрыбин, Коваль, 1966; Цимбалюк, Ройтман, 1965; Lasee et al., 1988; Caira, 1985 б; Brooks, 1992; Ройтман, Соколов, 1999).

В течение двадцатого столетия предлагались различные взгляды на систематику рода *Bunodera* по морфологическим данным (Yamaguti, 1958, 1971; Manter, 1962; Скрыбин, Коваль, 1966; Caira, 1985 б; Brooks, 1992). Последняя крупная ревизия была выполнена Каира (Caira, 1985б), которая оставила в составе рода 4 вида: *B. luciopercae*, *B. sacculata*, *B. eucaliae* и *B. mediovitellata*. Брукс (Brooks, 1992) расширил видовой состав рода, переведя в него *Culaeatrema inconstans* Lasee, Font et Sutherland, 1988. Кроме того, Каррен с соавт. (Curran et al., 2011) в водоёмах США указал на наличие отдельного вида *Bunodera* sp. без его описания, а Чоудхури и Леон-Реганьон (Choudhury, Léon-Regagnon, 2005) в водоемах Канады зарегистрировали *B. luciopercae*, который в настоящее время рассматривается в широком смысле как *B. luciopercae sensu lato* (Atopkin et al., 2018).

В 2018 г. группой ученых в составе Атопкина, Соколова, Шедько, Вайнутиса и Орловской был описан новый вид *B. vytautasi* из бассейна р. Колыма, который пополнил список видов рода *Bunodera*, обнаруженных в Северо-Восточной Азии (Atopkin et al., 2018). Ранее из этого региона были известны только *B. mediovitellata* (Атрашкевич и др., 2005; Поспехов и др., 2014) и *B. luciopercae*. Однако большинство данных о находках *B. luciopercae*

из Северо-Восточной Азии оказались сомнительны (Соколов и др., 2006). Единственным надёжным источником представляется сообщение Пугачёва (1983), который отметил *B. luciopercae* у речного окуня *Perca fluviatilis* из бассейна реки Колымы. В то же время не исключено, что особи *B. luciopercae* из бассейна реки Гижига (Магаданская область), о котором сообщал Поспехов с соавт. (2010), и из бассейнов рек Тауй и Яма (Магаданская область), о которых сообщал Атрашкевич с соавт. (2005), могут принадлежать новому виду *B. vytautasi*.

**Состав рода.** В составе рода насчитывается 7 видов, валидность которых поддержана молекулярными данными: *Bunodera luciopercae* (Müller, 1776) Lühe, 1909, *B. acerinae* Roitman et Sokolov, 1999, *B. sacculata* Van Cleave et Mueller, 1932, *B. eucaliae* (Miller, 1936) Miller, 1940, *B. mediovitellata* Zymbaluk et Roitman, 1966, *B. inconstans* (Lasee, Font et Sutherland, 1988) Brooks, 1992, *B. vytautasi* Atopkin, Sokolov, Shedko, Vainutis et Orlovskaya, 2018, из которых автор диссертации участвовал в описании *Bunodera vytautasi*.

Кроме того, на основе проведённого морфологического анализа в состав рода переведён *Bunodera dogieli* (Koval, 1950) comb. nov. = *Allocreadium dogieli*.

**Распространение.** В пресноводных водоёмах Западной Европы, Европейской и Азиатской частях России (в т.ч. Охотии, Чукотки, п-ова Камчатка и Командорских островов), Северной Америки (США, Канада).

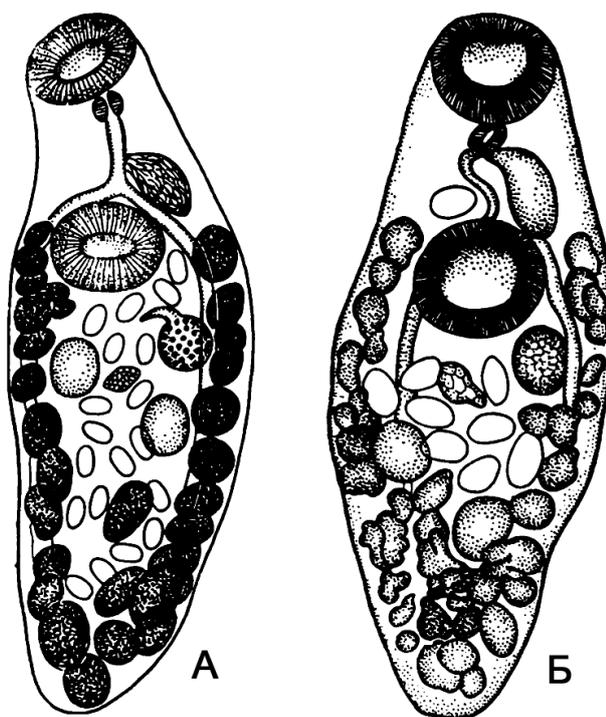
### 3.3.1. Морфологические характеристики

**Материал.** 5 половозрелых особей *Bunodera vytautasi* от девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* из р. Чёрная Магаданской области.

**Диагноз рода** (составлен по литературным данным и на основе морфологического анализа *B. vytautasi*). Тело удлинённое. Ротовая присоска субтерминальная, снабжена 6 околоротовыми сосочками или таковые отсутствуют, а если присутствуют, то вентролатеральные сосочки меньше

дорсальных. Пищевод удлинённый, может раздваиваться непосредственно перед брюшной присоской или в задней трети расстояния между присосками. Брюшная присоска больше ротовой или примерно одинакового размера. Положение проксимального конца половой бурсы варьирует, причем половое отверстие расположено на уровне развилка кишечника. Семенники диагональные или субсимметричные. Матка достигает заднего конца тела. Положение передней границы желточных полей варьирует у разных видов, задняя граница на середине задней части тела или достигает заднего конца тела.

**Замечания.** Палеарктический вид *Allocreadium dogieli* Koval, 1950 (рис. 8), согласно описанию Коваль (1950, 1957, 1975), по своему строению несомненно сходен с видами из рода *Bunodera*: пищевод раздваивается перед брюшной присоской; проксимальный конец половой бурсы на уровне переднего края брюшной присоски; половое отверстие перед развилком кишечника; семенники расположены наискось; матка заходит в посттестикулярное пространство в заднюю треть тела. У *Al. dogieli* полностью отсутствуют околотротовые сосочки, как и у *Bunodera inconstans*; протяжённость желточных фолликул отличается от всех видов *Bunodera* положением их передней границы на уровне переднего края брюшной присоски, однако задняя граница достигает заднего конца тела, где фолликулы соединяются по средней линии; уникальным также является расположение яичника, на уровне переднего семенника. Тело имеет овальную форму, как и у видов *B. inconstans* и *B. eucaliae*. Вышеперечисленные признаки указывают на необходимость перевода *Al. dogieli* в род *Bunodera* – *Bunodera dogieli* (Koval, 1950) comb. nov.



**Рисунок 8.** *Bunodera dogieli* (Koval, 1950) comb. nov. А – из густеры *Blicca bjoerkna*; Б – из белоглазки *Ballerus sapa*. По: (Коваль, 1950).

***Bunodera vytautasi* Atopkin, Sokolov, Shedko, Vainutis et Orlovskaya, 2018**

(рис. 9)

*Типовой хозяин:* *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758).

*Локализация:* кишечник.

*Типовое местонахождение:* озеро Чёрное, бассейн реки Колыма (61°1' N, 151°44' E).

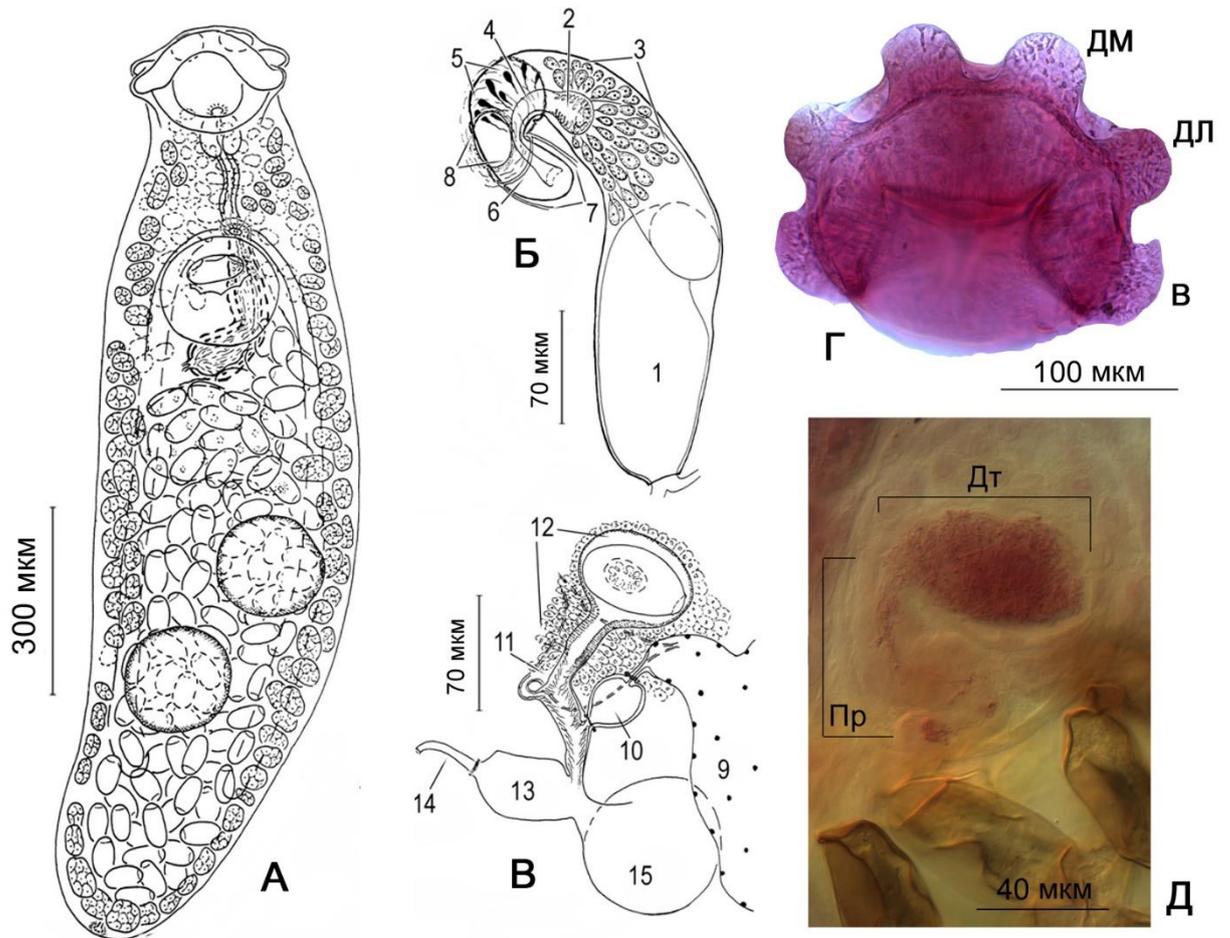
*Коллектор:* О.М. Орловская.

*Типовые образцы:* голотип (№ 1298) и паратипы (№ 1299–1302) депонированы в Музей гельминтологических коллекций в Центре паразитологии Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова, Москва, Россия.

*Этимология:* Вид назван в честь доктора биологических наук, члена-корреспондента РАН Витаутаса Леоновича Контримавичюса (1930–2016) в знак признания его большого вклада в изучение таксономии, зоогеографии и популяционной биологии гельминтов.

*Описание.* Тело удлинённое; длина 1.4–1.57 (1.48) мм (здесь и далее в скобках приведены измерения голотипа), максимальная ширина 0.37–0.435 (0.435) мм на уровне середины тела. Tegument гладкий. Ротовая присоска окружена шестью (тремя парами) округлыми мышечными сосочками – 2 вентролатеральных, 2 дорсолатеральных и 2 дорсомедиальных; длина ротовой присоски 0.125–0.160 (0.155) мм, ширина с дорсолатеральными сосочками 0.2–0.25 (0.25) мм, ширина без дорсолатеральных сосочков 0.16–0.19 (0.19) мм. Вентролатеральные сосочки ушковидные. Передняя часть тела 0.34–0.45 (0.34) мм, что составляет 23.1–28.8 (23.1)% длины тела. Брюшная присоска округлая, 0.165–0.195 (0.18) × 0.165–0.19 (0.19) мм. Отношение ширины ротовой присоски к ширине брюшной присоски 1:0.76–0.82 (1:0.76) (включая дорсолатеральные сосочки у ротовой присоски) и 1:1–1.06 (1:1) (без дорсолатеральных сосочков). Ротовое отверстие субтерминальное. Предглотка отсутствует. Глотка 0.065–0.075 (0.075) × 0.07–0.075 (0.075) мм. Соотношение ротовой присоски и глотки в зависимости от произведения длины на ширину 1:0.14–0.18 (1:0.14) (включая дорсолатеральные сосочки у ротовой присоски) и 1:0.17–0.24 (1:0.19) (без дорсолатеральных сосочков). Пищевод 0.083–0.175 (0.108) мм. Развилок кишечника вблизи переднего края брюшной присоски. Ветви кишечника заканчиваются слепо в задней трети заднего тела. Пространство тела между концом ветвей кишечника и задним краем тела (постцекальное пространство) 0.2–0.263 (0.25) мм, что составляет 14.3–18.3 (16.9)% от длины тела и 22.4–31.1 (26.2)% от длины задней части тела. Семенники лежат наискось, цельные, округлые; передний 0.165–0.26 (0.165) × 0.15–0.18 (0.15) мм, задний 0.17–0.225 (0.17) × 0.160–0.22 (0.16) мм. Посттестикулярное пространство (область тела между задней границей семенников и задним концом тела) 0.175–0.33 (0.33) мм, что составляет 12.2–22.4 (22.4)% длины тела. Половая бурса удлинённая, простирается кзади за брюшную присоску или до задней трети брюшной присоски; длина 0.225–0.325 (0.26) мм, максимальная ширина 0.06–0.085 (0.06) мм; содержит внутренний семенной пузырь, простатическую часть, эякуляторный проток

и изворачивающийся невооружённый циррус. Внутренний семенной пузырьёк трубчатый, прямой или вполоборота извитой. Простатическая часть эллиптическая, простатические железы хорошо развиты, перекрывают дистальную часть внутреннего семенного пузырька. Эякуляторный проток прямой, окружён железистыми клетками. Циррус открывается в небольшой половой атриум. Половое отверстие медианное, открывается на уровне кишечной бифуркации. Яичник округлый, иногда субовальный, претестикулярный (перед семенниками), правосторонний, срединный или левосторонний субмедианный, 0.15–0.18 (0.155) × 0.125–0.235 (0.235) мм. Проксимальная часть яйцевода образует везикулярную камеру оплодотворения, отграниченную сфинктерами. Семяприёмник шаровидный, позади яичника, срединный или субмедианный. Лауреров канал с отчётливо расширенной проксимальной частью, отграниченной от короткой трубчатой дистальной части сфинктером, открывается субмедианно или сублатерально на дорсальной поверхности на уровне семяприёмника. Желточный резервуар вентрален по отношению к железе Мелиса. Матка с многочисленными яйцами, распространяющимися почти до заднего конца тела. Постматочное пространство 0.04–0.135 (0.06) мм. Яйца эллипсоидные, оплодотворённые, зародышевые, 0.063–0.07 × 0.035–0.038 мм. Желточные фолликулы в двух боковых полях, простираются от заднего края ротовой присоски или заднего края глотки до заднего конца тела, расположены вентрально, латерально и дорсально, иногда на переднем крае только латерально и дорсально; поля сплющены дорсально, иногда также вентрально, в передней части и вентрально в постматочной области. Экскреторный пузырь трубчатый, I-образный, его передняя граница позади семяприёмника; экскреторное отверстие слегка дорсо-субтерминальное.



**Рисунок 9.** Голотип *V. vytautasi*. А – Общий вентральный вид. Б – Мужская половая система, вентральный вид: внутренний семенной пузырьк (1), простатическая часть (2), область простатических клеток (3), эякуляторный канал (4), железы, окружающие эякуляторный канал (5), циррус (6), матка (7), половое отверстие (8). В – Женская половая система, дорсальный вид: яичник (9), камера оплодотворения (10), желточный резервуар (11), оотип с Мелисовыми железами (12), проксимальная часть Лаурерова канала (13), дистальная часть Лаурерова канала (14), семяприёмник (15). Г – СМ-фотография ротовой присоски, вид сверху: дорсомедиальные (ДМ), дорсолатеральные (ДЛ) и вентральные сосочки (В). Д – СМ-фотография внутреннего семенного пузырька *V. luciopercae*: проксимальная (Пр) и дистальная (Дт) части. По: Atopkin et al., 2018.

**Дифференциальный диагноз.** *V. vytautasi* имеет длинные желточные поля, которые простираются от ротовой присоски или заднего края глотки до заднего конца тела, что отличает обсуждаемый вид от *V. eucaliae* (желточные поля расположены между глоткой и серединой задней части тела, иногда – задним семенником), *V. sacculata* (расположены между глоткой и серединой

задней части тела), *B. mediovitellata* (расположены между брюшной присоской и задним семенником) и *B. inconstans* (расположены между задним краем ротовой присоски и задним семенником) (Цимбалюк, Ройтман, 1965; Lasee et al. 1988; Caira 1985б). Кроме того, *B. vytautasi* отличается от перечисленных видов по размеру половой бурсы (простирается до задней трети брюшной присоски или выступает за задний край присоски по сравнению с прилеганием к брюшной присоске) и ветвями кишечника (заканчиваются в задней трети задней части тела на некотором расстоянии от конца тела по сравнению с окончанием в середине задней части тела у *B. eucaliae*, *B. sacculata*, *B. inconstans* или почти в конце тела у *B. mediovitellata*) (Van Cleave, Mueller, 1932; Цимбалюк, Ройтман, 1965; Lasee et al., 1988; Caira, 1985б). Помимо этого, *B. vytautasi* отличается от *B. eucaliae* степенью развития дорсолатеральных и дорсомедиальных сосочков на ротовой присоске (хорошо развитые по сравнению с плохо развитыми) и внутренним семенным пузырьком (прямой или слегка скрученный по сравнению с извитым), от *B. inconstans* – морфологией ротовой присоски (дорсолатеральные и дорсомедиальные сосочки хорошо развиты по сравнению с полностью отсутствующими), а от *B. sacculata* – морфологией половой бурсы (простатические железы перекрывают только дистальную часть семенного пузырька по сравнению с перекрытием всего семенного пузырька) (Caira, 1985б; Choudhury, Léon-Regagnon, 2005). *B. vytautasi* похож на *B. acerinae* и *B. luciopercae* по размеру желточных полей, но отличается от этих видов по длине половой бурсы (простирается до задней трети брюшной присоски или выступает за задний край присоски по сравнению с прилеганием к брюшной присоске); ветвями кишечника (оканчивающимися на некотором расстоянии от конца тела по сравнению с окончанием почти в конце тела); морфологией внутреннего семенного пузырька (однодольный по сравнению с двудольным); расположением желточных полей в передней части тела (сливаются или не сливаются) (Соколов и др., 2006, 2013). Отношение размеров ротовой присоски к глотке, рассчитанное как

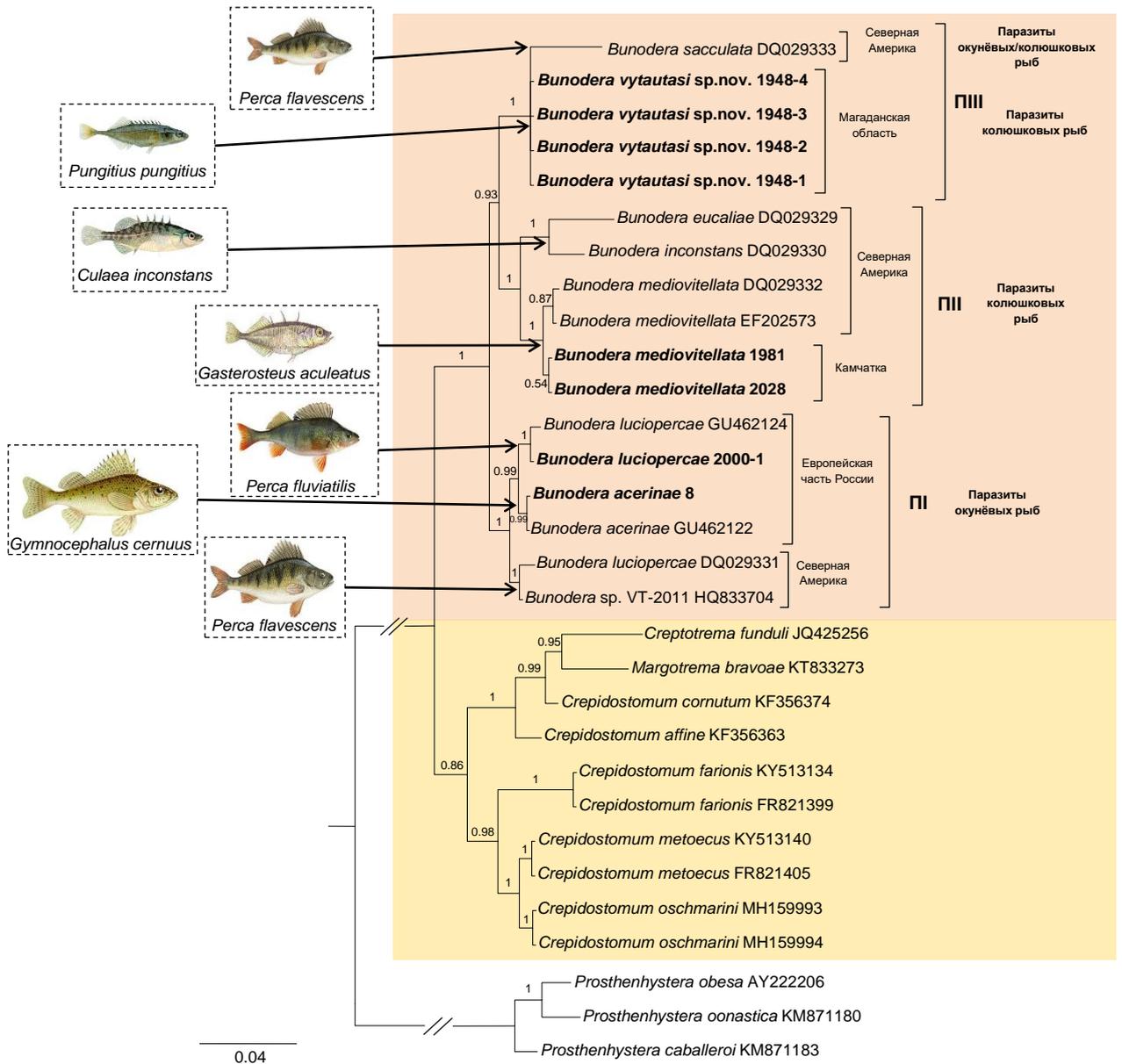
произведение длины и ширины (включая дорсолатеральные сосочки на ротовой присоске) для *B. vytautasi* (1:0.14–0.18), имеет промежуточные числовые показатели между таковыми, рассчитанными для *B. acerinae* (1:0.173–0.375) и *B. luciopercae* (1:0.06–0.147) (Соколов и др., 2006).

### 3.3.2. Молекулярные данные

**Материал.** В работе получено 15 последовательностей фрагмента гена 28S рРНК общей длиной 1580 п.н. для видов *B. luciopercae* (1 образец) и *B. acerinae* (8 образцов); 1170 п.н. для видов *B. vytautasi* (4 образца) и *B. mediovitellata* (2 образца); 5 последовательностей фрагмента гена *coxI* мтДНК длиной 847 п.н. для вида *B. acerinae*. Г. д. были рассчитаны для семи видов (прил. VI) по фрагменту гена 28S рРНК, длиной 812 п.н., обрезанному по длине самых коротких последовательностей из генного банка.

**Результаты анализа.** Г. д. между видами рода *Bunodera* находились в диапазоне 0.37–6.21%. Самые низкие значения г.д. (0.37%) наблюдались между выборками вида *B. luciopercae* из разных хозяев. Самые высокие значения г.д. (6.21%) – между видами *B. eucaliae* и *B. sacculata*. Новый вид *B. vytautasi* генетически наиболее близок к северо-американскому виду *B. sacculata* и отличается от него на 2.36% (прил. VI).

Образцы *Bunodera* sp. из США (Curran et al., 2011) и *B. luciopercae* из Канады (Choudhury, Lèon-Regagnon, 2005) сформировали на филогенетическом древе (рис. 10, III) группу, самостоятельную по отношению к европейским видам *B. luciopercae* и *B. acerinae*. Между собой эти образцы отличаются всего одной нуклеотидной заменой, обнаруженной у *B. luciopercae* из Канады, по отношению к *Bunodera* sp. из США, что на данном этапе позволяет объединить их под названием *Bunodera* sp., морфологическое описание которого пока отсутствует.



**Рисунок 10.** Филогенетические взаимоотношения, реконструированные для восьми видов рода *Bunodera* на основе анализа фрагмента гена 28S рРНК методом Байесовского Вывода. Числа на ветвях являются значениями апостериорных вероятностей алгоритма ВІ. Жирным шрифтом выделены виды, исследуемые в настоящей работе.

Черви, полученные из *Gasterosteus aculeatus* с Камчатки и идентифицированные как *B. mediovitellata*, идентичны образцам *B. mediovitellata* из Канады по фрагменту гена 28S рРНК, что подтверждает амфитихоокеанское распространение этого вида (Kennedy, 1974; Caira, 19856; Choudhury, Léon-Regagnon, 2005). В Азии *B. mediovitellata* был

зарегистрирован в основном у *G. aculeatus* и *P. pungitius*, реже у других рыб Командорских островов, п-ова Камчатка (реки Камчатка, Азабачья и Утхолок) и Магаданской области (реки Тауй и Яма) (Цимбалюк, Ройтман, 1965; Атрашкевич и др., 2005; Соколов, 2010; Поспехов и др., 2014).

На филогенетическом древе (рис. 10) клада рода *Bunodera* сформирована восьмью видами, распределёнными по трём хорошо поддержанным подкладам II, III и IIII, что соответствует результатам предыдущих молекулярно-генетических исследований видов *Bunodera* (Choudhury, Lèon-Regagnon, 2005; Petkevičiūtė et al., 2010; Hernández-Mena et al., 2016; Soldanova et al., 2017).

Известно, что виды, формирующие подкладу II, являются паразитами окунёвых рыб, а виды подклады III – паразитами колюшковых рыб (Caira, 19856; Brooks, 1992; Choudhury, Lèon-Regagnon, 2005; Соколов и др., 2006). Вид *Bunodera vytautasi*, специфичный для колюшковых рыб, генетически далёк от других видов рода *Bunodera* и образует родственную ветвь с видом *B. sacculata*. Обязательным окончательным хозяином *B. sacculata* является *Perca flavescens* (Van Cleave, Mueller, 1932; Hoffman, 1999; Muzall, 2002; Choudhury, Lèon-Regagnon, 2005). Однако известен случай обнаружения последнего в ручьевой колюшке *Culaea inconstans* из водоёмов Манитобы и Онтарио (Канада) (Choudhury, Lèon-Regagnon, 2005). Морфологическая синапоморфия для видов *B. vytautasi* + *B. sacculata* не прослеживается (подклада IIII).

В сообщениях о регистрации *B. luciopercae*, найденного в хариусе *T. thymallus* из северной части Восточной Европы (Румянцев и др., 1999; Барская, 2001), не учитывается публикация Ройтмана и Соколова (1999). Поэтому таксон, указанный в этих источниках, может рассматриваться только как евразийский *B. luciopercae* s. l. Результаты филогенетического анализа подтверждают конспецифичность трематод из европейского хариуса *T. thymallus* в р. Каменная (Карелия) с *B. luciopercae* s. str. из речного окуня

*Perca fluviatilis* из Литвы и европейской части России, в том числе Карелии (материал из генного банка).

Вид *B. luciopercae* s. str. и близкородственный ему вид *B. acerinae* были ранее оценены как самостоятельные виды, занимающие определённые экологические ниши (*B. luciopercae* – паразит окуней; *B. acerinae* – паразит ершей) (Ройтман, Соколов, 1999; Соколов и др., 2006; Petkevičiūtė et al., 2010; Соколов и др., 2013). При этом низкие значения г. д. между этими видами (0.466%), возможно, указывают на их недавнюю дивергенцию от общего предка.

Результаты проведённого исследования, а также литературные данные позволяют говорить о том, что *B. luciopercae* является политипическим видом, который на филогенетическом древе представлен двумя независимыми группами: первая обитает на территории Европы, а вторая – на территории Северной Америки (рис. 10, П; Atopkin et al., 2018). Г. д. (0.4–1.086%), указанные Атопкиным с соавт. (Atopkin et al., 2018) по фрагменту гена 28S, свидетельствуют о том, что эти группы являются отдельными видами, так как их значения заметно превосходят приведённые выше минимальные значения для видов рода *Crepidostomum* (0.14–0.24%) (прил. IV) и наименьшее значение для видов рода *Allocreadium* (0.16%) (прил. VII). Полученные результаты подтверждают предыдущие таксономические гипотезы (Соколов и др., 2006; Petkevičiūtė et al., 2010; Curran et al., 2011; Atopkin et al., 2018) в пользу того, что североамериканский *Bunodera* sp. является самостоятельным видом.

По значениям г. д. наиболее обособленными из всех видов *Bunodera* оказались *B. eucaliae* и *B. inconstans* по отношению к *B. luciopercae*, *B. acerinae*, *B. sacculata* и *B. vytautasi*: 4.05–6.89%; а также *B. sacculata*, который сильно удалён от всех видов, кроме *B. vytautasi*: 4.74–6.89%. Приведённые диапазоны г. д. (прил. VI), возможно, указывают на относительно недавнее происхождение видов *B. eucaliae*, *B. inconstans* и *B. sacculata*. В целом, г. д. между видами рода указывают на уровень межвидового различия,

характерный для видов этого семейства (прил. VI) (Petkevičiūtė et al., 2010; Atopkin, Shedko, 2014; Atopkin et al., 2018; Petkevičiūtė et al., 2018).

Молекулярно-генетический анализ по фрагменту гена 28S рРНК показал, что род *Bunodera* является монофилетическим, и в его состав входят 8 видов: *B. luciopercae*, *B. acerinae*, *B. sacculata*, *B. eucaliae*, *B. mediovitellata*, *B. inconstans*, *B. vytautasi* и *Bunodera* sp.

### 3.4. Род *Hokkaidoinsula* Vainutis gen. nov.

Типовой вид: *Hokkaidoinsula chaenogobii* (Yamaguti et Matumura, 1942) comb. nov.

Типовой хозяин: *Chaenogobius annularis urotaenia* (Hilgendorf, 1879).

Типовое местонахождение: водоёмы города Саппоро, о-в Хоккайдо, Япония.

Этимология: родовое название дано по названию острова Хоккайдо, где первоначально был обнаружен представитель нового рода.

**Замечания.** Первоначально типовой вид рода *Hokkaidoinsula* gen. nov. был описан Ямагучи и Мацумурой (Yamaguti, Matumura, 1942) от бычка *Chaenogobius annularis urotaenia* (Hilgendorf, 1879) из водоёмов Саппоро (остров Хоккайдо) как *Crepidostomum chaenogobii*. Впоследствии эта трематода была отмечена Симадзу (Shimazu, 1981, 1990) в кишечнике и пилорической части бычков *C. annularis urotaenia*, *Cottus amblystomopsis* Schmidt, 1904, *Cottus hangiongensis* Mori, 1930 и *Cottus nozawae* Snyder, 1911. На территории Южного Сахалина обсуждаемый вид был обнаружен Шедько (2003) от сахалинской колюшки *Pungitius tymensis* Nikolskii, 1889 в реке Тёплый Ключ (бассейн реки Белая). Затем Айер и Катахира (Ayer, Katahira, 2015) отметили *C. chaenogobii* от *P. tymensis* в системе реки Бивасе (Восточный Хоккайдо, Япония). Недавно Симадзу (Shimazu, 2016 б) привёл подробное морфологическое описание вида и уточнил его географическое распространение в Японии.

До недавнего времени все специалисты рассматривали *H. chaenogobii* в составе рода *Crepidostomum* (Yamaguti, Matumura, 1942; Shimazu, 1981, 1990,

2016 б; Шедько, 2003; Соколов и др., 2012; Ayer, Katahira, 2015; Vainutis, 2017). Однако в работе Атопкина с соавт. (Atopkin, Sokolov, Vainutis et al., 2020) на основе молекулярных данных по гену 28S впервые было высказано предположение о принадлежности *C. chaenogobii* к отдельному роду. Дополнительные молекулярно-генетические исследования образцов *Hokkaidoinsula chaenogobii* из Южного Сахалина, проведённые автором диссертации, позволили подтвердить это предположение и необходимость описания нового для науки рода *Hokkaidoinsula* gen. nov.

Дополнительным свидетельством того, что на территории Южного Сахалина обитает тот же вид *Hokkaidoinsula chaenogobii*, что и на о-ве Хоккайдо, служит наличие рыбообразного пруда на реке Тёплый Ключ. Скорее всего, *H. chaenogobii* был интродуцирован на территорию Южного Сахалина с о-ва Хоккайдо через колюшку *P. tyomensis*, о чём свидетельствует более широкое распространение этого паразита на территории о-ва Хоккайдо (округи Осима, Исикари и Кусиро) и ограниченное распространение в реке Тёплый Ключ, бассейн реки Белая (округ Долинский, Южный Сахалин).

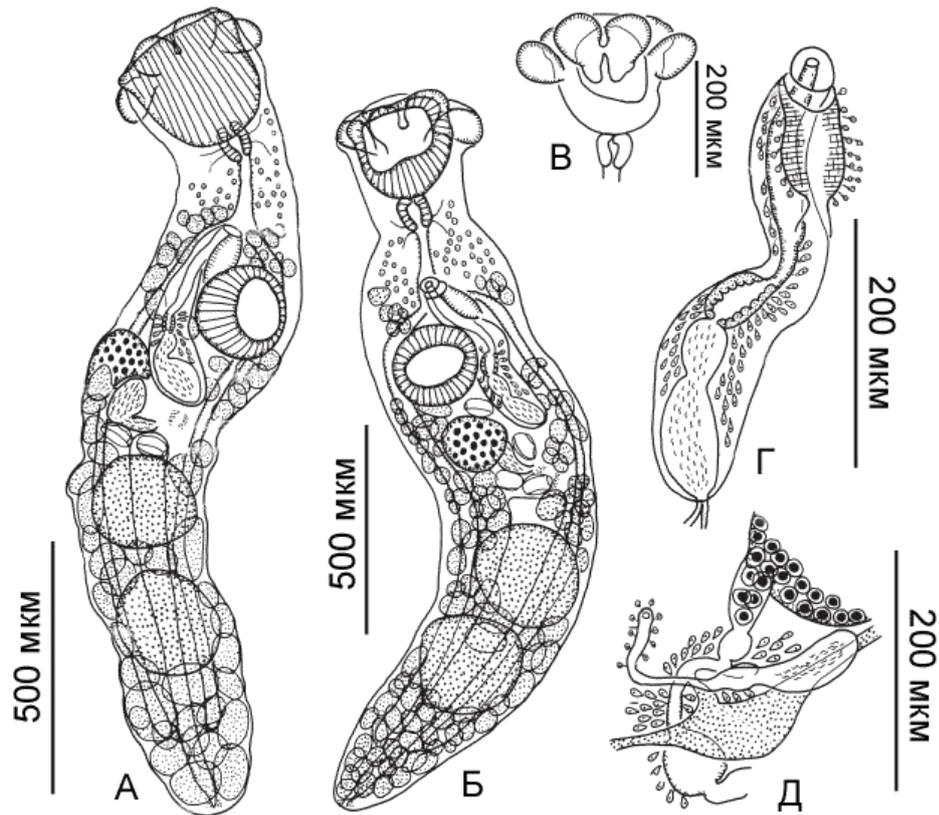
**Состав рода.** Представлен единственным видом *H. chaenogobii*.

### 3.4.1. Морфологические характеристики

**Материал.** 5 образцов *Hokkaidoinsula chaenogobii* из кишечника сахалинской колюшки *Pungitius tyomensis* и 8 образцов из бокоплавов *Gammarus koreanus* из притока реки Белая, Южный Сахалин (табл. 2).

**Диагноз рода.** Тело цилиндрическое. Ротовая присоска субтерминальная, снабжена 6 околоротовыми сосочками, при этом вентролатеральные сосочки небольшие, конические; дорсолатеральные и дорсомедианные сосочки крупные, округлые, одинаковых размеров. Пищевод удлинённый, раздваивается непосредственно перед брюшной присоской. Брюшная присоска меньше ротовой, расположена на границе первой и второй трети тела. Половая бурса утолщённая, булавовидная; проксимальным концом достигает заднего края яичника или переднего

семенника, половое отверстие на уровне развилка кишечника. Семенники тандемные, круглые, лежат в середине задней части тела. Матка претестикулярная. Желточные фолликулы протягиваются от заднего конца тела до уровня развилка кишечника или слегка заходят за этот уровень кпереди, заполняют межтестикулярное пространство.



**Рисунок 11.** *Hokkaidoinsula chaenogobii*. А – Голотип, общий вентральный вид, из кишечника *Chaenogobius annularis urotaenia*; Б – общий вентральный вид червя из кишечника *Cottus hangiongensis*; В – дорсальный вид передней части тела червя из кишечника *Co. nozawae*; Г – половая бурса, вентральный вид; Д – дорсальный вид женской половой системы червя из кишечника *Co. hangiongensis*. По: Shimazu, 2016 б.

**Дифференциальный диагноз.** Особи *H. chaenogobii* (рис. 11) в половозрелом состоянии отличаются меньшими значениями длины и ширины тела по отношению к другим представителям рода *Crepidostomum* s. str. Как было отмечено ранее несколькими авторами, у этого вида брюшная присоска меньше, чем ротовая (Yamaguti & Matsumura, 1942; Shimazu, 1981, 1990а, 2016б). Также для нового рода характерно отличие в строении и

размерах четырёх дорсальных сосочков. Среди видов *Crepidostomum* s. str. вид *C. metoecus* имеет наибольшие по длине и ширине дорсальные сосочки, однако у *H. chaenogobii* их размеры больше и имеют округлую или эллипсоидную форму, тогда как у видов *Crepidostomum* они либо округлые, либо роговидные (Caira, 1985б; Shimazu, 1990а; Ayer & Katahira, 2015; Shimazu, 2016б). Морфометрически половая бурса *H. chaenogobii* попадает в диапазоны размеров половой бursы видов *Crepidostomum* s. str. и *Stephanophiala farionis*, но по сравнению с ними занимает большее пространство в теле червя и протягивается до уровня заднего края яичника или до переднего семенника (Yamaguti & Matsumura, 1942; Ayer & Katahira, 2015; Shimazu, 2016б). Как и у представителей рода *Crepidostomum* s. str. желточные фолликулы *H. chaenogobii* достигают заднего конца тела, однако на передней границе фолликулы достигают уровня развилка кишечника или слегка заходят за этот уровень кпереди; помимо прочего, фолликулы *H. chaenogobii* заходят в межтестиккулярное пространство, как бы разделяя оба семенника, чего не наблюдалось ни у одного евразийского вида *Crepidostomum* s. l., у которых семенники расположены максимально близко или плотно прилегают друг к другу (Yamaguti & Matsumura, 1942; Shimazu, 1990а, 2016б; Ayer & Katahira, 2015). У видов *Crepidostomum* s. str. на передней границе желточные фолликулы заполняют пространство за ротовой присоской или находятся на уровне глотки (Thomas, 1958; Slusarski, 1958; Кротов, 1959; Gibson & Valtonen, 1988; Caira, 1985б; Shimazu, 1990а, 2016б). Семенники *H. chaenogobii* в норме имеют сферическую форму, оба семенника характеризуются примерно одинаковыми размерами в диаметре; у видов *Crepidostomum* семенники округлые или овальные, оба семенника отличаются по размеру.

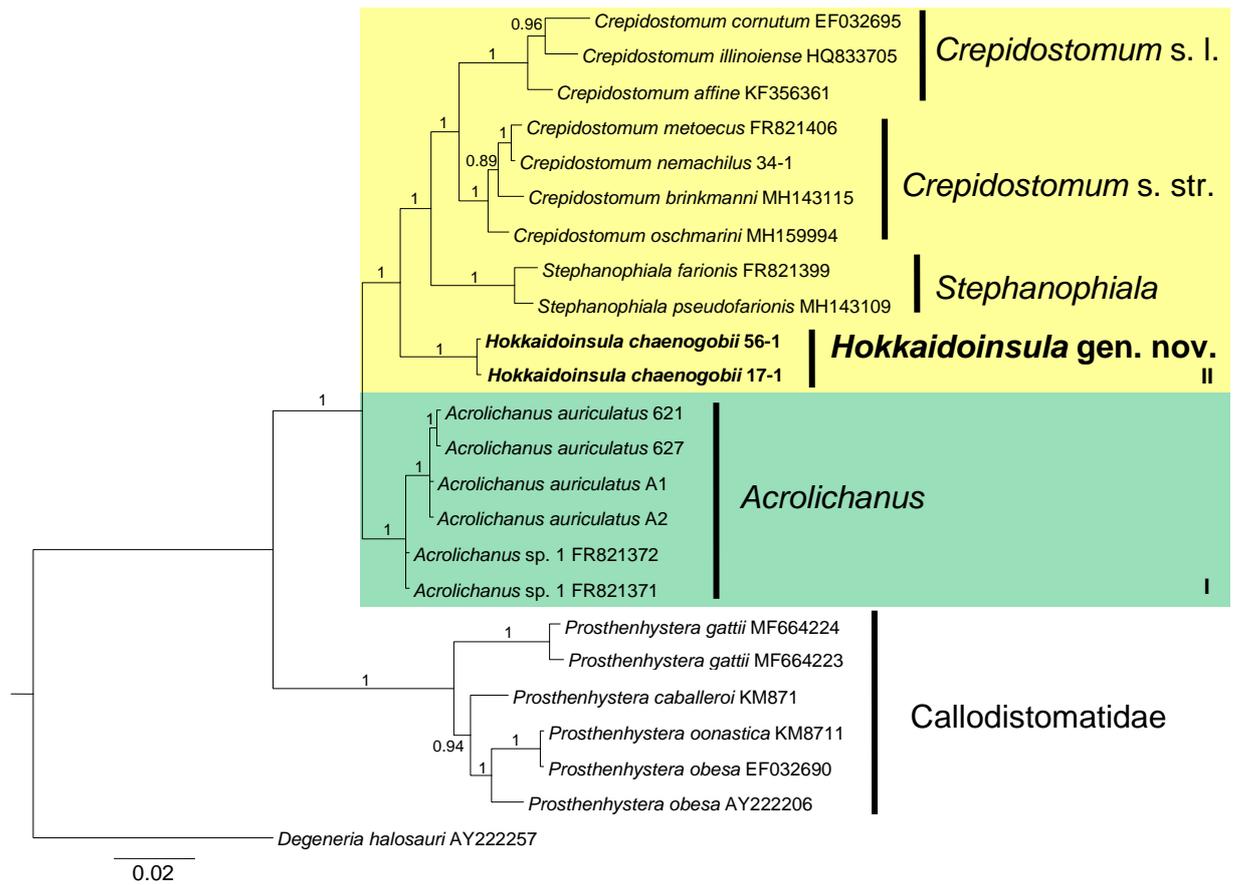
### 3.4.2. Молекулярные данные

**Материал.** Для *Hokkaidoinsula chaenogobii* были получены 13 новых последовательностей фрагмента гена 28S рРНК общей длиной 1401 п.н. и 3 новых последовательности фрагмента гена *cox1* мтДНК общей длиной 843 п.н.

**Результаты анализа.** Молекулярные данные, полученные на основе последовательностей фрагмента гена 28S рРНК (прил. II; IV) и фрагмента гена *cox1* мтДНК (прил. III; V) для *H. chaenogobii* из сахалинской колюшки и бокоплавов, показывают их заметную обособленность от видов рода *Crepidostomum*. Молекулярные данные для *H. chaenogobii* из типового местообитания (Саппоро, о-в Хоккайдо, Япония) отсутствуют.

Г. д. (прил. IV), рассчитанные между *H. chaenogobii* и видами рода *Stephanophiala* по фрагменту гена 28S рРНК (5.73–5.83%), показывают, что данные виды прошли большой путь дивергенции, несмотря на то, что при сравнении *H. chaenogobii* и *Stephanophiala* spp. с видами рода *Crepidostomum* s. str. уровень генетического расхождения ниже примерно в 1.2 – 1.5 раза (3.79–4.89%), хотя и находится на межродовом уровне.

На филогенетическом древе (рис. 12) видно, что *H. chaenogobii* удалён от рода *Crepidostomum sensu lato* и занимает промежуточное положение между родами *Acrolichanus* и *Stephanophiala*. Этот факт хорошо согласуется с приведёнными выше значениями г. д., кроме того, значения г. д. между *H. chaenogobii* и видами рода *Acrolichanus* (прил. II) находятся в промежуточном диапазоне (4.46 – 4.69%) по отношению к значениям г. д. *Crepidostomum* s. str. и *Stephanophiala*, что также соответствует межродовому уровню отличий. Более полная молекулярная характеристика нового рода будет проведена после получения молекулярных данных для *H. chaenogobii* из типового местонахождения в Японии.



**Рисунок 12.** Филогенетическое древо для четырёх родов Allocreadiidae на основе анализа фрагмента гена 28S рРНК. Числа на ветвях являются значениями апостериорных вероятностей алгоритма BI. Жирным шрифтом выделены виды, исследуемые в настоящей работе. Римскими цифрами отмечены клады, выделенные разными цветами: I – *Acrolichanus*; II – *Hokkaidoinsula* gen. nov., *Stephanophiala*, *Crepidostomum* s. l.

### 3.5. Род *Allocreadium* Looss, 1900

Синонимы: *Creadium* Looss, 1899 (nomen praeoccupatum); *Macrolecithus* Ozaki, 1926; *Neoallocreadium* Achmerov, 1960; *Allocreadioides* Yamaguti, 1971; *Pseudoallocreadium* Yamaguti, 1971

Типовой вид: *Allocreadium isoporum* (Looss, 1894) Looss, 1900

Типовой хозяин: язь *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758)

Типовое местонахождение: Германия

**Замечания.** Лоосс (Looss, 1894) описал род *Allocreadium* для вида *Creadium isoporum* из-за преокупации названия *Creadium* (Looss, 1894, 1899, 1900). Затем были описаны близкие по морфологическому строению роды

*Macrolecithus*, *Neoalloeceadium* и *Pseudalloeceadium*, которые впоследствии были сведены разными авторами в синонимы названия рода *Alloeceadium* (Hasegawa, Ozaki, 1926; Ахмеров, 1960; Быховская-Павловская, 1962; Yamaguti, 1971; Shimazu, 1988, 2016a; Bray et al., 2012). Симадзу (Shimazu, 2016a) выполнил последнюю наиболее крупную систематическую ревизию для девяти видов этого рода из Японии (о-ва Хонсю и Хоккайдо): *Al. hasu* Ozaki, 1926; *Al. japonicum* Ozaki, 1926; *Al. gotoi* (Hasegawa and Ozaki, 1926) Shimazu, 1988; *Al. tosai* Shimazu, 1988; *Al. brevivitellatum* Shimazu, 1992; *Al. tribolodontis* Shimazu and Hashimoto, 1999; *Al. aburahaya* Shimazu, 2003; *Al. shinanoense* Shimazu, 2003; *Al. tamoroko* Shimazu and Urabe, 2013.

**Состав рода.** Данный род отличается самым высоким видовым разнообразием (около 120 видов) в семействе Alloeceadiidae, из которых около 50 видов обитает в Палеарктике. До недавнего времени только для 5 видов *Alloeceadium* была подтверждена валидность по молекулярным данным (Petkeviciute et al., 2012; Bray et al., 2012; Shimazu, 2017): *Alloeceadium isoporum* (Looss, 1894) Looss, 1900; *Al. crassum* (Wesenberg-Lund, 1934) Petkeviciūtė, Stunžėnas, Stanevičiūtė, 2012; *Al. gotoi* (Hasegawa and Ozaki, 1926) Shimazu, 1988; *Al. lobatum* Wallin, 1909, *Al. neotenicum* Peters, 1957.

На территории юга Дальнего Востока России по морфологическим признакам было выделено 6 видов *Alloeceadium* (Спасский, Ройтман, 1960; Ахмеров, 1960, 1963; Ройтман, 1963a; Беспрозванных, 1984): *Al. pseudaspīi* (Achmerov, 1960), *Al. elongatum* (Achmerov, 1960), *Al. hypophthalmichthydis* (Achmerov, 1960), *Al. gobii* (Ройтман, 1963a), *Al. erythroculteris* (Achmerov, 1960) и *Al. maculati* Ахмеров, 1963.

Недавно с Дальнего Востока России на основе морфологических и молекулярно-генетических данных при участии автора диссертации был описан новый вид этого рода *Al. khankaiensis* (Vainutis, 2020).

**Распространение.** Ареал рода является самым обширным среди других родов семейства и включает реки и озёра Центральной (Казахстан), Восточной (Япония, Китай), Южной (Индия) и Передней (Турция) Азии,

Северной (Марокко, Судан, Египет), Центральной, Западной и Южной Африки, Европейской и Азиатской частей России, Западной (Германия, Великобритания) и Восточной Европы (Чехия, Польша, Украина), Северной (США, Канада, Мексика) и Южной Америки (Аргентина).

### 3.5.1. Морфологические характеристики

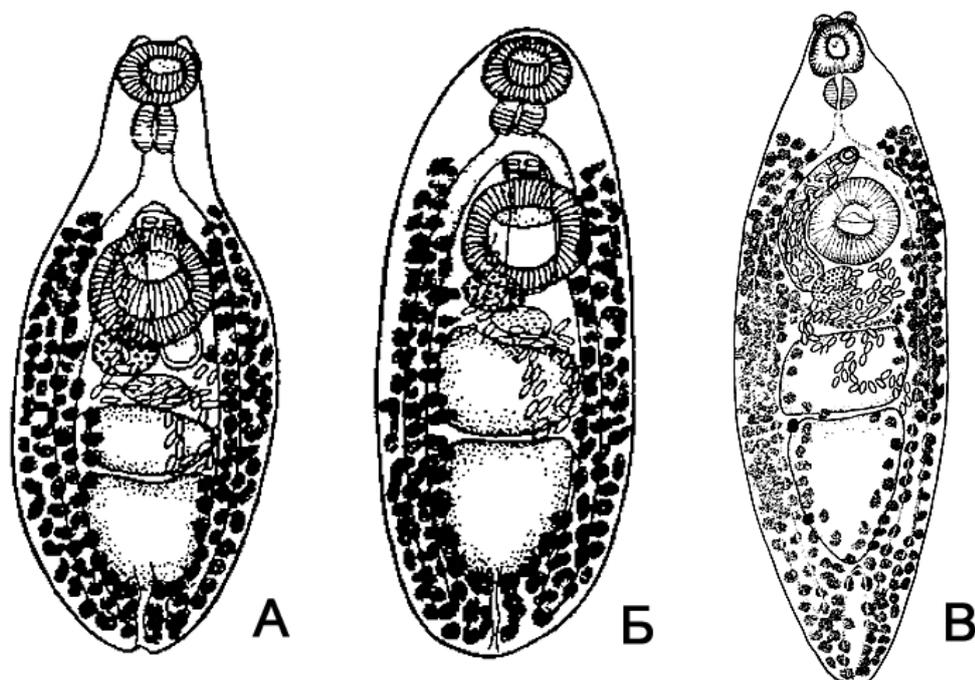
**Замечания.** Исследована морфология трёх видов рода *Allocreadium* – *Al. hemibarbi*, *Al. khankaiensis* и *Allocreadium* sp. 2, из которых два последних являются новыми для науки. Приведён обновлённый диагноз морфологических характеристик рода *Allocreadium*, а также *Al. hemibarbi*. Описано 2 новых для науки вида.

**Материал.** 15 образцов *Allocreadium hemibarbi* от коня-губаря *Hemibarbus labeo* из р. Комиссаровка, 10 образцов *Al. Khankaiensis* от китайского голяна *Rhynchocypris oxucephalus* из р. Комиссаровка и 7 образцов *Allocreadium* sp. 2 от карася *Carassius auratus* из р. Арсеньевка.

**Диагноз рода.** Тело удлинённо-овальное. Ротовая присоска субтерминальная. Околоротовые сосочки отсутствуют. Пищевод раздваивается перед или дорсально к брюшной присоске. Брюшная присоска может быть больше, равна или меньше ротовой присоски, расположена на границе первой и второй трети тела. Половая бурса мешковидной формы, латеральна к брюшной присоске или перед ней, половое отверстие непосредственно перед брюшной присоской. Семенники тандемные, округлой, овальной или неправильной формы. Матка претестиккулярная или достигает заднего семенника. Передняя граница желточных фолликулов в передней части тела или не достигает брюшной присоски, задняя граница всегда заполняет посттестиккулярное пространство.

В настоящей работе на основе сравнительного морфологического анализа по литературным данным мы поддерживаем точку зрения Коваль (1966) о сведении названия вида *Al. maculati* в синонимы с названием вида *Al. erythroculteris* по следующим признакам (рис. 13): на переднем крае ротовой

присоски имеются небольшие ушковидные выросты; передний семенник имеет форму неправильного овала; задний семенник по форме напоминает треугольник; на передней границе желточные фолликулы на уровне развилка кишечника; матка с многочисленными яйцами одной петлёй достигает переднего края заднего семенника.



**Рисунок 13.** А – *Al. erythroculteris* в расправленном состоянии; Б – В сокращённом состоянии. По: (Ахмеров, 1963). В – *Al. erythroculteris*. По: (Ахмеров, 1960).

По принципу приоритета (Международный кодекс зоологической номенклатуры, 23.1, 23.3) мы восстанавливаем вид *Al. pseudaspis* (Achmerov, 1960) как валидный, а название вида *Al. elongatum* (Achmerov, 1960) становится его синонимом ввиду преокупации видового названия трематодой, ранее описанной в Северной Корее – *Allocreadium elongatum* (Park, 1939) Shimazu, 1988.

***Allocreadium hemibarbi* Roytman, 1963 (табл. 8, рис. 14)**

*Типовой хозяин: Hemibarbus labeo* Pallas, 1776.

*Обследованный хозяин: Hemibarbus labeo* (Pallas, 1776)

*Локализация:* кишечник.

*Типовое местонахождение:* Россия, Амурская область, р. Томь (приток реки Зея).

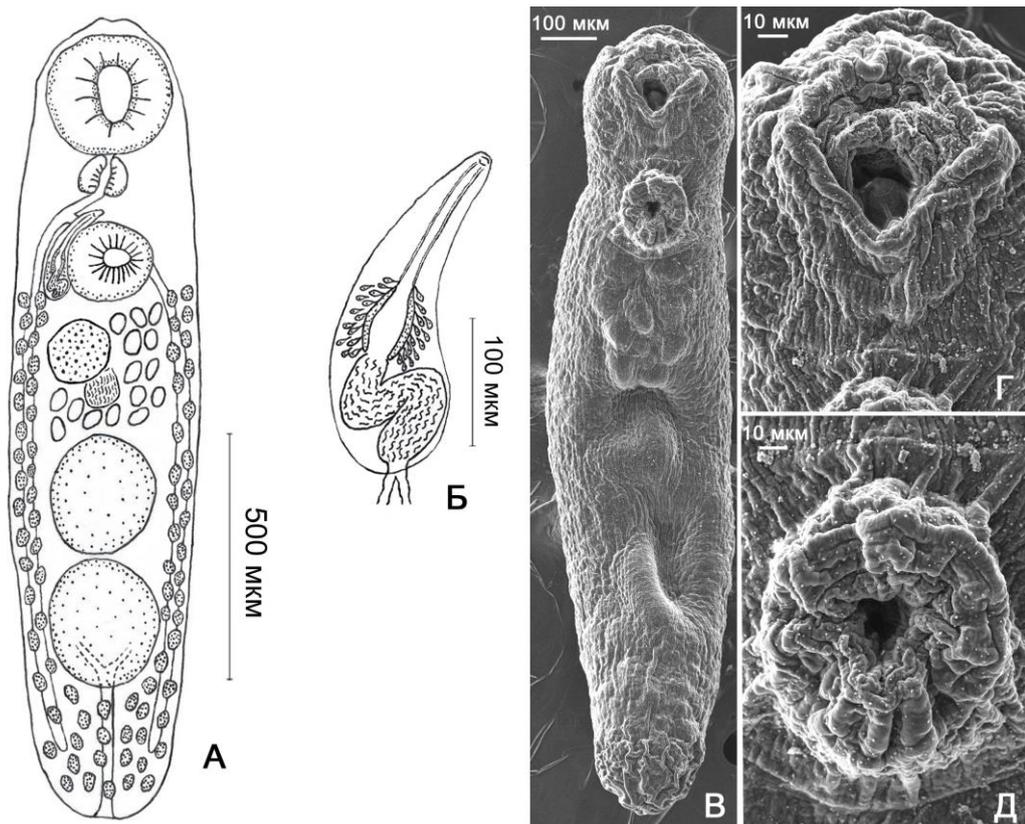
*Новое место сбора:* Россия, Ханкайский район, река Комиссаровка.

*Коллектор:* К.С. Вайнутис.

*Материал:* 15 половозрелых особей.

*Описание.* Трематоды небольшие, тело удлинённое, цилиндрическое. Его длина 1.25–1.6 (1.428) мм (здесь и далее – цифры в скобках отображают средние значения параметров), самая широкая часть тела 0.3–0.4 (0.342) мм на уровне его середины, рядом с передним краем переднего семенника. Кутикула гладкая. Длина передней части тела 0.33–0.44 (0.385) мм. Длина задней части тела 0.77–1.0 (0.882) мм, задний конец тела округлён. Расстояние между задним концом тела и задним семенником – 0.27 мм. Ротовая присоска субтерминальная, на вентральной стороне тела, длина 0.2–0.26 (0.224) мм, ширина 0.19–0.27 (0.23) мм; околоротовые сосочки отсутствуют. На переднем конце тела над ротовой присоской из тегумента образовано небольшое выпячивание. Глазные пятна отсутствуют. Брюшная присоска меньше ротовой присоски, длина 0.14–0.16 (0.154) мм, ширина 0.15–0.18 (0.164) мм. Среднее расстояние между ротовой присоской и брюшной – 0.13 мм. Глотка небольшая, грушевидная, открывается сразу после ротовой присоски, длина 0.07–0.1 (0.085) мм, ширина 0.08–0.1 (0.09) мм, максимальное значение ширины в нижней части глотки. Пищевод короткий, 0.08 мм в длину, раздваивается перед брюшной присоской, на половине расстояния между ротовой и брюшной присоской. Длинные тонкие ветви кишечника почти достигают заднего конца тела. Два крупных семенника, овальные, расположены тандемно по средней линии тела, 0.2–0.26 (0.231) × 0.17–0.24 (0.201) мм. Задний семенник немного больше переднего семенника. Яичник составляет примерно половину от размера семенников, округлый, расположен в правой стороне тела, 0.09–0.13 (0.108) × 0.08–0.12 (0.104) мм. Лауреров канал не был обнаружен. Небольшой семяприёмник расположен вентрально, слегка смещён к правой стороне тела,

круглый,  $0.06 \times 0.06$  мм. Редкие небольшие желточные фолликулы находятся в интерцекальном пространстве, простираясь от заднего края брюшной присоски до заднего конца тела в латеральных полях, дорсально по отношению к ветвям кишечника. Мешковидная половая бурса  $0.25$  мм в длину, достигает заднего края брюшной присоски, содержит внутренний семенной пузырь, простатическую часть и циррус. Внешний семенной пузырь отсутствует. Половое отверстие медианное, открывается между бифуркацией кишечника и брюшной присоской. Петли матки расположены между брюшной присоской и передним семенником, заполнены овальными яйцами. Яйца небольшие, около  $0.068$  мм в длину и  $0.05$  мм в ширину. Экскреторный пузырь трубковидный, I-образный, достигает уровня задней трети переднего семенника. Экскреторное отверстие терминальное.



**Рисунок 14.** *Allocreadium hemibarbi*. А – Общий вентральный вид. Б – Половая бурса. В-Д – СЭМ-фотографии зрелого червя: В – общий вентральный вид; Г – передний конец тела; Д – брюшная присоска. По: Vainutis, 2020.

**Дифференциальный диагноз.** Морфометрическое сравнение исследованных трематод *Al. hemibarbi* из коня-губаря *Hemibarbus labeo* и из оригинального описания Ройтмана (1963а) показывает их идентичность (табл. 8, рис. 14). Основным отличительным признаком в строении *Al. hemibarbi* является брюшная присоска, которая меньше ротовой (табл. 8, рис. 14А, Д), тогда как у других видов рода брюшная присоска больше или равна ротовой. Желточники простираются от заднего конца тела до брюшной присоски, а проксимальный конец половой бурсы расположен на уровне заднего края брюшной присоски. Различия между оригинальными образцами *Al. hemibarbi* и образцами, описанными Ройтманом (1963а), наблюдались в длине тела, размерах брюшной присоски и половой бурсы (табл. 8), что может быть объяснено возрастными различиями трематод. Впервые для этого вида был обнаружен выпуклый выступ тегумента, отмеченный на конце передней части тела. Подобная особенность была описана у *Al. erythroculteris* (Ахмеров, 1960, 1963). *Al. hemibarbi* отличается от *Al. erythroculteris* размерами присосок – у *Al. hemibarbi* брюшная присоска меньше ротовой, а у *Al. erythroculteris* наоборот брюшная присоска больше, чем ротовая; матка *Al. hemibarbi* ограничена между брюшной присоской и передним семенником, пределы матки *Al. erythroculteris* – между брюшной присоской и передним семенником, частично покрывая передний семенник до переднего края заднего семенника; желточные фолликулы *Al. hemibarbi* доходят только до заднего края брюшной присоски, фолликулы *Al. erythroculteris* достигают уровня глотки и уровня бифуркации кишечника.

***Allocreadium khankaiensis* Vainutis, 2020 (табл. 8, рис. 15)**

*Типовой хозяин:* *Rhynchocypris oxycephalus* Sauvage et Dabry de Thiersant, 1874.

*Локализация:* кишечник.

*Типовое местонахождение:* Россия, Ханкайский район, река Комиссаровка.

*Коллектор:* К.С. Вайнутис.

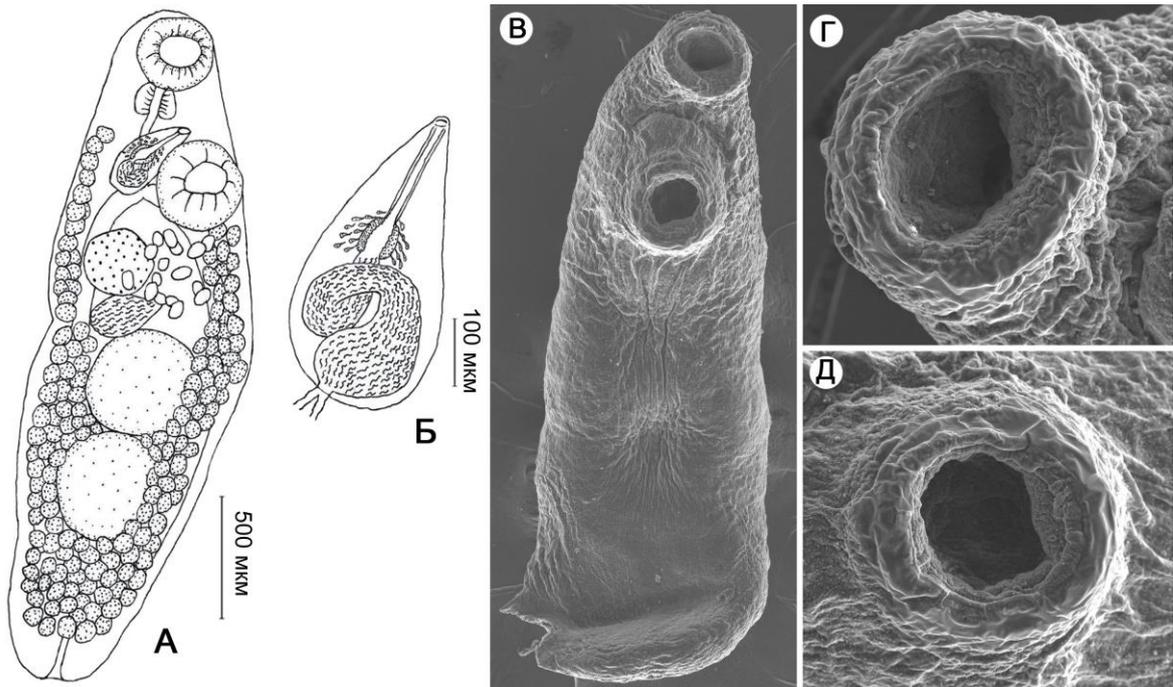
*Типовые образцы:* голотип (№ 309-1) и 9 паратипов (№ 309-2-10). Этот материал был депонирован в паразитологическую коллекцию Зоологического музея (Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии, Дальневосточное отделение Российской академии наук, Владивосток, Россия).

*Дата депонирования:* 14 ноября 2018.

*Этимология:* Видовое название «*khankaiensis*» дано по названию озера Ханка, в которое впадает река Комиссаровка.

*Описание.* Трематоды небольшого размера, тело удлинённое, эллипсоидное, длина тела 0.7–1.2 (0.913) мм, самая широкая часть тела 0.22–0.35 (0.278) мм на уровне его середины. Кутикула гладкая. Передняя часть тела короткая, сужена к переднему концу, её длина – 0.15–0.3 (0.202) мм. Задняя часть тела округлена, её длина – 0.42–0.75 (0.569) мм. Расстояние между ротовой и брюшной присоской – 0.13 мм. Расстояние от заднего конца тела до заднего семенника – 0.275 мм. Ротовая присоска терминальная, округлая, 0.09–0.14 (0.114) мм в диаметре. Околоротовые мускульные сосочки отсутствуют, на периферии ротовой присоски имеются маленькие сосочки. Глазные пятна отсутствуют. Брюшная присоска округлая, 0.115–0.17 (0.148) мм, находится на границе первой трети тела. Обе присоски приблизительно равного размера или брюшная присоска больше ротовой. Глотка небольшая 0.0375–0.07 (0.054) мм, шаровидная. Пищевод короткий, раздваивается на уровне переднего края брюшной присоски или непосредственно перед ней. Ветви кишечника длинные, достигают заднего края тела, где их концы смещаются к средней линии тела. Семенника два, крупного размера, 0.1375–0.2 (0.167) мм в диаметре, плотно прилегают друг к другу, расположены тандемно, по средней линии тела. Яичник 0.058–0.13 (0.099) мм в диаметре, составляет около половины от размера семенника, округлый, расположен латерально по правой стороне тела или по левой стороне у некоторых особей. Лауреров канал и семяприёмник не обнаружены. Половая бурса маленькая, длина 0.28 мм, мешковидная, достигает задней трети брюшной присоски не пересекая её

заднюю границу. Половая бурса содержит внутренний семенной пузырь, простатическую часть и короткий циррус. Внешний семенной пузырь отсутствует. Внутренний семенной пузырь изогнут. Половое отверстие медианное, открывается перед брюшной присоской. Длина цирруса 0.15 мм. Желточные фолликулы крупные, эллипсовидные, занимают пространство между ветвями кишечника (интерцекальное пространство), простираясь от переднего края брюшной присоски до заднего края тела, полностью заполняя заднюю часть тела, вплотную окружая семенники. Матка протягивается от брюшной присоски до переднего края переднего семенника. Яйца крупные,  $0.075 \times 0.045$  мм, овальные, не многочисленные. Утолщённый экскреторный пузырь трубковидный, I-образный, достигает уровня задней трети переднего семенника или передней трети заднего семенника. Экскреторное отверстие терминальное.



**Рисунок 15.** Голотип *Allocreadium khankaiensis*, по: Vainutis, 2020. А – Общий вентральный вид. Б – Половая бурса. В-Д – СЭМ-фотографии зрелого червя: В – общий вентральный вид; Г – передний конец тела; Д – брюшная присоска.

**Дифференциальный диагноз.** Морфометрический анализ показал наибольшее сходство *Al. khankaiensis* с видами *Al. pseudaspis*, *Al. erythroculteris* и *Al. aburahaya* (табл. 8). Общая черта, отличающая *Al. khankaiensis* от *Al. pseudaspis* и *Al. erythroculteris* – желточные фолликулы, достигающие переднего края брюшной присоски по сравнению с желточными фолликулами, достигающими нижней части глотки. Кроме того, *Al. khankaiensis* отличается от *Al. pseudaspis* более крупными размерами тела (табл. 8); глазные пятна отсутствуют; пищевод раздвоен на уровне середины брюшной присоски по сравнению с пищеводом, раздвоенным позади брюшной присоски; проксимальная часть половой бурсы достигает середины брюшной присоски по сравнению с простирающейся до уровня позади брюшной присоски. Также *Al. khankaiensis* отличается от *Al. erythroculteris* меньшим размером тела, соотношением присосок (табл. 8, рис. 15), положением кишечного развилка на уровне середины брюшной присоски по сравнению с развилком перед брюшной присоской; положение проксимальной части половой бурсы на уровне заднего края брюшной присоски; матка между брюшной присоской и передним краем переднего семенника по сравнению с маткой между брюшной присоской и передним семенником, частично покрывая передний семенник и достигая заднего семенника.

Согласно морфометрическим данным, приведённым Симадзу (Shimazu, 2016 а) для вида *Al. aburahaya*, вид *Al. khankaiensis* является его ближайшим морфологическим родственником среди видов, обнаруженных на территории Дальнего Востока (табл. 8). Единственное различие между обоими видами заключается в размере и форме семенников: *Al. khankaiensis* имеет большие округлые семенники, а у *Al. aburahaya* семенники маленькие и изрезанные.

**Таблица 8.** Морфометрические данные (в мм) для некоторых видов рода *Allocreadium*. Жирным шрифтом обозначены оригинальные замеры.

Признаки	<i>Al. khankaiensis</i> sp. nov.			<i>Al. erythroculteris</i> (Ахмеров, 1960)	<i>Al. elongatum</i> (Ахмеров, 1960)	<i>Al. aburahaya</i> (Shimazu, 2016a)	<i>Al. hemibarbi</i> (оригинальные данные)		<i>Al. hemibarbi</i> (Ройтман, 1963a)	
	Голотип	Диапазон, n=10	Среднее	Диапазон	Диапазон	Диапазон	Диапазон, n=10	Среднее	Среднее	Диапазон
Длина тела	<b>2.75</b>	<b>1.425 – 2.75</b>	<b>1.81</b>	5-6	2-2.5	2.56–2.90	<b>1.25-1.6</b>	<b>1.428</b>	2.26	2.14-3.06
Ширина тела	<b>0.86</b>	<b>0.40 – 0.86</b>	<b>0.578</b>	1.7-1.9	0.66-0.8	0.66–0.80	<b>0.325-0.4</b>	<b>0.342</b>	0.37	0.37-0.65
Длина ротовой присоски	<b>0.31</b>	<b>0.175 – 0.31</b>	<b>0.221</b>	0.45	0.22-0.25	0.23–0.26	<b>0.2-0.26</b>	<b>0.224</b>	0.15	0.15-0.32
Ширина ротовой присоски	<b>0.325</b>	<b>0.17 – 0.325</b>	<b>0.224</b>	0.45	0.24-0.27	0.26–0.30	<b>0.19-0.27</b>	<b>0.23</b>	0.23	0.24-0.30
Передняя часть тела	<b>0.52</b>	<b>0.335 – 0.52</b>	<b>0.383</b>	-	-	0.71–0.79	<b>0.33-0.44</b>	<b>0.385</b>	-	-
Длина брюшной присоски	<b>0.375</b>	<b>0.205 – 0.375</b>	<b>0.262</b>	0.7-0.75	0.33-0.35	0.29–0.33	<b>0.14-0.16</b>	<b>0.154</b>	-	0.20-0.27
Ширина брюшной присоски	<b>0.365</b>	<b>0.215 – 0.365</b>	<b>0.262</b>	0.7	0.33-0.36	0.32–0.39	<b>0.15-0.18</b>	<b>0.164</b>	-	0.18-0.27
Длина глотки	<b>0.16</b>	<b>0.09 – 0.16</b>	<b>0.115</b>	0.23-0.26	0.13	0.12–0.14	<b>0.07-0.10</b>	<b>0.085</b>	0.10	0.10-0.14
Ширина глотки	<b>0.175</b>	<b>0.10 – 0.175</b>	<b>0.117</b>	0.23-0.26	0.12-0.15	0.11–0.12	<b>0.08-0.10</b>	<b>0.09</b>	0.087	0.087-0.13
Длина пищевода	<b>0.35</b>	<b>0.165 – 0.35</b>	<b>0.23</b>	0.3	0.34	0.24–0.35	-	<b>0.08</b>	0.11	0.11-0.16
Длина яичника	<b>0.29</b>	<b>0.135 – 0.29</b>	<b>0.18</b>	0.3-0.43	0.24-0.27	0.26–0.31	<b>0.09-0.13</b>	<b>0.108</b>	0.16	0.16-0.28
Ширина яичника	<b>0.30</b>	<b>0.115 – 0.30</b>	<b>0.179</b>	0.3-0.43	0.22-0.26	0.21–0.27	<b>0.08-0.12</b>	<b>0.104</b>	0.15	0.15-0.22
Длина семяприёмника	<b>0.17</b>	<b>0.035 – 0.17</b>	<b>0.103</b>	-	-	0.18–0.33	<b>0.06</b>	-	-	-
Ширина семяприёмника	<b>0.30</b>	<b>0.06 – 0.30</b>	<b>0.125</b>	-	-	0.14–0.30	<b>0.06</b>	-	-	-
Длина переднего семенника	<b>0.46</b>	<b>0.175 – 0.46</b>	<b>0.29</b>	0.7-0.9	0.3-0.32	0.27–0.39	<b>0.23-0.285</b>	<b>0.255</b>	0.29	0.26-0.32
Ширина переднего семенника	<b>0.48</b>	<b>0.23 – 0.48</b>	<b>0.34</b>	0.1-0.11	0.22-0.34	0.15–0.31	<b>0.23-0.275</b>	<b>0.256</b>	0.18	0.15-0.38
Длина заднего семенника	<b>0.46</b>	<b>0.27 – 0.46</b>	<b>0.337</b>	1.2	0.34-0.38	-	<b>0.24-0.295</b>	<b>0.262</b>	-	-
Ширина заднего семенника	<b>0.45</b>	<b>0.27 – 0.45</b>	<b>0.32</b>	0.8-1.1	0.22-0.35	-	<b>0.22-0.28</b>	<b>0.249</b>	-	-
Длина половой бурсы	<b>0.42</b>	<b>0.165 – 0.42</b>	<b>0.215</b>	-	-	0.19–0.25	<b>0.17-0.25</b>	<b>0.22</b>	0.36	0.32-0.39
Ширина половой бурсы	<b>0.21</b>	<b>0.075 – 0.21</b>	<b>0.116</b>	-	-	0.12–0.16	<b>0.08-0.11</b>	<b>0.10</b>	0.14	0.13-0.14
Расстояние заднего конца тела до семенников	<b>0.65</b>	<b>0.29 – 0.66</b>	<b>0.43</b>	-	-	-	<b>0.205-0.27</b>	<b>0.238</b>	-	-
Длина яиц	<b>0.085</b>	<b>0.07 – 0.09</b>	<b>0.078</b>	0.075	0.075-0.08	0.076–0.086	<b>0.06-0.075</b>	<b>0.065</b>	-	0.070-0.080
Ширина яиц	<b>0.06</b>	<b>0.05 – 0.06</b>	<b>0.053</b>	0.045-0.05	0.06	0.054–0.06	<b>0.045-0.05</b>	<b>0.048</b>	-	0.035-0.042
Соотношение длины/ширины тела	<b>31%</b>	<b>28-36.3%</b>	<b>31.9%</b>	-	-	-	<b>21.6-27.5%</b>	<b>23.9%</b>	-	-
Соотношение передней части/общей длины тела	<b>18.9%</b>	<b>17.6-27.7%</b>	<b>21.1%</b>	-	-	25–28%	<b>22-31.5%</b>	<b>26.9%</b>	-	-
Соотношение присосок	<b>1:1.2</b>	<b>1:1.17-1.42</b>	<b>1:1.18</b>	1:1.5-1.6	1:1.3-1.4	1:1.2–1.4	<b>1:1.26-1.5</b>	<b>1:1.402</b>	-	-

***Allocreadium* sp. 2 (табл. 9, рис. 16)**

*Типовой хозяин: Carassius auratus* Linnaeus, 1758.

*Локализация:* кишечник.

*Типовое местонахождение:* Россия, Яковлевский район, река Арсеньевка.

*Коллектор:* В.В. Беспрозванных.

*Типовые образцы:* голотип (№ Al\_Ars-1) и 6 паратипов (№ Al\_Ars-2-7). Этот материал был депонирован в паразитологическую коллекцию Зоологического музея (Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, Россия).

*Дата депонирования:* 10 декабря 2018.

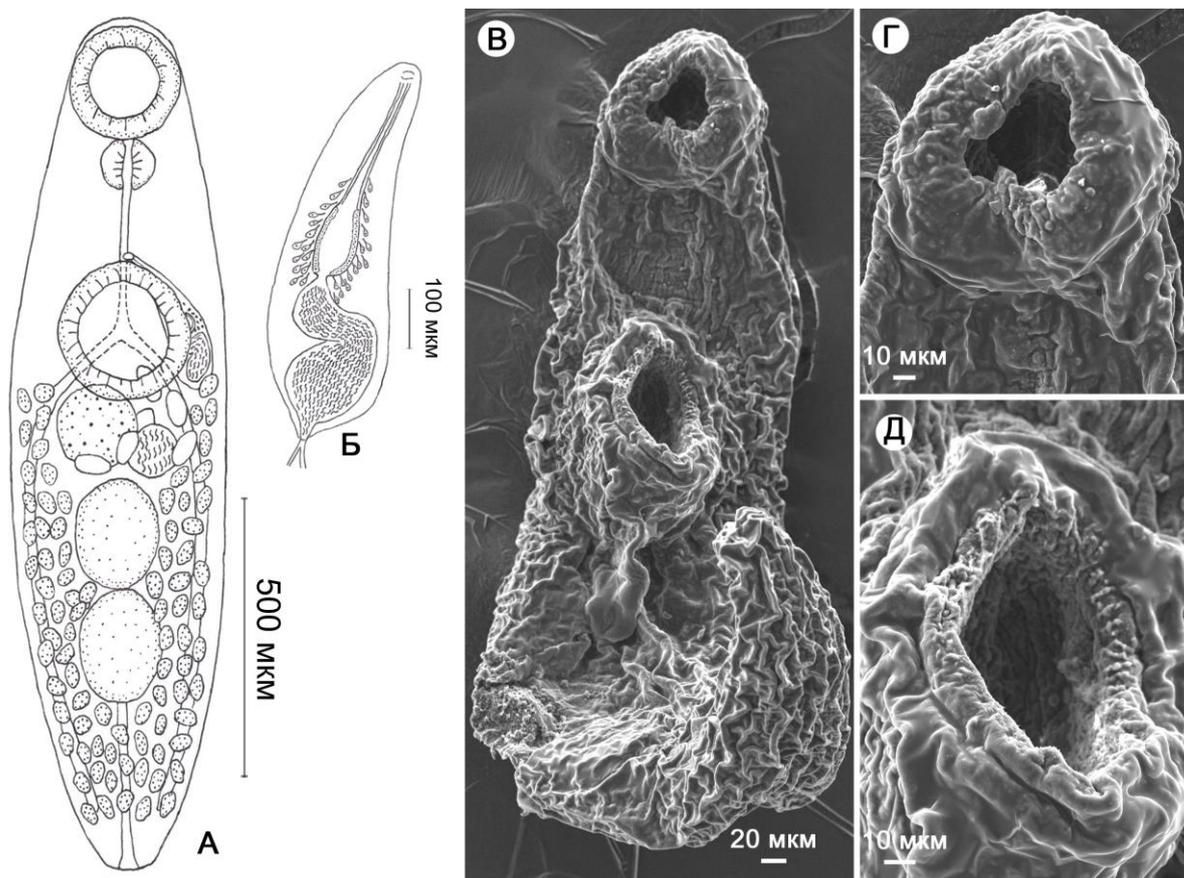
*Описание:* Тело продольно-вытянутое, невооружено. Кутикула гладкая. Длина тела 1.10–1.65 мм; самая широкая часть тела 0.35–0.45 мм на уровне яичника. Передняя часть тела короткая, длина 0.34–0.40 мм; длина задней части тела 0.65–1.025 мм. Ротовая присоска терминальная, длина 0.17–0.20 мм, ширина 0.18–0.20 мм; ротовые сосочки отсутствуют. Имеется короткая предглотка, длина 0.015 мм, открывается в шаровидную глотку, длина которой 0.085–0.10 мм и ширина 0.085–0.10 мм. Длинный пищевод, 0.20–0.315 мм в длину, раздваивается на уровне задней трети брюшной присоски. Ветви кишечника практически достигают заднего края тела. Длина брюшной присоски 0.21–0.25 мм, ширина 0.19–0.24 мм. Семенники расположены тандемно по средней линии тела, в задней половине тела, длина переднего семенника 0.15–0.21 мм, ширина 0.12–0.15 мм; длина заднего семенника 0.15–0.21 мм, ширина 0.13–0.15 мм. Яичник округлый, непосредственно позади брюшной присоски, длина 0.12–0.18 мм, ширина 0.11–0.16 мм. Семяприёмник находится на дорсальной стороне тела за яичником, длина его 0.09–0.12 мм, ширина 0.09–0.11 мм. Лауреров канал не обнаружен. Половая бурса мешковидная, тонкостенная, 0.205–0.265 мм в длину и 0.07–0.11 мм в ширину, включает в себе внутренний семенной пузырьёк, простатическую часть и короткий циррус. Семенной пузырьёк булавовидный, в проксимальной части половой бурсы, слегка изогнут, образуя одну петлю в середине

половой бурсы. Внешний семенной пузырьёк отсутствует. Мужское половое отверстие медианное, открывается прямо перед брюшной присоской, расположен в едином половом атриуме, где также открывается женское половое отверстие. Желточные фолликулы крупные, 0.037–0.062 мм в длину, простираются в боковых полях тела от заднего края брюшной присоски до заднего края тела, окружая семенники и ветви кишечника с вентральной и дорсальной сторон. Желточники не достигают заднего края тела на 0.095–0.125 мм. Матка расположена между брюшной присоской и передним семенником, не пересекая его переднюю границу. Яйца до десяти штук, крупные, 0.05–0.085 мм в длину и 0.035–0.05 мм в ширину. Экскреторный пузырь трубковидный, I-образный, достигает переднего края заднего семенника. Экскреторное отверстие терминальное.

**Дифференциальный диагноз.** По морфологическим данным *Allocreadium* sp. 2 оказался близок виду *Al. isoporum*. Среди морфологических признаков, наиболее схожих с таковыми у *Al. isoporum*, оказались форма тела, длинный пищевод, раздваивающийся на уровне брюшной присоски, ограниченное положение желточников между задним краем брюшной присоски и задним концом тела (табл. 9, рис. 16). Несомненно, оба вида можно считать видами-двойниками. Тем не менее, *Allocreadium* sp. 2 от *Al. isoporum* можно отличить по желточным фолликулам, которые у нового вида не достигают заднего конца тела полностью. Кроме того, длина тела взрослых особей у *Allocreadium* sp. 2 заметно меньше, чем у *Al. isoporum*.

По отношению к другим видам рода соотношение длин присосок *Allocreadium* sp. 2 (1:1.15 – 1.26) находится в меньшем диапазоне (табл. 9). Вид *Allocreadium* sp. 2 хорошо отличим от видов *Allocreadium*, найденных в бассейне реки Амур: *Al. pseudaspis*, *Al. erythroculteris*, *Al. hypophthalmichthydis*, *Al. gobii*, *Al. hemibarbi*, *Al. khankaiensis* (Ахмеров, 1960, 1961, 1963; Ройтман, 1963а; Vainutis, 2020). От вышеперечисленных видов *Allocreadium* sp. 2 отличается меньшими размерами тела и внутренних структур, от видов *Al. erythroculteris*, *Al. hypophthalmichthydis* и *Al. hemibarbi*

– длиной пищевода и местом его бифуркации; от видов *Al. erythroculteris*, *Al. hypophthalmichthydis* и *Al. pseudaspis* – положением матки; от видов *Al. erythroculteris*, *Al. hypophthalmichthydis*, *Al. pseudaspis* и *Al. gobii* – протяжённостью желточных фолликул. В частности, *Allocreadium* sp. 2 отличается от *Al. hemibarbi*: формой тела и размером брюшной присоски.



**Рисунок 16.** Голотип *Allocreadium* sp. 2. А – Общий вентральный вид. Б – Половая бурса. В-Д – СЭМ-фотографии зрелого червя: В – общий вентральный вид; Г – передний конец тела; Д – брюшная присоска.

**Таблица 9.** Морфометрические данные (в мм) для некоторых видов рода *Allocreadium*. Жирным шрифтом обозначены оригинальные замеры.

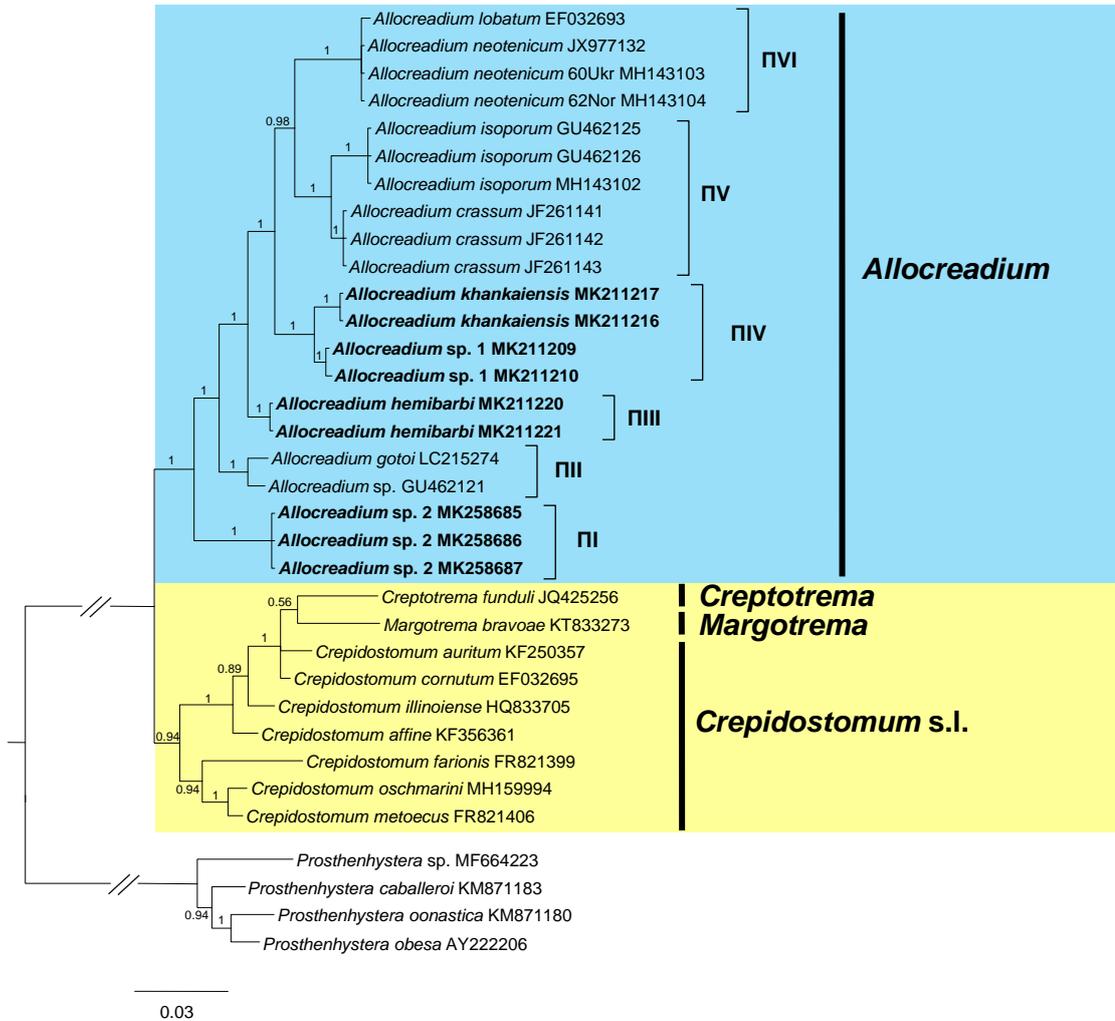
Признаки	<i>Allocreadium</i> sp. 2			<i>Al. isoporum</i> (из Коваль, 1955).	<i>Al. transversale</i> (из Коваль, 1972).	<i>Al. transversale</i> (из Šmiga et al., 2020)	<i>Al. baueri</i> (из Коваль, 1972).	<i>Al. khankaiensis</i> (из Vainutis, 2020)	<i>Al. hemibarbi</i> (из Vainutis, 2020)
	Голотип	Диапазон, n=7	Среднее	Диапазон	Диапазон	Диапазон	Среднее	Диапазон	Диапазон
Длина тела	<b>1.625</b>	<b>1.10 – 1.65</b>	<b>1.45</b>	0.817– 2.242	1.22 – 3.64	1,260–1,750	1.90	1.425–2.75	1.25–1.60
Ширина тела	<b>0.35</b>	<b>0.35 – 0.45</b>	<b>0.378</b>	0.304 – 0.817	0.54 – 1.06	368–484	0.60	0.40–0.86	0.325–0.40
Длина ротовой присоски	<b>0.20</b>	<b>0.17 – 0.20</b>	<b>0.192</b>	0.114 – 0.285	0.14 – 0.36	149–217	0.19	0.175–0.31	0.20–0.26
Ширина ротовой присоски	<b>0.19</b>	<b>0.18 – 0.20</b>	<b>0.188</b>	0.342	0.18 – 0.40	175–205	0.23	0.17–0.325	0.19–0.27
Передняя часть тела	<b>0.38</b>	<b>0.34 – 0.40</b>	<b>0.37</b>	-	-	220–343	-	0.335–0.52	0.33–0.44
Длина брюшной присоски	<b>0.25</b>	<b>0.21 – 0.25</b>	<b>0.234</b>	0.133 – 0.342	0.24 – 0.56	258–335	0.27	0.205–0.375	0.14–0.16
Ширина брюшной присоски	<b>0.24</b>	<b>0.19 – 0.24</b>	<b>0.218</b>	0.360	0.26 – 0.52	235–294	0.28	0.215–0.365	0.15–0.18
Длина глотки	<b>0.09</b>	<b>0.085 – 0.10</b>	<b>0.091</b>	0.124 – 0.132	0.08 – 0.22	78–91	0.11	0.09–0.16	0.07–0.10
Ширина глотки	<b>0.095</b>	<b>0.085 – 0.10</b>	<b>0.095</b>	0.114 – 0.124	0.07 – 0.22	70–79	0.11	0.10–0.175	0.08–0.10
Длина пищевода	<b>0.315</b>	<b>0.20 – 0.315</b>	<b>0.257</b>	-	-	198–265	0.20	0.165–0.35	-
Длина яичника	<b>0.17</b>	<b>0.12 – 0.18</b>	<b>0.157</b>	0.114 – 0.209	0.20 – 0.22	159–253	0.20	0.135–0.29	0.09–0.13
Ширина яичника	<b>0.14</b>	<b>0.11 – 0.16</b>	<b>0.135</b>	0.152 – 0.228	0.11 – 0.26	124–170	0.22	0.115–0.30	0.08–0.12
Длина семяприёмника	<b>0.10</b>	<b>0.09–0.12</b>	<b>0.106</b>			-		0.035–0.17	0.06
Ширина семяприёмника	<b>0.09</b>	<b>0.09–0.11</b>	<b>0.098</b>			-		0.06–0.30	0.06
Длина переднего семенника	<b>0.21</b>	<b>0.15 – 0.21</b>	<b>0.176</b>	0.114 – 0.247	0.13 – 0.20	85–151	0.22	0.175–0.46	0.23–0.285
Ширина переднего семенника	<b>0.15</b>	<b>0.12 – 0.15</b>	<b>0.136</b>	0.114 – 0.247	0.14 – 0.18	108–118	0.16	0.23–0.48	0.23–0.275
Длина заднего семенника	<b>0.21</b>	<b>0.15 – 0.21</b>	<b>0.188</b>		0.16 – 0.20	150–199	0.28	0.27–0.46	0.24–0.295
Ширина заднего семенника	<b>0.14</b>	<b>0.13 – 0.15</b>	<b>0.138</b>		0.14 – 0.14	101–148	0.16	0.27–0.45	0.22–0.28
Длина половой бурсы	<b>0.265</b>	<b>0.205 – 0.265</b>	<b>0.241</b>	0.152 – 0.304	-	193–247	-	0.165–0.42	0.17–0.25
Ширина половой бурсы	<b>0.085</b>	<b>0.07 – 0.11</b>	<b>0.087</b>	0.057 – 0.133	-	58–88	-	0.075–0.21	0.08–0.11
От заднего края тела до заднего семенника	<b>0.33</b>	<b>0.195 – 0.38</b>	<b>0.282</b>	-	-	-	-	0.29–0.66	0.205–0.27
Длина яиц	<b>0.08</b>	<b>0.05 – 0.085</b>	<b>0.074</b>	0.082 – 0.090	0.082 – 0.096	88–107	0.092	0.07–0.09	0.06–0.075
Ширина яиц	<b>0.045</b>	<b>0.035 – 0.05</b>	<b>0.047</b>	0.049 – 0.057	0.046 – 0.055	59–75	0.046	0.05–0.06	0.045–0.05
Соотношение длины/ширины тела	<b>21.53%</b>	<b>21.53 – 31.81%</b>	<b>26%</b>	-	-	-	-	28–36.3%	21.6–27.5%
Соотношение передней части тела/длины тела	<b>23.38%</b>	<b>22.42 – 30.91%</b>	<b>25.5%</b>	-	-	17.5–30.5%	-	17.6–27.7%	22–31.5%
Соотношение длин присосок	<b>1:1.25</b>	<b>1:1.15 – 1:1.26</b>	<b>1.214</b>	-	1:1.5 – 1:1.6	1:1.45–1.93	1:1.5	1:1.17–1.42	1:1.33–1.62
Соотношение ширин присосок	<b>1:1.26</b>	<b>1:1.05 – 1:1.26</b>	<b>1:1.15</b>			-		1:1.05–1.41	1:1.26–1.50

### 3.5.2. Молекулярные данные

**Материал.** В работе получено 23 последовательности фрагмента гена 28S рРНК общей длиной 1384 п.н. для видов *Al. hemibarbi*, *Allocreadium* sp. 2, *Al. khankaiensis*; 2 последовательности фрагмента гена *cox1* мтДНК длиной 847 п. н. для вида *Al. khankaiensis*. Были получены последовательности фрагмента гена 28S рРНК длиной 1384 п.н. для 2 образцов *Allocreadium* sp. 1. Для построения филогенетического дерева были использованы последовательности фрагмента гена 28S рРНК длиной 1024 п.н., обрезанные по длине самой короткой из генного банка. Использованные при построении последовательности 28S рРНК видов *Allocreadium isoporum* (3 последовательности), *Al. crassum* (3 последовательности), *Al. gotoi* (1 последовательность), *Al. neotenicum* (3 последовательности) и *Al. lobatum* (1 последовательность) были взяты из генного банка.

**Результаты анализа.** На филогенетическом древе (рис. 17) клада *Allocreadium*, сформированная девятью видами, распределена по шести отдельным подкладам: подклада II включает *Allocreadium* sp. 2; подклада III образована видами *Al. gotoi* из Японии и *Allocreadium* sp. из Украины; подклада IIII сформирована единственным видом *Al. hemibarbi*; подклада IIIV состоит из ещё не описанного вида, обозначенного как *Allocreadium* sp. 1, и *Al. khankaiensis* с юга российского Дальнего Востока; подклада PV представлена видами *Al. isoporum* из европейской части России и *Al. crassum* из Финляндии; подклада PVI образована видами *Al. lobatum* из Северной Америки и европейским *Al. neotenicum*, которые занимают терминальное положение.

Г.д., рассчитанные для девяти видов с использованием фрагмента гена 28S рРНК длиной 1182 п.н. (прил. VII), находились в диапазоне 0.16–5.77%. По результатам анализа самые низкие значения г. д. отмечены между видами *Al. neotenicum* и *Al. lobatum* – 0.16%, самые высокие – между *Allocreadium* sp. 2 и *Al. isoporum* – 5.77%.



**Рисунок 17.** Филогенетические взаимоотношения, реконструированные для восьми видов рода *Allocreadium* на основе анализа фрагмента гена 28S рРНК. Числа на ветвях являются значениями апостериорных вероятностей алгоритма ВІ. Жирным шрифтом выделены виды, исследуемые в настоящей работе.

Значения г. д. указывают на значительную обособленность *Allocreadium* sp. 2 как по отношению к *Al. isoporum*, так и другим видам *Allocreadium* – г. д. в диапазоне 3.57–5.77% (прил. VII), на основе чего *Allocreadium* sp. 2 вероятно должен быть переописан как новый вид в будущих исследованиях.

Новый вид *Allocreadium khankaiensis* отличался от остальных восьми видов рода в диапазоне 0.89–4.98%.

Трематоды, обозначенные как *Allocreadium* sp. 1, на филогенетическом древе (рис. 17) заняли сестринское положение к виду *Al. khankaiensis*,

который по значениям г. д. является его ближайшим родственником (0.89%) (прил. VII).

Высокое генетическое сходство также наблюдалось между видами *Al. hemibarbi* и *Al. gotoi* (1.85%).

Согласно последним молекулярно-генетическим анализам (Vainutis, 2020; Dos Santos et al., 2021) и результатам данного исследования, род *Allocreadium* в палеарктике на сегодняшний день насчитывает восемь валидных видов: *Al. isoporum*, *Al. gotoi*, *Al. crassum*, *Al. neotenicum*, *Al. lobatum*, *Al. hemibarbi*, *Al. khankaiensis*, *Al. apokryfi*.

По результатам анализа два исследованных вида (*Al. khankaiensis*, *Al. hemibarbi*) оказались хорошо различимы не только по морфологии, но и по молекулярным данным, что подтверждает их видовой статус (табл. 8–9, рис. 14–16).

### 3.6. Род *Crepidostomum* Braun, 1900

Типовой вид: *Crepidostomum metoecus* Braun, 1900

Типовой хозяин: вечерницы *Nyctalus lasiopterus* и *N. noctula*

Типовое местонахождение: Вена, Австрия

**Замечания.** Браун (Braun, 1900 а, б) обосновал род *Crepidostomum* по типовому виду *C. metoecus*. Люэ (Lühe, 1909) перевёл в этот род *Distoma farionis* (Müller, 1784) Blanchard, 1891. Затем в составе рода *Crepidostomum* было описано еще два вида: *C. chaenogobii* из кишечника бычка *Gymnogobius urotaenia* с о-ва Хоккайдо (Япония) (Yamaguti, Matsumura, 1942) и *C. nemachilus* из сибирского гольца *Barbatula toni* с о-ва Сахалин (Кротов, 1959). Недавно Петкевичуйте с соавт. (Petkevičiūtė et al., 2018) на основе анализа фрагмента гена 28S рРНК в выборке особей из Приморья, отнесенной к *C. nemachilus*, предложили наименование данного вида перевести в синонимы с наименованием типового вида *C. metoecus*. Однако анализируемая этими авторами выборка включала только особей из южного Приморья (Atopkin,

Shedko, 2014), и в неё не входили трематоды из типового местонахождения (о-в Сахалин) или бассейна реки Амур, что указывает на возможную ошибку в видовой идентификации приморских червей и необходимость проверки полученных результатов.

Валидность рода *Crepidostomum* на всех этапах его изучения не подвергалась сомнению. Разные авторы предлагали свой взгляд на видовой состав и филогенетические связи внутри рода (Скрябин, Коваль, 1966; Yamaguti, 1971; Caira, 19856; Brooks, 1992; Soldanova et al., 2017; Petkevičiūtė et al., 2018), в результате чего состав *Crepidostomum* увеличился до 48 номинальных видов. В дальнейшем по результатам филогенетического анализа на основании фрагмента гена 28S рРНК валидность была подтверждена только для 14 видов (Choudhury, Léon-Regagnon, 2005; Tkach et al., 2013; Atopkin, Shedko, 2014; Soldanova et al., 2017; Petkevičiūtė et al., 2018; Faltýnková et al., 2020), другие 17 видов были признаны синонимами или переведены в другие роды (Hopkins, 1933, 1934; Скрябин, Коваль, 1966; Yamaguti, 1971; Caira, 19856; Scholz et al., 2004; Shimazu, 20166), видовой статус остальных 17 видов остался неподтверждённым (Kaw, 1944; Gibson, Valtonen, 1988; Nelson et al., 1998; Choudhury, Nelson, 2001; Caira, Bogéa, 2005).

**Состав рода.** В составе рода насчитывается 11 валидных видов: *C. metoecus* Braun, 1900, *brinkmanni* Faltýnková, Pantoja, Skírnisson, Kudlai, 2020, *C. cornutum* (Osborn, 1903) Stafford, 1904, *C. auritum* (MacCallum, 1919), *C. cooperi* Hopkins, 1932, *C. illinoiense* Faust, 1918, *C. oschmarini* Zhokhov, Pugacheva, 1998, *C. affine* Tkach, Curran, Bell & Overstreet, 2013, *C. isostomum* Hopkins, 1931, новый для науки вид *C. achmerovi* Vainutis, Voronova, Urabe, 2021 и *C. nemachilus* Krotov, 1959, валидность которого в диссертации подтверждена молекулярными данными.

**Распространение.** Многочисленные реки и озёра Европы (Исландия, Норвегия, Финляндия, Британия, Германия, Польша, Чехия, Югославия, Россия), Южной (Индия), Восточной (Китай, Япония) и Северо-Восточной

Азии (Дальний Восток России) и Северной Америки (США, Канада).

По результатам настоящего исследования подтверждено, что *C. nemachilus* заселяет реки Южного Сахалина, включая р. Сусуя – типовое местонахождение этого вида, что также было отмечено Соколовым с соавт. (2012). В свою очередь, *C. metoecus* обитает в реках Приморья, не имеющих соединения с бассейном р. Амур.

### 3.6.1. Морфологические характеристики

**Замечания.** На основе собственных и литературных данных (Thomas, 1958; Кротов, 1959; Cairn, 1985b; Ayer, Katahira, 2015; Shimazu, 2016b; Petkevičiūtė et al., 2018) приведён обновлённый диагноз морфологических характеристик рода *Crepidostomum* s. str. (исправлен из Cairn, 1985b), а также типового вида *C. metoecus*. Описан новый для науки вид *C. achmerovi* Vainutis, Voronova, Urabe, 2021.

**Материал.** 4 половозрелых особи типового вида *C. metoecus* от сибирского гольца *Barbatula toni* из р. Артёмовка Приморского края и 9 половозрелых особей *C. achmerovi* от *B. toni* из р. Комиссаровка.

**Диагноз рода.** Тело удлинённое. Ротовая присоска субтерминальная, снабжена 6 околоротовыми сосочками, причём вентролатеральные сосочки ушковидные. Пищевод короткий, раздваивается примерно на середине расстояния между присосками или непосредственно перед брюшной. Брюшная присоска больше ротовой, расположена на границе первой и второй трети тела или в первой трети тела. Половая бурса проксимальным концом достигает переднего края яичника, половое отверстие позади развилка кишечника. Семенники тандемные, овальной или неправильной формы, слегка изрезанные, лежат в середине задней части тела. Матка претестиккулярная или достигает заднего семенника. Передняя граница желточных полей в передней части тела, обычно достигает уровня глотки, задняя граница всегда заполняет посттестиккулярное пространство.

**Дифференциальный диагноз.** От представителей других родов Allostreptidae виды рода *Crepidostomum* отличаются удлинённой половой бурсой, которая проксимальным концом достигает яичника, и местоположением развилки кишечника, расположенного на середине расстояния между присосками или непосредственно перед брюшной присоской.

***Crepidostomum metoecus* Braun, 1900 (табл. 10, рис. 18)**

*Типовой хозяин:* *Nyctalus lasiopterus* и *N. noctula*.

*Типовое местонахождение:* Вена, Австрия.

*Второй промежуточный хозяин:* *Gammarus koreanus* Ueno, 1940.

*Обследованный окончательный хозяин:* *Barbatula toni* Dybowski, 1869.

*Локализация:* кишечник.

*Новое место сбора:* бассейн реки Артемовка (43°22'41.2" N 132°22'13.3" E).

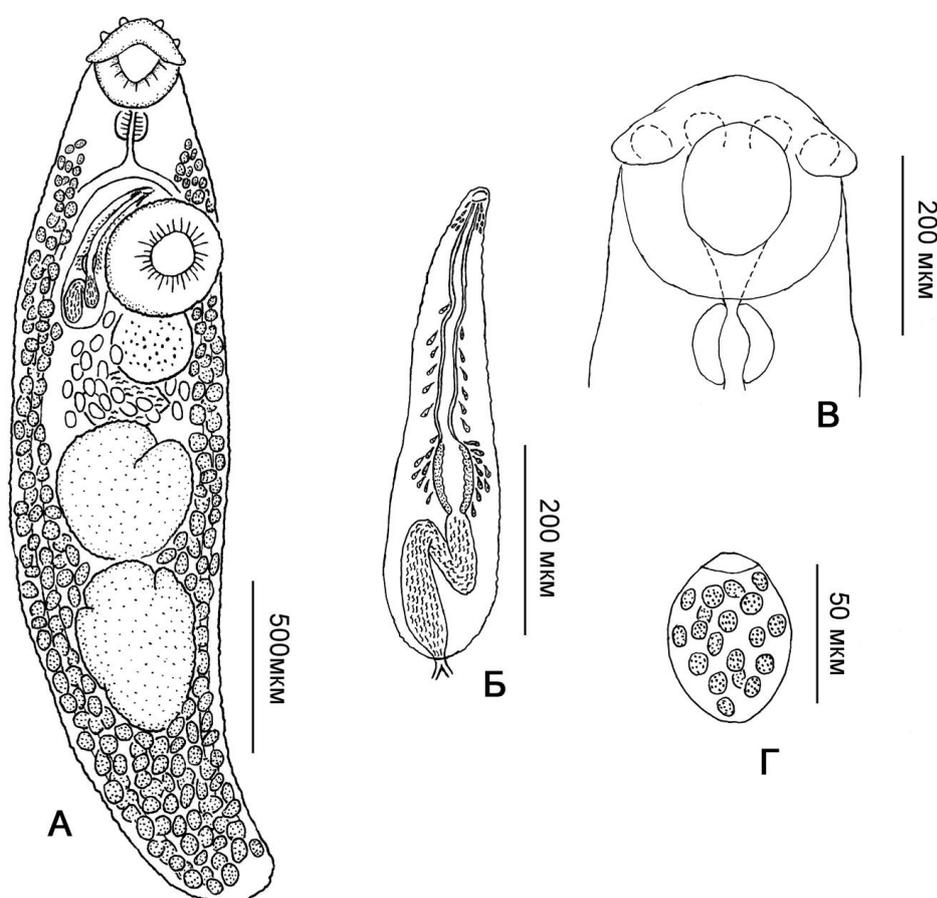
*Коллектор:* К.С. Вайнутис.

*Материал:* исследовано 4 половозрелых особи.

*Описание.* Тело продольно-вытянутое, невооружено, 1.001–3.773 мм в длину, самая широкая часть тела 0.354–0.693 мм на уровне промежутка между передним семенником и яичником. Tegument гладкий. Передняя часть тела короткая, длиной 0.262–0.731 мм, что составляет 18.22–26.17% от всей длины тела; длина задней части тела 0.554–2.502 мм. Ротовая присоска субтерминальная, размером 0.142–0.277 × 0.173–0.277 мм, окружена шестью мышечными сосочками: 2 вентролатеральных, 2 дорсолатеральных и 2 дорсомедиальных. Вентролатеральные сосочки, размером 0.035–0.058 × 0.023–0.038 мм, усовидные, тогда как дорсолатеральные и дорсомедиальные сосочки имеют форму слегка вытянутых округлых лопастей. Размеры дорсолатеральных сосочков – 0.023–0.031 × 0.027–0.035 мм; размеры дорсомедиальных сосочков – 0.027–0.035 × 0.027–0.038 мм. Брюшная присоска округлая, больше ротовой, размером 0.181–0.431 × 0.212–0.447 мм. Соотношение длин ротовой и брюшной присосок – 1:1.19–1.55. Имеется

короткая предглотка, которая открывается в шаровидную глотку размерами 0.065–0.135 × 0.081–0.135 мм. Пищевод короткий, раздваивается приблизительно на уровне задней трети передней части тела перед половым отверстием. Ветви кишечника длинные и тонкие, протягиваются до посттестикулярного пространства, не достигая заднего конца тела на некотором расстоянии. Семенники изрезанные, с чётко выраженными лопастями на передней и боковой границах, плотно прилегают друг к другу, расположены друг за другом в задней половине тела по средней линии. Оба семенника примерно одинаковых размеров; передний семенник – 0.104–0.447 × 0.139–0.508 мм; задний семенник – 0.115–0.524 × 0.142–0.431 мм. Половая бурса длинная, тонкостенная, огибает брюшную присоску и своим проксимальным концом достигает уровня переднего края яичника; относительно равномерная по ширине, имеет небольшое утолщение в проксимальной части, размеры бурсы 0.462–0.493 × 0.139 мм; включает в себе внутренний семенной пузырьёк, простатическую часть с множественными простатическими клетками и короткий циррус. Семенной пузырьёк занимает около трети от длины половой бурсы, на границе её средней и задней трети изгибается кзади и, протягиваясь к дистальной части половой бурсы, переходит в простатическую часть. Внешний семенной пузырьёк отсутствует. Мужское половое отверстие медианное или слегка смещено от средней линии влево, прямо перед брюшной присоской, расположено в едином половом атриуме, где также открывается женское половое отверстие. Яичник округлый, его передний край находится на уровне заднего края брюшной присоски, смещён к левой части тела, длина – 0.108–0.308 мм, ширина – 0.100–0.369 мм. Семяприёмник находится за яичником, смещён к дорсальной стороне тела, его длина – 0.185 мм, ширина – 0.246 мм. Лауреров канал не обнаружен. Матка, заполненная небольшими яйцами, расположена в пределах между брюшной присоской и передним семенником, не заходя за его передний край. Яйца с крышечкой, оплодотворённые, содержат до десяти эмбрионов, размеры яиц 0.046–0.065 ×

0.031–0.051 мм. Желточные фолликулы крупные, имеют протяжённость в боковых полях тела от уровня заднего края глотки до заднего конца тела, полностью заполняя пространство за семенниками и вплотную прилегают к ним. В средней части тела в поперечном направлении от уровня переднего края переднего семенника до глотки поля желточных фолликул сужены до 2–3 рядов; в этой части тела не соединяются на дорсальной стороне тела. Экскреторный пузырь трубковидный, I-образный, тонкий, тянется по средней линии тела и достигает заднего края заднего семенника. Экскреторное отверстие терминальное.



**Рисунок 18.** *Crepidostomum metoecus* Braun, 1900, половозрелый червь. А – Общий вентральный вид. Б – Половая бурса. В – Схематическое изображение переднего конца тела червя. Г – Оперкулированное яйцо с развивающимся мирацидием.

*Crepidostomum achmerovi* Vainutis, Voronova, Urabe, 2021 (табл. 10, рис. 19)

*Типовой хозяин:* *Barbatula toni* Dybowski, 1869

*Локализация:* кишечник.

*Типовое местонахождение:* бассейн реки Комиссаровка (44°57'56,4" с.ш. 131°44'37,3" в.д.).

*Типовые образцы:* голотип (№ 310-1) и 8 паратипов (№ 310-2-9) были депонированы в паразитологическую коллекцию Зоологического музея (Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, Россия), e-mail: petrova@ibss.dvo.ru.

*Дата депонирования:* 16 марта 2020 г.

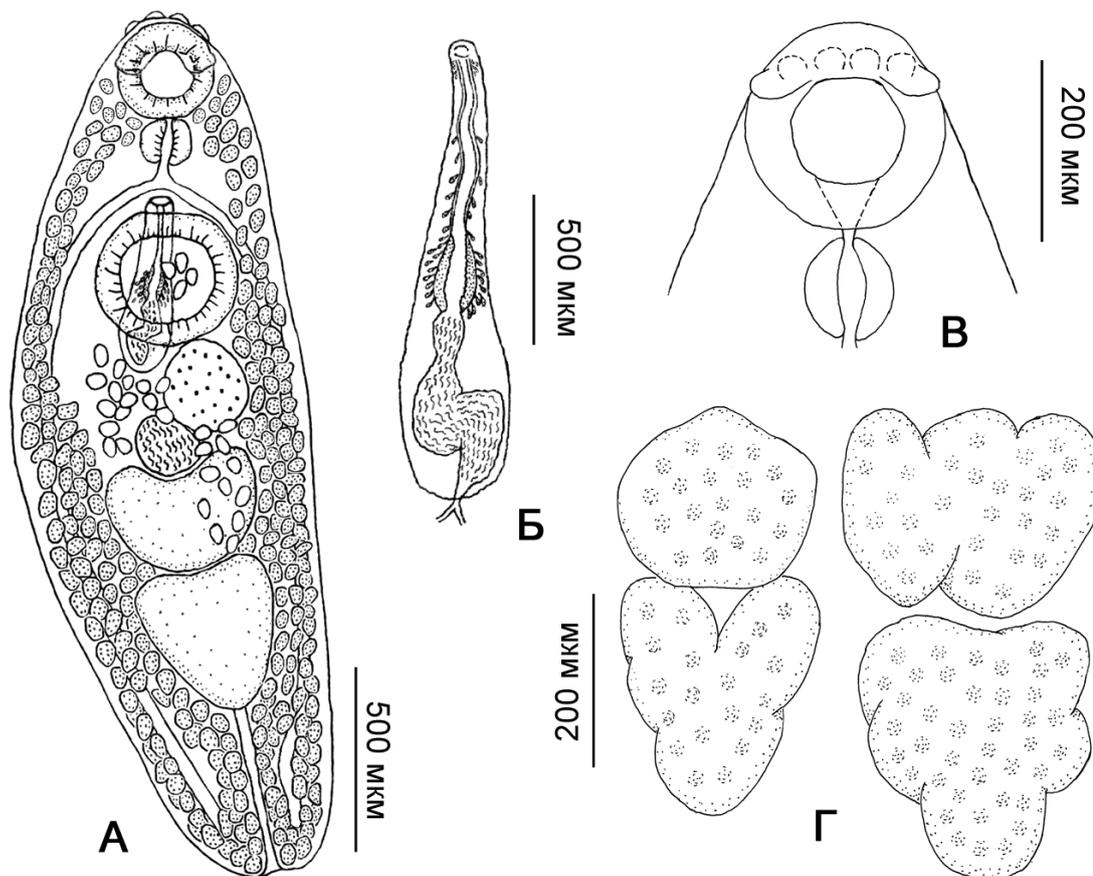
*Коллектор:* К.С. Вайнутис.

*Этимология.* Вид назван в честь кандидата биологических наук Аскара Хасановича Ахмерова в знак признания его большого вклада в изучение таксономии, биогеографии и видового разнообразия гельминтов.

*Описание.* Тело продольно-вытянутое, невооружено, его длина – 2.375–2.75 мм и ширина на уровне задней половины яичника – 0.80–0.85 мм. Tegument гладкий. Передняя часть тела короткая, её длина – 0.50–0.72 мм, что составляет 21–26% от всей длины тела; длина задней части тела – 1.5–1.75 мм. Ротовая присоска субтерминальная, размером 0.26–0.28 × 0.27–0.28 мм, окружена шестью овальными мышечными сосочками: 2 вентролатеральных, 2 дорсолатеральных и 2 дорсомедиальных. Вентролатеральные сосочки ушковидные, протягиваются на расстояние 0.155 мм от длины ротовой присоски от переднего конца тела; длина дорсальных сосочков 0.045–0.055 мм. Брюшная присоска больше ротовой, 0.38–0.41 мм в длину и 0.39 мм в ширину. Соотношение длин ротовой и брюшной присосок – 1:1.39–1.44. Имеется короткая предглотка, которая открывается в шаровидную глотку, длиной 0.14–0.15 мм и шириной 0.15–0.16 мм. Пищевод короткий, раздваивается перед половым отверстием приблизительно на середине расстояния между ротовой и брюшной присосками. Ветви кишечника длинные и тонкие, слепыми концами почти достигают заднего конца тела. Семенники плотно прилегают друг к другу, расположены друг за другом по

средней линии задней половины тела. Передний семенник отличается большей шириной по отношению к заднему, тогда как задний семенник длиннее переднего. Передний семенник обычно имеет небольшую выемку в передней части, в которой располагается семяприёмник, задний семенник стреловидный или в форме листа клевера, также имеет небольшое углубление в передней части. Обнаружена вариация в форме переднего семенника, согласно которой на передней границе семенника имеется небольшая округлая лопасть. Размеры переднего семенника составляют  $0.33\text{--}0.34 \times 0.43$  мм; размеры заднего семенника –  $0.42\text{--}0.49 \times 0.35\text{--}0.39$  мм. Половая бурса длинная, с небольшим утолщением в проксимальной части, тонкостенная,  $0.62\text{--}0.65$  мм в длину и  $0.12\text{--}0.13$  мм в ширину; заключает в себе внутренний семенной пузырьёк, простатическую часть и короткий циррус. Семенной пузырьёк небольшой, булавовидный, слегка изогнут, расположен в проксимальной части половой бурсы. Внешний семенной пузырьёк отсутствует. Мужское половое отверстие медианное, открывается перед брюшной присоской, расположено в едином половом атриуме, где также открывается женское половое отверстие. Яичник округлый, расположен сразу за брюшной присоской и смещён к левой части тела, его размеры  $0.26 \times 0.24\text{--}0.25$  мм. Семяприёмник находится непосредственно за яичником, его длина  $0.14\text{--}0.15$  мм, ширина  $0.19\text{--}0.22$  мм. Лауреров канал не обнаружен. Матка, заполненная многочисленными небольшими яйцами, расположена между брюшной присоской и передним семенником, пересекая его передний край в левой стороне тела, в некоторых случаях достигая переднего края заднего семенника. Яйца  $0.065\text{--}0.07$  мм в длину и  $0.045$  мм в ширину. Желточные фолликулы крупные, имеют протяжённость в боковых полях тела от уровня глотки до заднего конца тела, образуя в задней части тела четыре ряда фолликул с брюшной стороны, вплотную прилегают к семенникам, в средней части тела в поперечном направлении их поля сужены, менее обширны, в средней и передней частях тела их боковые поля не соединяются. Экскреторный пузырь трубковидный, тонкий, I-образный,

тянется по средней линии тела, достигает передней трети переднего семенника. Экскреторное отверстие терминальное.



**Рисунок 19.** Голотип *Crepidostomum achmerovi* Vainutis, Voronova, Urabe, 2021. А – Общий вентральный вид. Б – Половая бурса. В – Схематическое изображение переднего конца тела червя. Г – Вариация формы семенников.

**Дифференциальный диагноз.** По данным морфометрического анализа *Crepidostomum achmerovi* из реки Комиссаровка оказался видом-двойником *C. nemachilus* из рек Южного Сахалина. Морфологически оба вида различаются по размеру глотки, яичника и половой бурсы, предельные значения диапазонов которых не перекрываются (табл. 10): глотка *C. achmerovi* больше, чем у *C. nemachilus*; яичник у *C. nemachilus* заметно больше в диаметре, чем у *C. achmerovi*; и половая бурса *C. achmerovi* больше, чем у *C. nemachilus*, по значениям длины и ширины (табл. 10). Другой важной особенностью *C. achmerovi* является протяжённость матки от

брюшной присоски до переднего края заднего семенника, что не было отмечено для *C. nemachilus*.

*C. achmerovi* и *C. nemachilus* оказались наиболее сходны с *C. metoecus* по анатомическому строению, длине и ширине тела, размеру ротовых и брюшных присосок (Braun, 1900 а, б; Shimazu, 1990 а; Ayer, Katahira, 2015). Скрыбин и Коваль (1966) указали *C. nemachilus* как синоним вида *C. ussuriensis* Layman, 1930. В то же время Хопкинс (Hopkins, 1933, 1934) указывал *C. ussuriensis* как синоним *S. farionis*. По имеющимся данным, было бы неправильно принять синонимию *C. nemachilus* и *S. farionis*. На основе оригинальных и литературных данных оба вида, *C. nemachilus* и *C. achmerovi*, являются валидными в отношении *C. metoecus* и *S. farionis* по следующим признакам: соотношение присосок у *C. metoecus* меньше, чем у *C. nemachilus* и *C. achmerovi* (Thomas, 1958; Caira, 1985б; Shimazu, 2016б), но соотношение присосок *C. nemachilus* и *C. achmerovi* имеет почти тот же диапазон значений, что и у *S. farionis* (Caira, 1985б; Shimazu, 2016б). Четыре дорсальных сосочка *C. nemachilus* и *C. achmerovi* меньше, чем у *C. metoecus* примерно на 0,01–0,02 мм и напоминают таковые у *S. farionis* по размеру и форме (Thomas, 1958; Caira, 1985б; Shimazu, 2016б). Глотка *C. nemachilus* и *C. achmerovi* намного больше, чем у *C. metoecus*, но меньше, чем у *S. farionis* (табл. 10); форма семенников у *S. farionis* овальная или округлая, тогда как семенники у *C. nemachilus* и *C. achmerovi* имеют неправильную форму и изрезанную поверхность. Половая бурса *C. nemachilus* и *C. achmerovi* напоминает таковую *C. metoecus* по перекрывающимся метрическим значениям (табл. 10), но у *C. metoecus* эякуляторный проток длиннее, чем у видов *C. nemachilus* и *C. achmerovi* (Braun, 1900а, 1900б; Thomas, 1958; Caira, 1985б; Ayer, Katahira, 2015; Shimazu, 2016б).

**Таблица 10.** Морфометрические данные (в мм) для видов родов *Crepidostomum*, *Stephanophiala* и *Hokkaidoinsula*. Жирным шрифтом обозначены оригинальные замеры.

Признаки	<i>C. achmerovi</i>		<i>C. nemachilus</i> (Кротов, 1959)	<i>C. ussuriensis</i> (Лыйман, 1930)	<i>C. oschmarini</i> (Petkeviciūtė et al., 2018)	<i>C. metoecus</i>	<i>C. metoecus</i> (Thomas, 1958)	<i>C. metoecus</i> (Shimazu, 20166)	<i>C. metoecus</i> (Caira, 19856)	<i>S. farionis</i> (Caira, 19856)	<i>S. farionis</i> (Shimazu, 20166)	<i>H. chaenogobii</i> (Shimazu, 20166)
	Голотип	Диапазон	Диапазон	Диапазон	Диапазон	Диапазон	Диапазон	Диапазон	Диапазон	Диапазон	Диапазон	Диапазон
Длина тела	<b>2.375</b>	<b>1.991-2.75</b>	2.545-3.050	2.45-3.27	1.332-1.872	<b>1.001-3.773</b>	0.87-2.20	1.62-3.33	0.90-2.168	1.696-3.68	1.90-5.36	0.94-1.70
Ширина тела	<b>0.85</b>	<b>0.431-0.85</b>	0.757-0.909	0.90-0.96	0.225-0.396	<b>0.354-0.693</b>	0.16-0.33	0.52-0.92	0.224-0.416	0.512-1.048	0.57-1.20	0.30-0.52
Длина ротовой присоски	<b>0.28</b>	<b>0.171-0.28</b>	0.269-0.311	0.262	0.136-0.222	<b>0.142-0.277</b>	0.15-0.23	0.18-0.28	0.144-0.248	0.144-0.32	0.19-0.32	0.13-0.20
Ширина ротовой присоски	<b>0.28</b>	<b>0.185-0.28</b>	0.311-0.353	0.327	0.143-0.21	<b>0.173-0.277</b>	0.15-0.23	0.20-0.31	0.12-0.24	0.184-0.311	0.21-0.35	0.14-0.21
Длина влс	<b>0.06</b>	<b>0.06-0.85</b>	0.063	-	0.022-0.044	<b>0.035-0.058</b>	0.0625-0.07	0.038-0.055	-	-	0.032-0.035	0.025
Ширина влс	<b>0.11</b>	<b>0.07-0.117</b>	0.033	-	-	<b>0.023-0.038</b>	0.0375	0.04-0.048	-	-	0.048-0.05	0.055
Длина передней части тела	<b>0.50</b>	<b>0.35-0.72</b>	-	-	0.27-0.369	<b>0.262-0.731</b>	-	0.55-1.03	0.256-0.568	0.40-0.76	0.52-1.43	0.30-0.52
Длина брюшной присоски	<b>0.38</b>	<b>0.303-0.539</b>	0.416-0.457	0.426-0.327	0.163-0.234	<b>0.181-0.431</b>	0.19-0.28	0.25-0.43	0.144-0.272	0.216-0.568	0.25-0.47	0.12-0.17
Ширина брюшной присоски	<b>0.39</b>	<b>0.319-0.400</b>	0.290-0.322	-	0.156-0.288	<b>0.212-0.447</b>	0.20-0.26	0.28-0.43	0.16-0.264	0.24-0.438	0.28-0.46	0.14-0.20
Длина глотки	<b>0.15</b>	<b>0.099-0.15</b>	0.126	0.180-0.196	0.055-0.101	<b>0.065-0.135</b>	0.06-0.09	0.08-0.13	0.064-0.096	0.096-0.24	0.12-0.23	0.05-0.07
Ширина глотки	<b>0.15</b>	<b>0.095-0.16</b>	0.147	0.196	0.068-0.092	<b>0.081-0.135</b>	-	0.06-0.12	0.056-0.096	0.12-0.208	0.13-0.23	0.05-0.07
Длина пищевода	<b>0.096</b>	<b>0.054-0.136</b>	-	0.295-0.327	0.015-0.044	<b>0.023-0.185</b>	-	-	0.064-0.104	0.112-0.336	-	0.08-0.16
Длина яичника	<b>0.26</b>	<b>0.185-0.26</b>	0.311-0.374	0.327-0.344	0.092-0.176	<b>0.108-0.308</b>	0.14-0.24	0.20-0.28	0.16-0.224	0.13-0.304	0.21-0.39	0.09-0.17
Ширина яичника	<b>0.25</b>	<b>0.164-0.26</b>	0.357-0.416	-	0.099-0.163	<b>0.100-0.369</b>	0.14-0.28	0.20-0.32	0.13-0.216	0.112-0.272	0.19-0.41	0.09-0.17
Длина семяприёмника	<b>0.15</b>	<b>0.113-0.219</b>	0.269	-	0.046-0.082	<b>0.185</b>	0.70-0.90	0.19-0.32	-	-	0.12-0.32	0.04-0.10
Ширина семяприёмника	<b>0.19</b>	<b>0.092-0.22</b>	0.145	-	0.044-0.099	<b>0.246</b>	-	0.08-0.13	-	-	0.06-0.14	0.04-0.07
Длина переднего семенника	<b>0.33</b>	<b>0.222-0.34</b>	0.322-0.416	0.295-0.344	0.158-0.246	<b>0.104-0.447</b>	0.13-0.31	0.22-0.47	0.08-0.304	0.184-0.400	0.23-0.63	0.13-0.30
Ширина переднего семенника	<b>0.43</b>	<b>0.239-0.43</b>	0.416-0.457	0.426-0.458	0.121-0.209	<b>0.139-0.508</b>	0.23-0.35	0.32-0.54	0.08-0.24	0.184-0.440	0.19-0.44	0.13-0.30
Длина заднего семенника	<b>0.42</b>	<b>0.277-0.49</b>	0.457-0.624	0.327-0.360	0.176-0.33	<b>0.115-0.524</b>	0.23-0.38	0.22-0.47	0.11-0.288	0.192-0.392	0.23-0.63	0.13-0.30
Ширина заднего семенника	<b>0.39</b>	<b>0.216-0.39</b>	0.582-0.729	0.442-0.458	0.132-0.22	<b>0.142-0.431</b>	0.18-0.24	0.32-0.54	0.084-0.216	0.192-0.416	0.19-0.44	0.13-0.30
Длина половой бурсы	<b>0.62</b>	<b>0.322-0.65</b>	0.416-0.457	0.835	0.242-0.45	<b>0.462-0.493</b>	-	0.35-0.63	0.23-0.48	0.36-0.76	0.25-0.90	0.30-0.55
Ширина половой бурсы	<b>0.12</b>	<b>0.115-0.216</b>	0.083	-	0.048-0.082	<b>0.139</b>	-	0.09-0.16	0.092-0.120	0.056-0.152	0.09-0.23	0.30-0.55
Длина яиц	<b>0.065</b>	<b>0.051-0.07</b>	0.056-0.071	0.067	0.033-0.070	<b>0.046-0.065</b>	0.0625-0.08	0.056-0.068	0.05-0.072	0.072-0.08	0.059-0.079	0.06-0.072
Ширина яиц	<b>0.045</b>	<b>0.031-0.045</b>	0.034	0.040	0.026-0.037	<b>0.031-0.051</b>	0.0375	0.04-0.048	0.038-0.052	0.032-0.052	0.032-0.049	0.04-0.048
Соотношение длины к ширине тела	<b>1:2.79</b>	<b>1:2.79-5.45</b>	-	-	1:4.4-8.2	<b>1:2.82-5.77</b>	-	-	1:3.8-5.4	1:2.1-5	-	-
Соотношение передней части тела и общей длины тела	<b>21%</b>	<b>21-26%</b>	-	-	-	<b>18-26%</b>	-	28-34%	-	-	24-33%	29-32%
Соотношение длин присосок	<b>1:1.35</b>	<b>1:1.35-2.22</b>	-	-	-	<b>1:1.19-1.55</b>	1:1.09-1.26	-	-	-	-	-
Соотношение ширин присосок	<b>1:1.39</b>	<b>1:1.39-1.44</b>	-	-	-	<b>1:1.22-1.61</b>	-	1:1.3-1.4	1:1-1.3	1:1.2-2	1:1.2-1.5	1:0.8-1.2

Семенной пузырьёк *C. metoecus* извилистый и формирует петлю (по: Ayer, Katahira, 2015; Shimazu, 2016б), тогда как у *C. nemachilus* и *C. achmerovi* семенной пузырьёк имеет небольшое искривление.

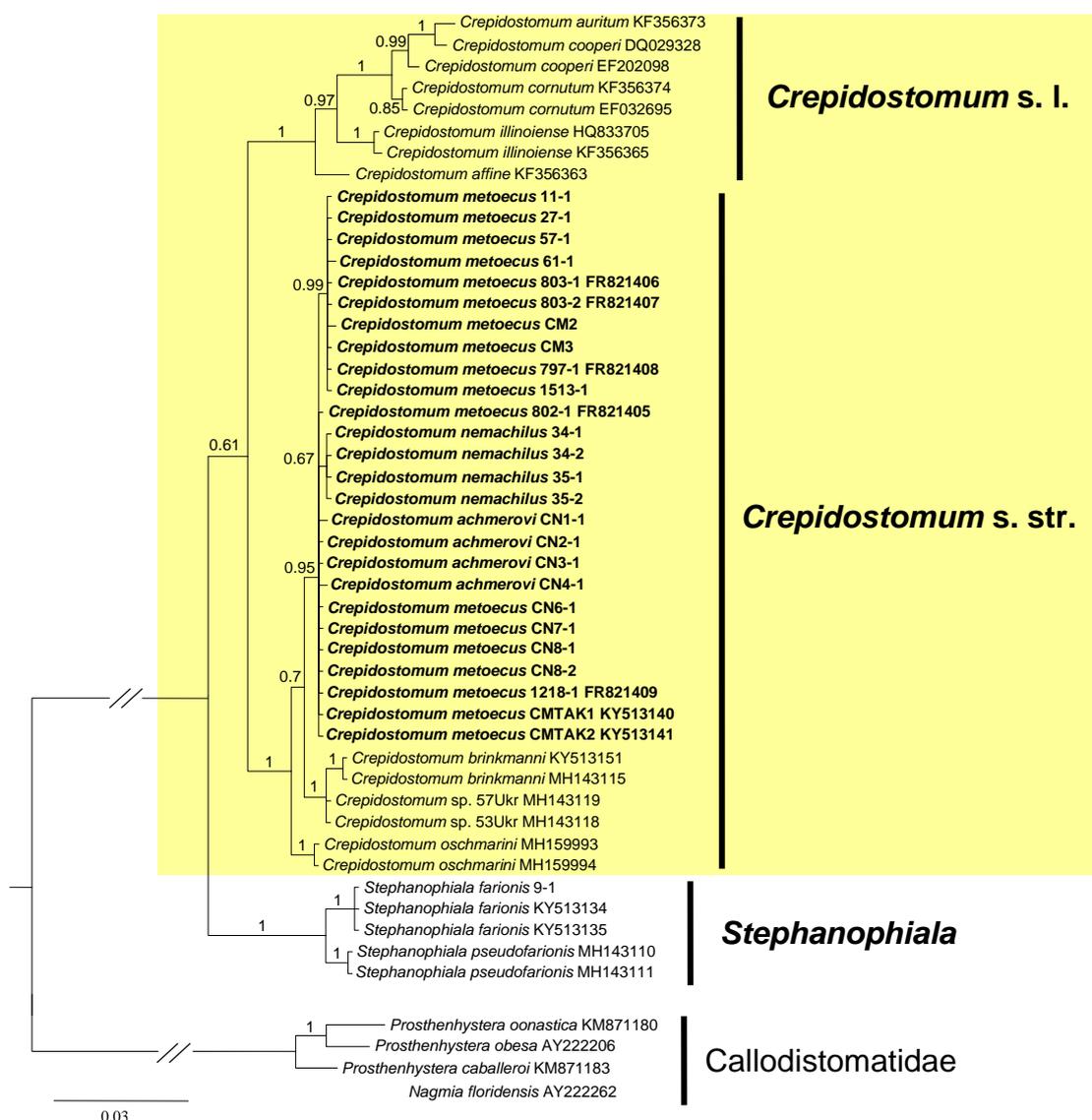
Приведённый диагноз доказывает валидность вида *C. achmerovi*, который по анатомическим и морфометрическим критериям является близким родственником вида *C. nemachilus*, что указывает на недавний период его дивергенции относительно других видов рода *Crepidostomum*.

### 3.6.2. Молекулярные данные

**Материал.** В ходе работы для видов *Crepidostomum achmerovi* (5 червей), *C. nemachilus* (7 червей), *C. metoecus* (25 червей) были получены 37 новых последовательностей фрагмента гена 28S рРНК общей длиной 1380 п.н. Г. д. были рассчитаны для 8 евразийских видов и 4 североамериканских (см. главу 2, табл. 2–4) видов рода *Crepidostomum* (прил. IV) на основе фрагмента гена длиной 1026 п.н. Также для всех вышеуказанных видов получено 25 новых последовательностей фрагмента гена *cox1* мтДНК общей длиной 843 п.н.

**Результаты анализа. Ген 28S рРНК.** Г. д. между видами рода *Crepidostomum* находились в диапазоне от 0.14–7.33%. Последовательности фрагмента гена 28S рРНК для вида *C. metoecus* из Японии (20 образцов) (табл. 4) идентичны таковым вида *C. metoecus* из Приморья и Южного Сахалина.

На филогенетическом древе (рис. 20), реконструированном по фрагменту гена 28S рРНК, клада семейства Allocreadiidae состоит из трёх подклад: первая – *Stephanophiala pseudofarionis* и *S. farionis*; вторая – *Crepidostomum metoecus*, *C. achmerovi*, *C. nemachilus*, *C. brinkmanni*, *C. oschmarini* и *Crepidostomum* sp.; третья группа представлена неарктическими *Crepidostomum* s. l. – *C. affine*, *C. illinoiense*, *C. cornutum*, *C. cooperi* и *C. auritum*).



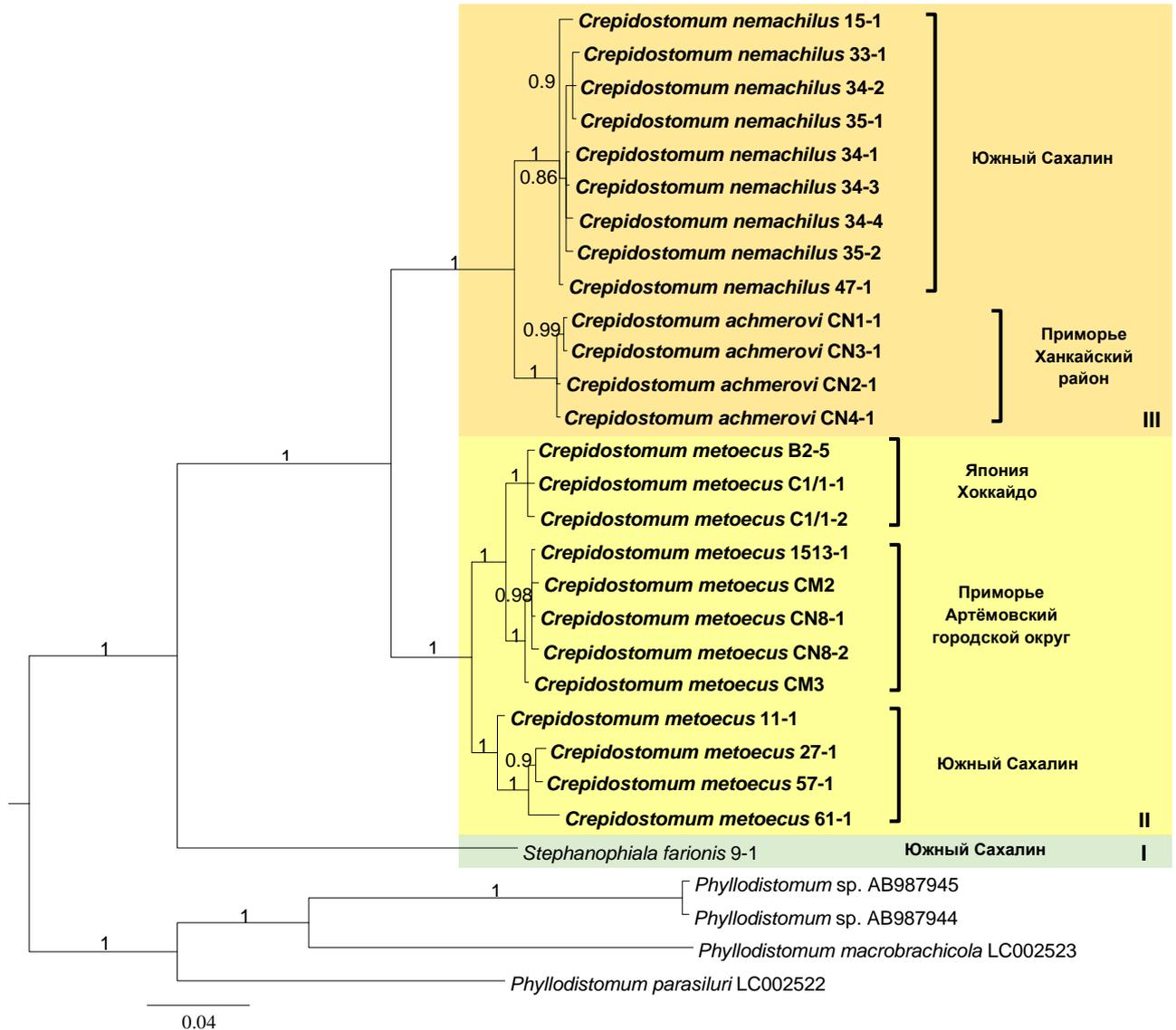
**Рисунок 20.** Филогенетическое древо для рода *Crepidostomum*, построенное на основе анализа фрагмента гена 28S рРНК. Числа на ветвях являются значениями апостериорных вероятностей алгоритма VI. Жирным шрифтом выделены виды, исследуемые в настоящей работе.

На основе результатов морфологического и филогенетического анализов (рис. 20 Faltýnková et al., 2020) палеарктические виды второй подклады несомненно относятся к роду *Crepidostomum* s. str., который и должен считаться самостоятельным родом *Crepidostomum* Braun, 1900.

Филогенетическое древо по фрагменту гена 28S показывает положение нового вида *C. achmerovi* и *C. nemachilus* (рис. 20) на единой подкладе с видом *C. metoecus*, что не позволяет разделить их по данному признаку на межвидовом уровне, однако г. д., равное 0.18% (прил. IV), указывают на

расхождение между этими видами, соответствующее межвидовому диапазону в семействе Allocreadiidae (Atopkin et al., 2018; Vainutis, 2020).

**Ген *cox1* мтДНК.** Г. д. между видами *Crepidostomum* s. l. находились в диапазоне 1.65–30.43%. При этом г.д. между видами *C. nemachilus* и *C. achmerovi* составила 3.17%. Г. д. вида *C. metoecus* по отношению к видам *C. nemachilus* и *C. achmerovi* в пределах 10.08–10.97% и 10.19–11.29%, соответственно (прил. V).



**Рисунок 21.** Филогенетические взаимоотношения, реконструированные для трёх видов рода *Crepidostomum* s. l. на основе анализа фрагмента гена *cox1* мтДНК. Числа на ветвях являются значениями апостериорных вероятностей алгоритма ВІ. Римскими цифрами отмечены клады, выделенные разными цветами: I – *Stephanophiala farionis*; II – *Crepidostomum metoecus*; III – *Crepidostomum achmerovi* и *Crepidostomum nemachilus*.

Филогенетическое древо (рис. 21), построенное по фрагменту гена *cox1*, сформировано тремя высоко поддержанными кладами, представляющими три вида рода *Crepidostomum* (*C. metoecus*, *C. nemachilus*, *C. achmerovi*) и один вид рода *Stephanophiala* (*S. farionis*).

Близкородственные виды *C. achmerovi* из Приморья и *C. nemachilus* с Южного Сахалина занимают независимое положение (рис. 21, III) по отношению к типовому виду *C. metoecus* из Южного Сахалина, Приморья и Японии. Данное разделение статистически высоко поддержано (1.0), а величины г. д. позволяют с уверенностью утверждать о валидности *C. achmerovi* и *C. nemachilus* по отношению к виду *C. metoecus* – 10.19 % и 10.45 % соответственно.

Низкие г. д. (1.65–3.67%) между популяциями *C. metoecus* по фрагменту гена *cox1* мтДНК не позволяют говорить о межвидовом уровне расхождения. Более того, по результатам сравнительной морфологии трематоды *C. metoecus* из этого исследования конспецифичны трематодам *C. metoecus*, описанным другими авторами (Braun, 1900 а, б; Thomas, 1958; Caira, 1985 б; Shimazu, 1990 а, 2016 б; Ayer, Katahira, 2015). Однако есть вероятность, что при анализе данных по гену *cox1* для образцов из европейских регионов, относимых к *C. metoecus*, представится возможным выявить новые криптические виды.

### 3.7. Дополнительные замечания

Кроме изученных в работе 6 родов Allocreadiidae известны ещё 11 номинальных родов исследуемого семейства, обитающих на территории Неарктики и Неотропиков (США, Канада, Мексика, Коста-Рика, Венесуэла, Бразилия, Аргентина, Перу): *Margotrema* Lamothe-Argumedo, 1970, *Creptotrema* Travassos, Artigas, Pereira, 1928, *Megalogonia* Surber, 1928, *Paracreptotrema* Choudhury, Pérez-Ponce de León, Brooks, Daverdin, 2006, *Paracreptotrematoides* Pérez-Ponce de León, Pinacho-Pinacho, Mendoza-Garfias, Choudhury, García-Varela, 2016, *Pseudoparacreptotrema* Pérez-Ponce de León,

Pinacho-Pinacho, Mendoza-Garfias, Choudhury, García-Varela, 2016, *Creptotrematina* Yamaguti, 1954, *Wallinia* Pearse 1920, *Auriculostoma* Scholz, Aguirre-Macedo, Choudhury, 2004, *Trematichthys* Vaz, 1932 и *Bunoderella* Schell, 1964. Из них только для девяти родов подтверждена валидность по молекулярно-генетическим данным: *Margotrema*, *Creptotrema*, *Megalogonia*, *Paracreptotrema*, *Paracreptotrematoides*, *Pseudoparacreptotrema*, *Creptotrematina*, *Wallinia* и *Auriculostoma*.

Важно отметить, что таксономическое положение родов *Trematichthys* и *Bunoderella* было принято разными авторами на основе сравнительной морфологии (Gibson, Bray, 1982; Choudhury et al., 2006; Curran et al., 2011; Pérez-Ponce de León et al., 2016). По мнению Гибсона и Брэя (Gibson, Bray, 1982) род *Trematichthys* морфологически близок к родам *Creptotrema* и *Crepidostomum*, что, предположительно, подтверждает принадлежность этого рода к семейству Allocreadiidae. В то же время молекулярно-генетические данные для родов *Trematichthys* и *Bunoderella* в геномном банке отсутствуют, доступны только морфологические характеристики в статьях с оригинальным описанием.

## ГЛАВА 4. СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ ALLOCREADIIDAE

В настоящем исследовании на основе анализа морфометрических, молекулярно-генетических и литературных материалов приведены результаты таксономической ревизии Allocreadiidae. На основе анализа оригинальных и литературных молекулярно-генетических данных проведена оценка филогенетических связей в исследуемом семействе, подтверждена и расширена гипотеза Мантера (Manter, 1963) о происхождении и дивергенции Allocreadiidae на территории Южной и Восточной Азии (Богатов, Вайнутис, 2022).

### 4.1. Классификация и список родов и видов Allocreadiidae\*

#### Палеарктика

Род *Acrolichanus* Wedl, 1857

*Acrolichanus auriculatus* (Wedl, 1857) Ward, 1917

*Acrolichanus* sp. 1

Род *Stephanophiala* Nicoll, 1909

*Stephanophiala farionis* (Müller, 1784) Faust, 1918

*Stephanophiala pseudofarionis* (Faltýnková, Pantoja, Skírnisson & Kudlai, 2020) comb. nov.

*Stephanophiala wikgreni* (Gibson & Valtonen, 1988) comb. nov.

Род *Bunodera* Railliet, 1896

*Bunodera luciopercae* (Müller, 1776) Lühe, 1909

*Bunodera sacculata* Van Cleave & Mueller, 1932 (неарктический таксон)

*Bunodera eucaliae* (Miller, 1936) Miller, 1940 (неарктический таксон)

*Bunodera mediovitellata* Tsimbalyuk & Roitman, 1966

*Bunodera inconstans* (Lasee, Font & Sutherland, 1988) Brooks, 1992 (неарктический таксон)

*Bunodera acerinae* Roitman & Sokolov, 1999

***Bunodera vytautasi* Atopkin, Sokolov, Shedko, Vainutis & Orlovskaya, 2018**

*Bunodera dogieli* (Koval, 1950) comb. nov.

Род *Hokkaidoinsula* Vainutis gen. nov.

***Hokkaidoinsula chaenogobii* (Yamaguti et Matumura, 1942) comb. nov.**

Род *Allocreadium* Looss, 1900

*Allocreadium transversale* (Rudolphi, 1802)

***Allocreadium isoporum* (Looss, 1894) Looss, 1902**

***Allocreadium lobatum* Wallin, 1909** (неарктический таксон)

***Allocreadium gotoi* (Hasegawa & Ozaki, 1926) Shimazu, 1988**

*Allocreadium hasu* Ozaki, 1926

*Allocreadium japonicum* Ozaki, 1926

***Allocreadium crassum* (Wesenberg-Lund, 1934) Vainutis, 2020**

*Allocreadium markewitschi* Koval, 1949

***Allocreadium neotenicum* Peters, 1957**

*Allocreadium carparum* Odening, 1959

*Allocreadium baueri* Spassky et Roitman, 1960

*Allocreadium pseudaspis* (Achmerov, 1960) Bychovskaya-Pavlovskaya, 1962

*Allocreadium erythroculteris* (Achmerov, 1960) Bychovskaya-Pavlovskaya, 1962

*Allocreadium hypophthalmichthydis* (Achmerov, 1960) Bychovskaya-Pavlovskaya, 1962

*Allocreadium gobii* Roitman, 1963

***Allocreadium hemibarbi* Roitman, 1963**

*Allocreadium montanus* Sidorov & Butenko, 1966

*Allocreadium conicum* Wang, Jiang, 1985

*Allocreadium tosai* Shimazu, 1988

*Allocreadium brevitellatum* Shimazu, 1992

*Allocreadium qianweiensis* Zhang, Yang, 1994

*Allocreadium tribolodontis* Shimazu & Hashimoto, 1999  
*Allocreadium aburahaya* Shimazu, 2003  
*Allocreadium shinanoense* Shimazu, 2003  
*Allocreadium danjiangensis* Gao, Wang, Xi, Yao, Nie, 2008  
*Allocreadium tamoroko* Shimazu & Urabe, 2013  
*Allocreadium khankaiensis* Vainutis, 2020  
*Allocreadium* sp. 2

Род *Crepidostomum* Braun, 1900

***Crepidostomum metoecus* Braun, 1900**  
***Crepidostomum nemachilus* Krotov, 1959**  
***Crepidostomum oschmarini* Zhokhov & Pugacheva, 1998**  
***Crepidostomum brinkmanni* Faltýnková, Pantoja, Skirnisson et  
 Kudlai, 2020**  
***Crepidostomum achmerovi* Vainutis, Voronova, Urabe, 2021**

**Неарктика и Неотропики**

Род. *Bunoderella* Schell, 1964 (неарктический таксон)

*Bunoderella metterii* Schell, 1964

Род *Creptotrema* Travassos, Artigas, Pereira, 1928

***Creptotrema creptotrema* Travassos, Artigas & Pereira, 1928**  
***Creptotrema funduli* Mueller, 1934**  
*Creptotrema lynchi* Brooks, 1976  
*Creptotrema paraense* Vicente, Santos & Souza, 1978  
*Creptotrema pati* Lunaschi, 1985  
*Creptotrema lamothei* Curran, 2008  
*Creptotrema sucumbiosa* Curran, 2008  
***Creptotrema conconae* Franceschini, Aguiar, Zago, de Oliveira  
 Fadel Yamada, Bertholdi Ebert, da Silva, 2021**  
***Creptotrema schubarti* Franceschini, Aguiar, Zago, de Oliveira  
 Fadel Yamada, Bertholdi Ebert, da Silva, 2021**

***Creptotrema megacetabularis* Franceschini, Aguiar, Zago, de Oliveira Fadel Yamada, Bertholdi Ebert, da Silva, 2021**

Род *Megalogonia* Surber, 1928

***Megalogonia ictaluri* Surber, 1928**

Род *Paracreptotrema* Choudhury, Pérez-Ponce de León, Brooks, Daverdin, 2006

*Paracreptotrema mendezi* (Sogandares-Bernal, 1955) Choudhury, Pérez Ponce de León, Brooks & Daverdin, 2006

***Paracreptotrema blancoi* Choudhury, Pérez Ponce de León, Brooks & Daverdin, 2006**

***Paracreptotrema rosenthali* Bautista-Hernández, Monks, Pulido-Flores & Miranda, 2015**

Род *Paracreptotrematoides* Pérez-Ponce de León, Pinacho-Pinacho, Mendoza-Garfias, Choudhury, García-Varela, 2016

***Paracreptotrematoides heterandriae* (Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano & Vázquez, 2012) Pérez Ponce de León, Pinacho-Pinacho, Mendoza-Garfias, Choudhury & García-Varela, 2016**

Род *Pseudoparacreptotrema* Pérez-Ponce de León, Pinacho-Pinacho, Mendoza-Garfias, Choudhury, García-Varela, 2016

*Pseudoparacreptotrema agonostomi* (Salgado-Maldonado, Cabañas-Carranza & Caspeta-Mandujano, 1978) Pérez-Ponce de León, Sereno-Uribe, García-Varela, Mendoza-Garfias, Hernández-Mena, Pinacho-Pinacho & Choudhury, 2020

***Pseudoparacreptotrema profundulusi* (Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano & Martínez-Ramírez, 2011) Pérez Ponce de León, Pinacho-Pinacho, Mendoza-Garfias, Choudhury & García-Varela, 2016**

***Pseudoparacreptotrema macroacetabulatum* Pérez Ponce de León, Pinacho-Pinacho, Mendoza-Garfias, Choudhury & García-Varela, 2016**

***Pseudoparacreptotrema axtlaense* Mendoza-Garfias & Choudhury  
in Pérez-Ponce de León, Sereno-Uribe, García-Varela, Mendoza-  
Garfias, Hernández-Mena, Pinacho-Pinacho & Choudhury, 2020**

***Pseudoparacreptotrema falciforme* Hernández-Mena & Pinacho-  
Pinacho in Pérez-Ponce de León, Sereno-Uribe, García-Varela,  
Mendoza-Garfias, Hernández-Mena, Pinacho-Pinacho & Choudhury,  
2020**

***Pseudoparacreptotrema pacificum* Sereno-Uribe & García-Varela  
in Pérez-Ponce de León, Sereno-Uribe, García-Varela, Mendoza-  
Garfias, Hernández-Mena, Pinacho-Pinacho & Choudhury, 2020**

Род *Wallinia* Pearse 1920

*Wallinia valenciae* Pearse 1920

***Wallinia chavarriae* Choudhury, Daverdin & Brooks, 2002**

***Wallinia mexicana* Pérez-Ponce de León, Razo-Mendivil,  
Mendoza-Garfía, Rubio-Godoy & Choudhury, 2015**

***Wallinia brasiliensis* Dias, Müller, Almeida, Silva, Azevedo, Pérez-  
Ponce de León & Abdallah, 2018**

***Wallinia anindoi* Hernández Mena, Pinacho-Pinacho, García-  
Varela, Mendoza-Garfias & Pérez-Ponce de León, 2018**

***Wallinia caririensis* Silva, Dias, Silva & Yamada, 2020**

Род *Creptotrematina* Yamaguti, 1954

*Creptotrematina dispar* (Teixeira de Freitas, 1941) Manter, 1962

*Creptotrematina dissimilis* (Teixeira de Freitas, 1941) Yamaguti, 1954

***Creptotrematina aguirrepequenoi* Jiménez-Guzmán, 1973**

***Creptotrematina batalhensis* Dias & Abdallah in Alves Dias, Pérez-  
Ponce de León, Almeida Camargo, Müller, Silva, Kozłowski de  
Azevedo & Abdallah, 2020**

Род *Auriculostoma* Scholz, Aguirre-Macedo, Choudhury, 2004

*Auriculostoma macrorchis* (Szidat, 1954) Scholz, Aguirre-Macedo &  
Choudhury, 2004

*Auriculostoma platense* (Szidat, 1954) Scholz, Aguirre-Macedo & Choudhury, 2004

*Auriculostoma stenopteri* (Mañé-Garzón & Gascón, 1973) Scholz, Aguirre-Macedo & Choudhury, 2004

*Auriculostoma astyanace* Scholz, Aguirre-Macedo, Choudhury, 2004

*Auriculostoma lobata* Hernández-Mena, Lynggaard, Mendoza-Garfias & Pérez-Ponce de León, 2016

*Auriculostoma foliaceum* Curran, Tkach & Overstreet, 2011

*Auriculostoma diagonale* Curran, Tkach & Overstreet, 2011

*Auriculostoma totonacapanensis* Razo-Mendivil, Mendoza-Garfias, Pérez-Ponce de León & Rubio-Godoy, 2014

*Auriculostoma tica* Hernández Mena, Pinacho-Pinacho, García-Varela, Mendoza-Garfias & Pérez-Ponce de León, 2018

*Auriculostoma guacurarii* Montes, Barneche, Croci, Balcazar, Almirón, Martorelli, Pérez-Ponce de León, 2021

*Auriculostoma ocloya* Liquin, Gilardoni, Cremonte, Saravia, Cristobal, Davies, 2021

Род *Margotrema* Lamothe-Argumedo, 1970

*Margotrema bravoae* Lamothe-Argumedo, 1970

*Margotrema guillerminae* Perez-Ponce de Leon, 2001

*Margotrema resolanae* Perez-Ponce de Leon, Martínez-Aquino & Mendoza-Garfias, 2013

*\*Жирным шрифтом помечены таксоны, валидность которых подтверждена молекулярно-генетическими данными*

#### 4.2. Определительная таблица Allocreadiidae

Определительная таблица родов и видов палеарктических Allocreadiidae составлена на основе изучения морфологии взрослых червей, а также литературных данных. В качестве привлечённого материала послужили

морфологические описания видов из литературы, большая часть которых была заимствована из Коваль (1966) и Скрябина и Коваль (1966). Всего в таблицу включено 42 вида аллокреадиид, относящихся к 6 родам. Используются следующие латинизмы: преацетабулярный – расположение или протяжённость описываемого органа перед брюшной присоской; претестикулярный – перед семенниками; посттестикулярный – позади семенников.

### Ключ для определения родов *Allocreadiidae*

1(4) Брюшная присоска меньше ротовой

2(3) Ротовое отверстие в форме треугольника Рёло. Шесть околоротовых сосочков примерно одинаковой длины, крупные. Половая бурса утолщённая, овальная; между развилком кишечника и серединой брюшной присоски. Матка достигает заднего семенника (рис. 22, А)  
..... *Acrolichanus* Ward, 1917

Типовой вид *Acrolichanus auriculatus* (Wedl, 1857) Ward, 1917

3(2) Ротовое отверстие округлое. Вентролатеральные сосочки небольшие, конические; дорсолатеральные и дорсомедианные сосочки крупные, округлые, одинаковых размеров. Половая бурса утолщённая, булавовидная; проксимальным концом достигает заднего края яичника или переднего семенника. Матка претестикулярная (рис. 22, Б)  
..... *Hokkaidoinsula* Vainutis gen. nov.

Типовой и единственный вид *Hokkaidoinsula chaenogobii* (Yamaguti et Matumura, 1942) comb. nov.

4(1) Брюшная присоска больше ротовой

5(10) Задняя граница желточных полей всегда заполняет посттестикулярное пространство. Семенники тандемные. Матка претестикулярная или достигает заднего семенника (рис. 22, В).

6(9) Имеется 6 околоротовых сосочков.

7(8) Вентролатеральные сосочки больше дорсолатеральных и дорсомедианных. Глотка крупная, составляет половину от размера ротовой присоски или больше. Пищевод раздваивается непосредственно перед брюшной присоской. Семенники округлые. Половая бурса латеральна к брюшной присоске, иногда заходит за её задний край. Половое отверстие перед развилком кишечника ..... *Stephanophiala* Nicoll, 1909

Типовой вид *Stephanophiala farionis* (Müller, 1784) Faust, 1918

8(7) Вентролатеральные сосочки ушковидные. Глотка составляет половину от размера ротовой присоски или меньше. Пищевод короткий, раздваивается примерно на середине расстояния между присосками. Семенники овальной или неправильной формы, слегка изрезанные. Половая бурса проксимальным концом достигает переднего края яичника. Половое отверстие после развилка кишечника ..... *Crepidostomum* Braun, 1900

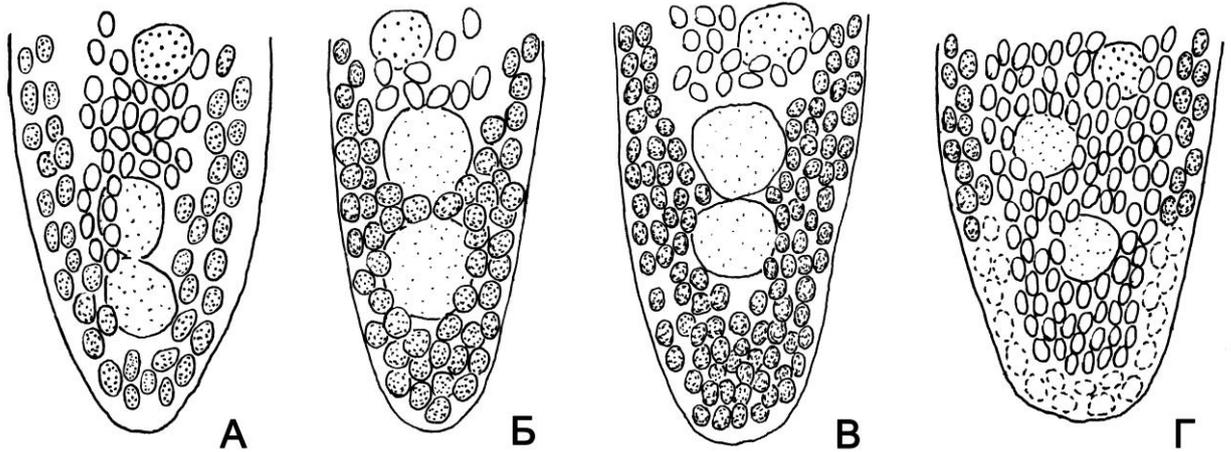
Типовой вид *Crepidostomum metoecus* Braun, 1900

9(6) Околоротовые сосочки отсутствуют ..... *Allocreadium* Looss, 1900

Типовой вид *Allocreadium isoporum* (Looss, 1894) Looss, 1900

10(5) Задняя граница желточных полей на середине задней части тела или достигает заднего конца тела. Семенники диагональные или субсимметричные. Матка достигает заднего конца тела (рис. 22, Г) ..... *Bunodera* Railliet, 1896

Типовой вид *Bunodera luciopercae* (Müller, 1776) Lühe, 1909



**Рисунок 22.** Схематическое изображение задней части тела шести родов семейства Allocreadiidae. А – *Acrolichanus*; Б – *Hokkaidoinsula* gen. nov.; В – *Stephanophiala*, *Allocreadium*, *Crepidostomum*; Г – *Bunodera*, пунктиром отмечена протяжённость желточных полей у видов *B. luciopercae*, *B. acerinae*, *B. vytautasi* и *B. dogieli*.

#### Ключ для определения видов рода *Acrolichanus* Wedl, 1857

1(2) Максимальная ширина тела на уровне средней трети его длины. Глотка овальная, примерно в половину меньше ротовой присоски. Матка между брюшной присоской и передним семенником ..... *A. auriculatus* (Wedl, 1857) Ward, 1917

2(1) Максимальная ширина тела на уровне брюшной присоски. Глотка грушевидная, небольшого размера по отношению к ротовой присоске. Петли матки достигают заднего семенника. .... *Acrolichanus* sp. 1

#### Ключ для определения видов рода *Stephanophiala* Nicoll, 1909

1(4) На передней границе желточные поля не соединяются. Матка претестискулярная.

2(3) Максимальная ширина тела на уровне брюшной присоски. Половая бурса между развилком кишечника и задним краем брюшной присоски или передним краем яичника. Желточные поля спереди достигают заднего края ротовой присоски ..... *S. farionis* (Müller, 1784) Faust, 1918

3(2) Максимальная ширина тела на уровне средней части его длины. Половая бурса между серединой пищевода и третьей четвертью брюшной присоски или первой четвертью яичника. Желточные фолликулы спереди достигают заднего края глотки ..... *S. pseudofarionis* (Faltýnková, Pantoja, Skírnisson & Kudlai, 2020) comb. nov.

4(1) На передней границе желточные поля соединяются с дорсальной стороны. Протяжённость маточных петель не выходит за пределы переднего края яичника ..... *S. wikgreni* (Gibson & Valtonen, 1988) comb. nov.

### Ключ для определения видов рода *Bunodera* Schell, 1964

1(4) Шесть околототовых сосочков частично редуцированы или отсутствуют.

2(3) Околототовые сосочки редуцированы. Отношение размеров глотки к размерам ротовой присоски (1:1.4-1:2.6). Проксимальный конец половой бурсы заходит за передний край брюшной присоски на одну треть от её длины ..... *B. eucaliae* (Miller, 1936) Miller, 1940

3(2) Околототовые сосочки отсутствуют. Глотка примерно в три раза меньше ротовой присоски. Половая бурса огибает брюшную присоску с дорсальной стороны до её заднего конца .... *B. inconstans* (Lasee, Font & Sutherland, 1988) Brooks, 1992

4(1) Шесть околототовых сосочков хорошо развиты.

5(6) Желточные фолликулы ограничены в средней части тела ..... *B. mediovitellata* Tsimbalyuk & Roitman, 1966

6(5) Желточные фолликулы расположены между глоткой и задним концом тела или серединой задней части тела.

7(8) Желточные фолликулы расположены между глоткой и серединой задней части тела ..... *B. sacculata* Van Cleave & Mueller, 1932

8(7) Желточные фолликулы расположены между глоткой и задним концом тела

9(10) Проксимальный конец половой бурсы достигает заднего края брюшной присоски ..... *B. vytautasi* Atopkin, Sokolov, Shedko, Vainutis & Orlovskaya, 2018

10(9) Проксимальный конец половой бурсы на уровне переднего края брюшной присоски.

11(12) Отношение размеров глотки к размерам ротовой присоски (0.06:1–0.147:1). На передней границе желточные фолликулы достигают заднего края ротовой присоски ..... *B. luciopercae* (Müller, 1776) Lühe, 1909

12(11) Отношение размеров глотки к размерам ротовой присоски (0.173:1–0.375:1). На передней границе желточные фолликулы достигают развилка кишечника ..... *B. acerinae* Roitman & Sokolov, 1999

### **Ключ для определения видов рода *Allocreadium* Looss, 1900**

1(14) Желточные поля в пределах задней части тела

2(13) Брюшная присоска больше ротовой

3(10) Экскреторный пузырь достигает заднего семенника.

4(7) Семенники овальные.

5(6) Проксимальный конец половой бурсы слегка заходит за передний край брюшной присоски. Желточные фолликулы не достигают брюшной присоски на небольшом расстоянии ..... *A. isoporum* (Looss, 1894) Looss, 1902

6(5) Проксимальным концом половая бурса достигает заднего края брюшной присоски. Желточные фолликулы достигают заднего края брюшной присоски ..... *Allocreadium* sp. 2

7(4) Семенники неправильной формы.

8(9) Половая бурса преацетабулярная. Передняя граница желточных фолликул на уровне заднего края брюшной присоски ..... *A. montanus* Sidorov & Butenko, 1966

9(8) Половая бурса преацетабулярная. На передней границе желточные фолликулы на уровне яичника ..... *A. brevivittellatum* Shimazu, 1992

10(3) Экскреторный пузырь не достигает заднего семенника

11(12) Семенники округлые или овальные. Семенной пузырёк двудольный. Петли матки достигают заднего семенника ..... *A. tribolodontis* Shimazu & Hashimoto, 1999

12(11) Семенники неправильной формы, сильно изрезанные. Семенной пузырёк однодольный. Петли матки достигают переднего семенника ..... *A. hasu* Ozaki, 1926

13(2) Брюшная присоска меньше ротовой ..... *A. hemibarbi* Roitman, 1963

14(1) Передняя граница желточных полей расположена кпереди от заднего края брюшной присоски

15(24) Передняя граница желточных полей на уровне брюшной присоски

16(19) Экскреторный пузырь достигает заднего семенника

17(18) Матка в пределах между брюшной присоской и передним семенником. Проксимальный конец половой бursy достигает заднего края брюшной присоски ..... *A. khankaiensis* Vainutis, 2020

18(17) Матка в пределах между брюшной присоской и задним семенником. Проксимальный конец половой бursy на уровне переднего края брюшной присоски ..... *A. carparum* Odening, 1959

Младший синоним: *A. papilligerum* (Rees, 1968) Moravec, 1984

19(16) Экскреторный пузырь не достигает заднего семенника

- 20(21) Тело удлинённо-овальное. Семенники слегка или сильно изрезаны. Яичник овальный или трёхлопастной ..... *A. japonicum* Ozaki, 1926
- 21(20) Тело удлинённое. Семенники неправильной формы, слегка изрезаны. Яичник овальный, округлый, или неправильной формы.
- 22(23) Длина тела – 2.56–2.90 мм. Половая бурса перед брюшной присоской ..... *A. aburahaya* Shimazu, 2003
- 23(22) Длина тела – 4.71–4.73 мм. Половая бурса простирается до заднего края брюшной присоски ..... *A. tamoroko* Shimazu and Urabe, 2013
- 24(15) Передняя граница желточных полей в передней части тела.
- 25(34) Половое отверстие перед развилком кишечника.
- 26(27) Развилок кишечника на уровне переднего края яичника ..... *A. pseudaspis* (Achmerov, 1960) Vychovskaya-Pavlovskaya, 1962  
Синоним: *A. elongatum* (Achmerov, 1960) Vychovskaya-Pavlovskaya, 1962
- 27(26) Развилок кишечника на уровне или перед брюшной присоской.
- 28(33) Развилок кишечника на уровне брюшной присоски.
- 29(30) Проксимальный конец половой бурсы на уровне середины брюшной присоски ..... *A. gobii* Roitman, 1963
- 30(29) Половая бурса преацетабулярная.
- 31(32) Передняя граница желточных полей на середине расстояния между присосками ..... *A. baueri* Spassky et Roitman, 1960
- 32(31) Передняя граница желточных полей на уровне заднего края ротовой присоски ..... *A. markewitschi* Koval, 1949
- 33(28) Развилок кишечника перед брюшной присоской ..... *A. tosai* Shimazu, 1988
- 34(25) Половое отверстие на уровне или позади развилка кишечника.
- 35(44) Половое отверстие на уровне развилка кишечника.

36(37) Половая bursa преацетабулярная. Передняя граница желточных полей на уровне глотки ..... *A. shinanoense* Shimazu, 2003

37(36) Проксимальная часть половой бursы позади переднего края брюшной присоски. Передняя граница желточных полей позади глотки.

38(43) Проксимальная часть половой бursы позади брюшной присоски. Передняя граница желточных полей между глоткой и развилком кишечника.

39(40) Тело относительно небольшое (длина 2.4–3.3 мм), веретеновидное ..... *A. qianweiensis* Zhang, Yang, 1994

40(39) Тело крупное, удлинённо-овальное.

41(42) Семенники крупные (длина 0.4–0.6 мм), неправильной формы, цельнокрайние ..... *A. hypophthalmichthydis* (Achmerov, 1960) Vyhovskaya-Pavlovskaya, 1962

42(41) Семенники относительно крупные (длина 0.56–0.64 мм), неправильной формы, слегка изрезаны ..... *A. conicum* Wang, Jiang, 1985

43(38) Проксимальная часть половой бursы на уровне середины брюшной присоски. Передняя граница желточных полей на уровне переднего края брюшной присоски ..... *A. danjiangensis* Gao, Wang, Xi, Yao, Nie, 2008

44(35) Половое отверстие позади развилка кишечника

45(46) На переднем крае ротовой присоски имеются небольшие ушковидные выросты. Передняя граница желточных фолликул на уровне развилка кишечника ..... *A. erythroculteris* (Achmerov, 1960) Vyhovskaya-Pavlovskaya, 1962

Синоним: *A. maculati* Achmerov, 1963

46(45) Околоротовые выросты отсутствуют. Передняя граница желточных фолликул на уровне переднего края брюшной присоски.

47(48) Проксимальный конец половой бursы на уровне середины брюшной присоски ..... *A. transversale* (Rudolphi, 1802)

48(47) Половая бурса преацетабулярная ..... *A. gotoi* (Hasegawa & Ozaki, 1926) Shimazu, 1988

**Ключ для определения видов рода *Crepidostomum* Braun, 1900 (рис. 25)**

1(4) Тело веретеновидное, заметно расширено в области яичника. Крупная глотка относительно ротовой присоски.

2(3) Петли матки достигают переднего края заднего семенника. На передней границе желточные фолликулы прилегают к заднему краю ротовой присоски ..... *C. achmerovi* Vainutis, Voronova, Urabe, 2021 (рис. 23, А)

3(2) Петли матки достигают переднего края переднего семенника. На передней границе желточные фолликулы достигают уровня глотки ..... *C. nemachilus* Krotov, 1959 (рис. 23, Б)

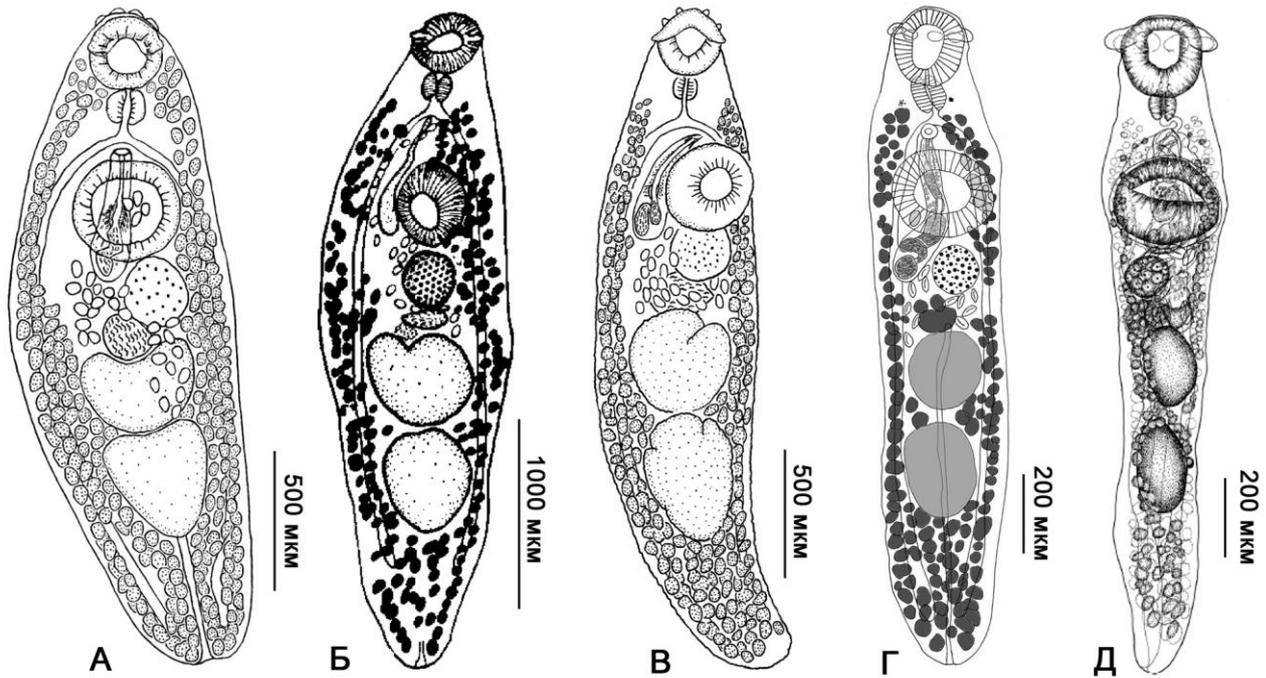
4(1) Тело удлинённое, уплощённое в дорсовентральном направлении, сужено на переднем и заднем концах тела. Глотка небольшая относительно размеров ротовой присоски.

5(6) Глотка небольшая, отношение её длины к длине ротовой присоске – 1:0.3–0.4. Половое отверстие на уровне развилка кишечника или немного впереди от него ..... *C. metoecus* Braun, 1900 (рис. 23, В)

6(5) Глотка средних размеров. Половое отверстие позади развилка кишечника.

7(8) Отношение длины глотки к длине ротовой присоске – 1:1.9–2.8. Проксимальный конец половой бурсы на уровне заднего края яичника ..... *C. oschmarini* Zhokhov & Pugacheva, 1998 (рис. 23, Г)

8(7) Отношение длины глотки к длине ротовой присоске – 1:3. Проксимальный конец половой бурсы достигает заднего края брюшной присоски или переднего края яичника ..... *C. brinkmanni* Faltýnková, Pantoja, Skírnisson et Kudlai, 2020 (рис. 23, Д)



**Рисунок 23.** Виды рода *Crepidostomum*. А – *C. achmerovi*, оригинальный рисунок; Б – *C. nemachilus*, по: (Кротов, 1959); В – *C. metoecus*, оригинальный рисунок; Г – *C. oschmarini*, по: (Petkevičiūtė et al., 2018); Д – *C. brinkmanni*, по: (Faltýnková et al., 2020).

#### 4.3. Филогенетическое древо Allocreadiidae

До сих пор нерешенными остаются вопросы происхождения семейства Allocreadiidae. Одним из первых гипотезу о происхождении и дивергенции этого семейства предложил Мантер (Manter, 1963), который в начале 1960-х годов обратил внимание на относительно высокое видовое разнообразие рода *Allocreadium* на территории Индии, откуда на тот момент было известно 12 видов и всего один вид этого рода был известен из Японии. Данное обстоятельство позволило Мантеру утверждать, что центр происхождения рода *Allocreadium* может находиться в Южной Азии, т.е. в Индии.

За последние годы накопилось большое количество новых данных о таксономическом разнообразии Allocreadiidae в различных регионах Земного шара, в том числе и на Азиатском континенте. В частности, ныне установлено, что на территории Южной и Восточной Азии аллокреадииды представлены 6-ю родами (*Acrolichanus*, *Stephanophiala*, *Bunodera*, *Hokkaidoinsula*, *Allocreadium*, *Crepidostomum*) и 81 видом, что составляет

почти треть от номинальных видов семейства *Allocreadiidae*. При этом наиболее богатый видами род *Allocreadium* в азиатском регионе представлен 73 видами: 5 видов из Бангладеша, 32 вида из Индии, 17 видов из Китая, 3 вида из Северной Кореи, 9 видов из Японии и 7 видов из Дальнего Востока России. Такая мощная дивергенция видов на территориях Южной и Восточной Азии с большой вероятностью указывает на происхождение аллокреадиид в данном регионе.

Для решения вопроса о происхождении *Allocreadiidae* в настоящем исследовании впервые все доступные молекулярные данные для видов исследуемого семейства были сведены на одном филогенетическом древе (рис. 24), которое объединило 45 валидных видов в составе 15 валидных родов. Все виды распределились по семи кладам с высокой статистической поддержкой, исключением является узел (0.63), из которого выходят роды *Allocreadium* (рис. 24, V) и *Crepidostomum* (рис. 24, VI-VII). Наиболее близкими к основанию древа расположились роды *Acrolichanus*, *Stephanophiala*, *Bunodera*, *Hokkaidoinsula* gen. nov., *Allocreadium* и *Crepidostomum sensu stricto* (рис. 7; 10; 12; 17; 20; 21), которые сформировали шесть монофилетических клад (рис. 24, I-VI), причём ближайшим к общему предку исследуемого семейства оказался род *Acrolichanus*, представленный преимущественно паразитами наиболее древних по происхождению осетровых рыб. Среди отдельных видов *Acrolichanus*, наиболее близкое положение к общему предку аллокреадиид занимает *Acrolichanus* sp. 1 из реки Амур и Амурского лимана – паразит амурского осетра *Acipenser schrenckii* и калуги *Huso dauricus*.

В настоящее время бассейн Амура является крупным рефугиумом, где на восточном побережье Азии сохранились тихоокеанские осетровые, причем по составу рыб бассейн относится к Амурской переходной биогеографической области по Черешневу (1998), границы которой примерно совпадают с бассейном Палеоамура в периоды морских регрессий. Следует отметить, что переходные биогеографические области для речных

бассейнов представляют собой особый тип областей, в которых рыбные сообщества включают таксоны рыб, вселившихся сюда из разных географических центров происхождения и имеющих разный геологический возраст возникновения. По мнению Берга (1962), бассейн Амура характеризуется смешением форм, свойственных ледовито-морской провинции с формами сино-индийского происхождения. Заметим, что южная и центральная части Амурской переходной области расположены в пределах Ханкайско-Буреинского массива (палеомикроконтинента), который с древнейших времен представлял собой устойчивое ядро, вокруг которого разрасталась континентальная кора. Обрамлявшие территорию вулканические дуги и глубоководные желоба последовательно смещались к востоку, формируя складчато-глыбовый фундамент Сихотэ-Алиня, который возник как вулканическая горная страна около 100 миллионов лет назад (Богатов и др., 1993). Уже тогда произошло заложение основных структурных зон, развивающихся в последующие геологические периоды и послужившие основой современного ландшафтного разнообразия. В осевой (ядерной) части Ханкайско-Буреинского палеомикроконтинента платформенные обстановки продолжают проявляться и до настоящего времени в виде Амурско-Зейской, Зейско-Буреинской и Ханкайской равнин (Войнова, 1980).

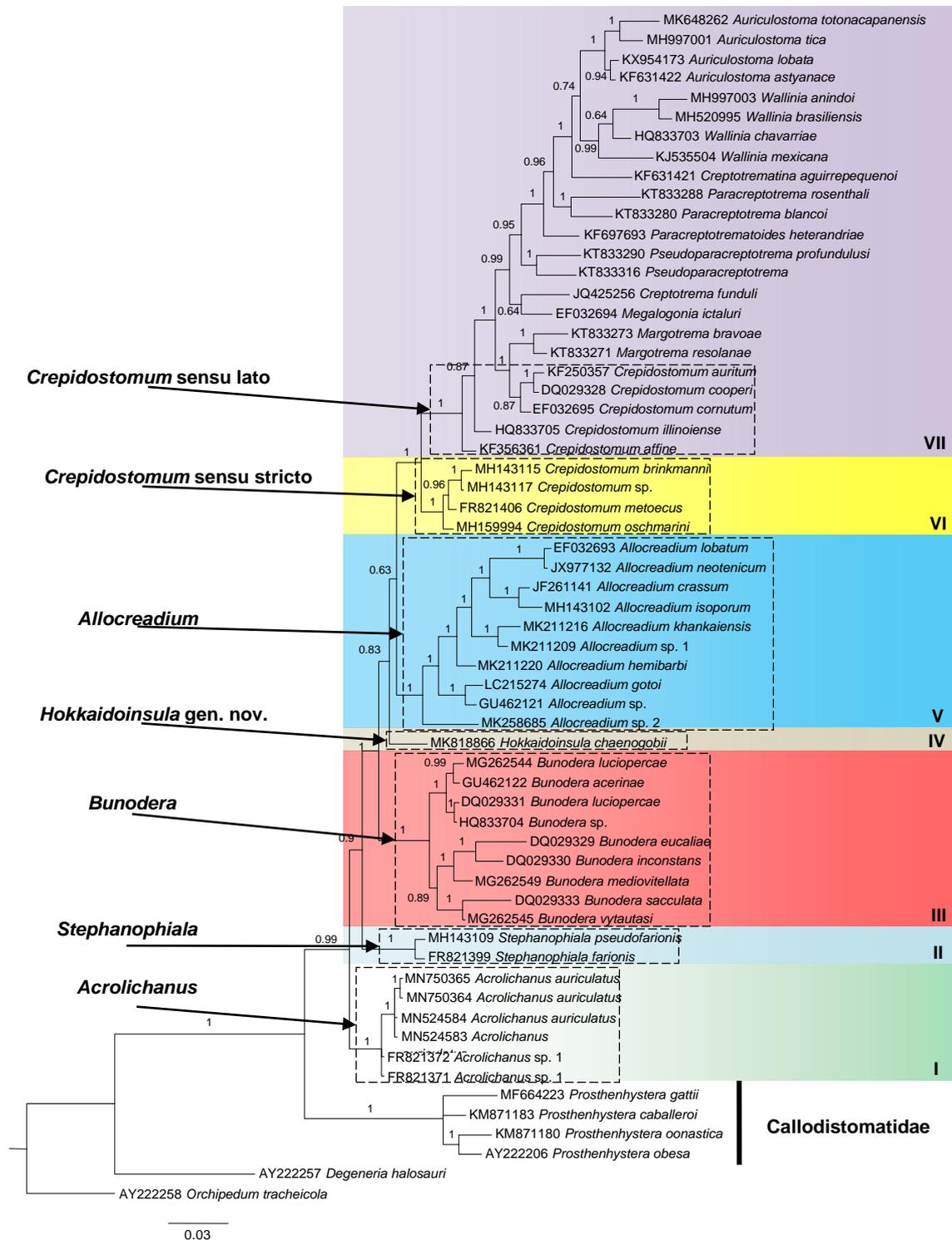
Учитывая древность происхождения осетровых рыб (Shen et al., 2020), а также геологическую историю Амурской переходной области, можно предположить, что первые виды давно вымершего рода-предшественника исследуемых трематод могли действительно иметь некое «южно-азиатское» происхождение и проникнуть в этот регион из южных районов Лавразии еще в ранний меловой период или ранее, например, в конце юрского периода параллельно с расцветом динозавров (одними из возможных окончательных хозяев древних трематод), а также насекомых и двустворчатых моллюсков – одними из промежуточных хозяев аллокреадиид. Напомним, что в меловой период происходило отделение Индии (Индостанской плиты Гондваны) от

Африки с последующим ее столкновением с южным краем Евразийской плиты лишь на эоцен-олигоцене рубеже (рис. 25). Таким образом, говорить об Индостане как одном из центров происхождения аллокреадиид пока не представляется возможным.

Данный вывод согласуется с биогеографической гипотезой Шульмана (1954), который предположил более раннюю изоляцию паразитической фауны тихоокеанских осетровых по сравнению с европейской, сибирской и восточно-американской фауной. В работе Нира с соавт. (Near et al., 2012) было показано, что среди всех лучепёрых рыб отряды осётрообразных и многопёрообразных рыб являются самыми древними – возраст их общего предка около 400 млн лет назад (девонский период). По последним данным (Shen et al., 2020), дивергенция осётрообразных рыб началась около 318 млн лет назад. Расхождение семейств *Acipenseridae* и *Polyodontidae* стартовало примерно 155.2 млн лет назад (поздний юрский период) и продолжалась весь меловой период. Из литературы известно о находках ископаемых яиц паразитов в копролитах динозавров, датируемых ранним (Barrios-de Pedro et al., 2020) или поздним (Aureliano et al., 2021) меловым периодом, на основе чего можно сделать предположение, что массовая дивергенция трематод началась примерно в тот же временной промежуток – между сеноманским (100,5 – 93,9 млн) и маастрихтским ярусами (72,1 – 66 млн) мелового периода.

Исторически сложилось так, что именно переходный характер Амурской биогеографической области обеспечил уникальные условия для сохранения как древних тихоокеанских осетровых, так и их паразитов. В условиях глобальных изменений климата, переходные биогеографические области представляли и представляют собой уникальные территории, в которые в прошлом проникали как южные, так и холодолюбивые виды рыб, и их паразиты, в то же время до таких зон не доходили ни ледники из Арктики, ни чрезмерная тропическая жара с юга, по крайней мере, в позднем Кайнозое. Кроме того, по-видимому, не случайно, что речные экосистемы,

входившие в прошлом в состав бассейна Палеоамура, как и сам Амур, и поныне являются южной границей распространения холодолюбивых



**Рисунок 24.** Филогенетические связи внутри семейства Alloeceadiidae на основе фрагмента гена 28S рРНК, построенные с помощью метода Байесовского Вывода. Числа на ветвях являются значениями апостериорных вероятностей алгоритма BI. Римскими цифрами на древе отмечены клады.

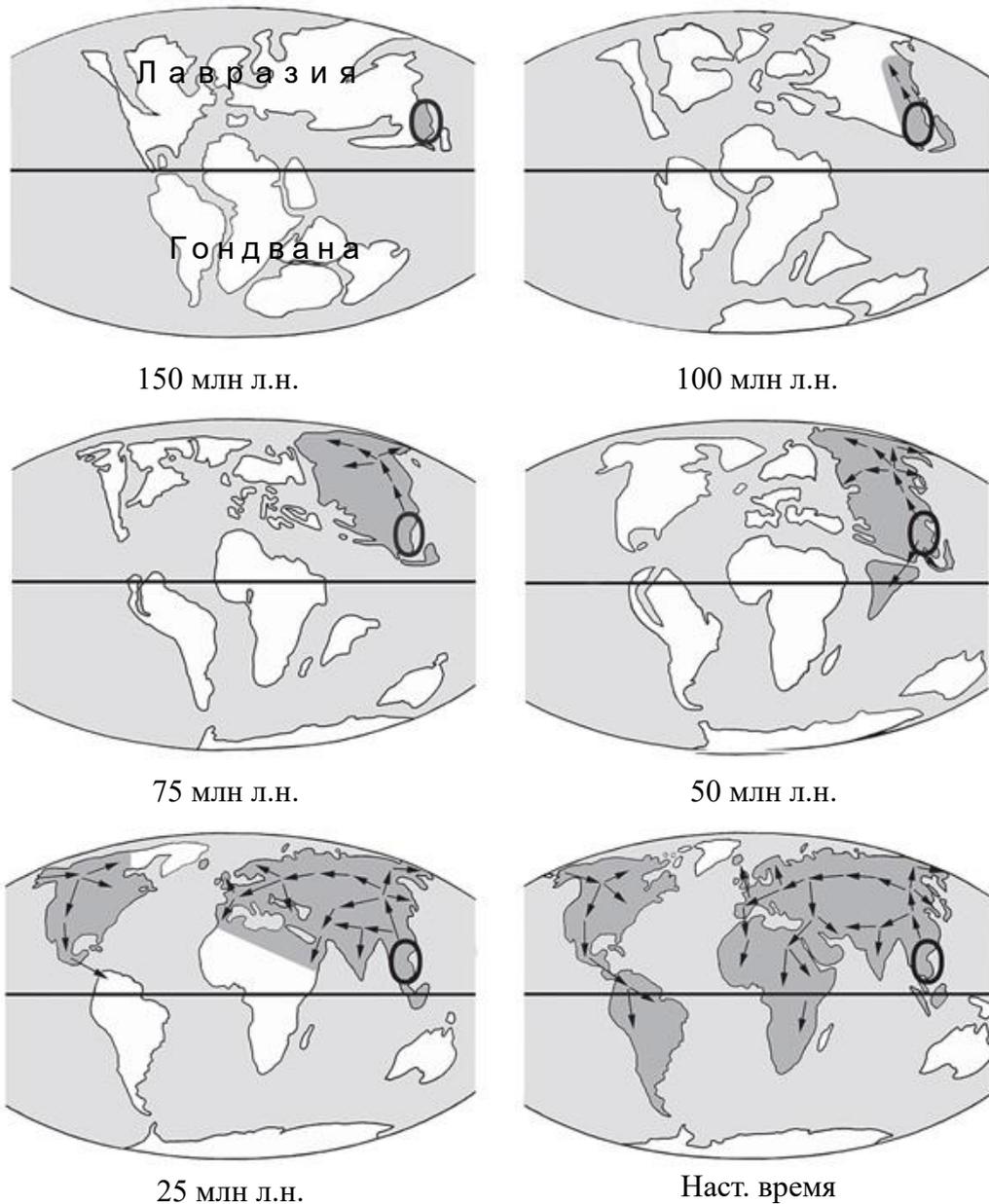
тихоокеанских лососей, обитающих только в северной части Тихого океана вдоль азиатского и североамериканского побережий (Леванидов, 1969). Важно отметить, что общий предок лососеобразных и щукообразных дивергировал около 130 млн лет назад в готеривском ярусе раннего мелового периода (Near et al., 2012). Впоследствии на территории, где позднее сформировался Палеоамур, как зоны перекрывания ареалов тихоокеанских осетровых и лососёвых рыб, по-видимому, мог произойти переход некоторых видов древних аллокреадиид из рода *Acrolichanus* (*Acrolichanus similis*) и на лососёвых рыб. Вероятно, дальнейшая дивергенция аллокреадиид в пределах Амурской переходной области могла привести к появлению паразитов рода *Stephanophiala* (рис. 24, II), паразитирующих исключительно в лососёвых рыбах и занимающих положение наиболее близкое к роду *Acrolichanus*, т.е. также являющихся одними из наиболее древних.

Следующие по степени удалённости от общего предка оказались виды рода *Bunodera*, представленные 3-ей кладой (рис. 24, III) и паразитирующие в окунёвых рыбах. Эти трематоды могли сформироваться параллельно с дивергенцией окунеобразных около 75 млн лет назад, что соответствует кампанскому ярусу позднего мелового периода. Напротив, карпообразные рыбы, окончательные хозяева видов рода *Allocreadium*, занимающих по удалённости от общего предка 5-ю кладу, появились раньше окунеобразных, около 95 млн лет назад, в сеноманском ярусе позднего мелового периода. В то же время, учитывая примерно одинаковую длину ветвей *Bunodera* и *Allocreadium* на филогенетическом древе (рис. 24, III, V) можно утверждать, что формирование первых видов обоих родов началось примерно в один временной промежуток в меловом периоде. Более того, род *Allocreadium* вероятно также мог происходить либо из района нынешнего Амура, на что указывает ближайшее положение к общему предку рода *Allocreadium* вида *Allocreadium* sp. 2 (рис. 24, V) из реки Арсеньевка (юг Приморского края, Россия), либо из районов южной Азии, на что указывает большее видовое богатство представителей рода в южно-азиатских районах, причем

наибольшее видовое богатство представителей этого рода оказалось на территории Индии, которое ныне примерно в 3.5 раза превышает таковое в бассейне Амура (32 и 9 видов соответственно). Данный феномен пока объяснить сложно из-за отсутствия молекулярных данных для южно-азиатских видов *Allocreadium*. По-видимому, в поздний меловой период могла также стартовать экспансия древними Allocreadiidae центральных и западных районов Лавразии через Забайкалье и Якутию, а впоследствии и западных районов Евразии и северной Африки (рис. 25).

По-видимому, в восточной части Амурской переходной области от общего предка с родом *Allocreadium* отделился род *Hokkaidoinsula* (рис. 24, IV). Современный ареал этого вида ограничен водоёмами о-ва Хоккайдо (Япония), где он заражает разные виды бычковых и рогатковых рыб и сахалинскую колюшку *Pungitius tymensis*. В результате интродукции *H. chaenogobii* мог быть завезён на о-в Сахалин через сахалинскую колюшку, единственный окончательный хозяин этого вида на юге Сахалина. По имеющимся на сегодняшний день сведениям, среди прочих окончательных хозяев аллокреадиид, колюшковые и рогатковые относительно близкие родственники, линия их общего предка датируется концом мелового – началом палеогенового периода (Near et al., 2012; Chen et al., 2014). Предположительно предок *H. chaenogobii* начал заражать рогатковых рыб на территории о-ва Хоккайдо на границе этих двух периодов. Собственно, колюшковые рыбы сформировались в начале палеогенового периода (Near et al., 2012; Chen et al., 2014; Varadharajan et al., 2019). Соответственно дивергенция колюшковых рыб могла происходить параллельно с заражением рогатковых рыб видом *H. chaenogobii*.

В сравнении с родом *Hokkaidoinsula*, виды *Crepidostomum* (рис. 24, VI) имеют более широкое распространение с запада Евразии до Чукотки. В частности, один из его видов, космополит *C. metoecus*, был отмечен практически во всех регионах Дальнего Востока России в различных окончательных хозяевах, что может выступать в качестве дополнительного



**Рисунок 25.** Схема распространения *Allocreadiidae* по Земному шару в разные геологические эпохи: 0 – предполагаемый центр происхождения древних *Allocreadiidae*; стрелками показаны возможные пути распространения *Allocreadiidae*, серым цветом закрашен ареал *Allocreadiidae*. По: Богатов, Вайнутис, 2022.

свидетельства о происхождении общего предка рода *Crepidostomum* в северной части Восточной Азии, откуда произошло его дальнейшее распространение в Северную Америку с последующим разделением на новые виды (рис. 24, VII).

Заметим, что наиболее удаленная от общего предка клада VII оказалась образована девятью родами, обитающими исключительно на территории Неоарктики и Неотропиков. Это роды *Margotrema*, *Creptotrema*, *Megalogonia*, *Paracreptotrema*, *Paracreptotrematoides*, *Pseudoparacreptotrema*, *Creptotrematina*, *Wallinia* и *Auriculostoma*. Также в эту кладу входят пять неарктических видов рода *Crepidostomum sensu lato*, которые заселяют реки Северной Америки. Из рисунка 24 видно (клада VII), что неотропические роды *Creptotrematina*, *Wallinia* и *Auriculostoma*, скорее всего, относятся к эволюционно самым молодым представителям Allocreadiidae. Для видов Центральноамериканского рода *Margotrema* (паразитов рыб семейства гудеевые Goodeidae Jordan & Gilbert 1883) Мартинез-Аквиньо с соавт. (Martinez-Aquino et al., 2014) указали происхождение общего предка около 6.53 млн. лет назад, что соответствует мессинскому ярусу позднего Миоцена. Также Фостер и Пиллер (Foster, Piller, 2018) показали, что разделение единого общего предка гудеевых рыб (эндемики Мексики и южных регионов США) произошло около 18.02 млн. лет назад, бурдигальский ярус раннего Миоцена. По длине ветвей (рис. 24, VII) родов *Margotrema*, *Creptotrema*, *Megalogonia* и трёх видов *Crepidostomum sensu lato* (*C. cornutum*, *C. auritum*, *C. cooperi*) можно заключить, что эти трематоды дивергировали примерно в один временной период в эпоху Миоцена. Ветвь, содержащая эти роды, выходит из единого предкового узла вместе с неарктическим видом *C. illinoiense*. Предположительно дальнейшее распространение и дивергенция *Crepidostomum sensu lato* происходили с территории Северной Америки в Центральную Америку (Мексика), где произошла его последующая диверсификация с образованием рода *Margotrema*.

Группа из пяти среднеамериканских (Мексика, Гватемала, Сальвадор, Гондурас, Коста-Рика) родов *Creptotrema*, *Megalogonia*, *Paracreptotrema*, *Paracreptotrematoides* и *Pseudoparacreptotrema* сформирована множеством ветвей на филогенетическом древе (рис. 24, VII). Эта группа находится в промежуточном положении между неарктическими видами рода

*Crepidostomum* s. l. и родами *Creptotrematina*, *Wallinia* и *Auriculostoma*. На филогенетическом древе (рис. 25, VII) видно, что неарктический вид *Creptotrema funduli* формирует сестринскую связь с видом *Megalogonia ictaluri*, вместе с которым он расположен в основе группы среднеамериканских родов. Скорее всего, в эволюционном аспекте промежуточное положение этих родов объясняется высокой изменчивостью их видов, что привело к созданию 5 разрозненных родов. Известно, по крайней мере, ещё 7 видов рода *Creptotrema*, которые, в отличие от вида *C. funduli*, распространены в Неотропиках – основные ареалы в Бразилии, Парагвае, Эквадоре и Аргентине. Также такая обширная дивергенция может обозначать в прошлом переходное состояние этой группы к формированию более молодых родов из Неотропиков, которые заняли терминальное положение в *Allocreadiidae* (рис. 24, VII).

Установленные филогенетические связи позволяют предположить, что центром происхождения, распространения и дивергенции исследуемого семейства является, по-видимому, территория восточной части Лавразии (современная территория Юго-Восточной Азии), откуда эти трематоды могли проникать через Берингию в Северную Америку и далее через Центральную Америку в Южную, а также через Якутию и Забайкалье в западную часть Палеарктики (Богатов, Вайнутис, 2022).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ВЫВОДЫ

1. Морфологическими исследованиями показано, что для межродовой и видовой дифференциации палеарктических *Allocreadiidae* необходимо учитывать комбинацию следующих ключевых признаков: форму и размер ротового отверстия и глотки; наличие или отсутствие околотротоновых сосочков и их форму; длину пищевода и положение развилка кишечника; форму и расположение половой бursy относительно брюшной присоски; положение полового отверстия; тандемное или диагональное положение семенников; протяжённость маточных петель; степень заполнения желточными фолликулами отдельных частей тела.

2. Морфологический и молекулярно-генетический анализы подтвердили валидность родов *Acrolichanus* и *Stephanophiala*, которые в прошлом рассматривались как синонимы рода *Crepidostomum*, при этом род *Acrolichanus* оказался политипическим, а не монотипическим, как считалось ранее, и в настоящий момент включает как минимум два вида-близнеца: *A. auriculatus* из рек Сибири, европейской части России и оз. Уиннебейго (США) и близкий к нему по молекулярным данным *Acrolichanus* sp. 1 из р. Амур (Россия).

3. Установлено, что комплекс видов «*Crepidostomum metoecus*» представляет собой самостоятельный род *Crepidostomum* Braun, 1900 s. str. в составе 5 видов: *C. metoecus* (типовой вид), *C. nemachilus*, *C. oschmarini*, *C. achmerovi* и *C. brinkmanni*. Генетические дистанции по фрагментам генов 28S рРНК (0%) и *cox1* мтДНК (1.65–3.67%) между отдельными выборками *C. metoecus* соответствовали внутривидовому уровню, что подтвердило его статус в качестве вида-космополита. Синонимизация *C. nemachilus* с видами *C. metoecus* и *Stephanophiala farionis* оказалась несостоятельной. Новый вид *C. achmerovi* из реки Комиссаровка по морфологическим критериям оказался близкородственным видом *C. nemachilus*.

4. На основе анализа фрагмента гена 28S рРНК из выборок из Приморья, Южного Сахалина и Японии восстановлен род *Stephanophiala* Nicoll, 1909, в состав которого вошли три вида: *S. farionis* (типовой вид), *S. pseudofarionis* (Faltýnková, Pantoja, Skírnisson, Kudlai, 2020) comb. nov. и *S. wikgreni* (Gibson,

Valtonen, 1988) comb. nov. Результаты анализа филогенетических связей родов *Bunodera* (типовой вид *B. luciopercae*) и *Allocreadium* (типовой вид *A. isoporum*) подтвердили их монофилетичность, при этом установлено, что изученные роды насчитывают по 7 и 20 валидных видов соответственно.

5. Показано, что семейство Allocreadiidae в Палеарктике насчитывает 76 номинальных видов, относящихся к 6 родам: *Acrolichanus*, *Stephanophiala*, *Bunodera*, *Hokkaidoinsula* gen. nov., *Allocreadium* и *Crepidostomum*. По молекулярно-генетическим данным подтверждена валидность только для 21 вида, в том числе для 14 видов по результатам настоящего исследования. Три вида (*Bunodera vytautasi* Atopkin, Sokolov, Shedko, Vainutis et Orlovskaya, 2018; *Allocreadium khankaiensis* Vainutis, 2020, *Crepidostomum achmerovi* Vainutis, Voronova, Urabe, 2021) и один род (*Hokkaidoinsula* gen. nov.) описаны как новые для науки.

6. На основе анализа филогенетических связей в семействе Allocreadiidae сделано предположение, что наиболее вероятным центром происхождения, распространения и дивергенции исследуемого семейства является восток Лавразии (территория современной Юго-Восточной Азии), откуда эти трематоды проникали через Берингию в Северную Америку и далее через Центральную Америку в Южную, а также через Якутию и Забайкалье в западную часть Палеарктики.

### Список литературы

1. Ахмеров А.Х. Новые виды трематод из рыб реки Амур // Гельминтология. 1960. Т. 2, вып. 3-4. С. 286–394.
2. Ахмеров А.Х. *Allocreadium maculati* nov. sp. новый вид трематоды от амурской рыбы // Труды Гельминтологической Лаборатории АН СССР. 1963. Т. 13. С. 250–252.
3. Баршене Я.В., Орловская О.М. Кариологические исследования трематод семейств Allocreadiidae, Plagiorchiidae и Gorgoderidae из Северо-Западной Чукотки // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 2. С. 121–127.
4. Баршене Я.В. Кариотипы трематод // Вильнюс: Academia. 1992. 371 с.
5. Белоус Е.В. Паразитические черви пресноводных позвоночных Приморского края: Автореф. канд. дис. М. 1953. 22 с.
6. Белоус Е.В. О видовой самостоятельности трематод *Crepidostomum ussuriensis* Layman, 1930 // В кн.: Работы по гельминтологии к 80-летию академика К. И. Скрябина / Под ред. Н. П. Шихобаловой. М.: Изд-во АН СССР. 1958. С. 69–71.
7. Беянина Н.И., Беянин П.С., Митюрева Е.В. Новое свидетельство переориентации стока р. Раздольной в плейстоцене, Южное Приморье // Тихоокеанская геология. 2009. Т. 28, вып. 2. С. 99–102.
8. Берг Л.С. Разделение территории Палеарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб // Избранные труды. М.: Изд-во АН СССР. 1962. Т. 5. С. 320–360.
9. Беспрозванных В.В. Жизненные циклы *Orientocreadium pseudobagri* Yamaguti, 1934 и *Allocreadium baueri* Spassky et Roitman, 1960 (Trematoda) от рыб оз. Ханка // Паразиты животных и растений. 1984. С. 71–78.
10. Богатов В.В., Вайнутис К.С. О происхождении семейства Allocreadiidae (Trematoda: Plagiorchiida) // Доклады Российской Академии наук. Науки о жизни. 2022. Т. 502, № 1. С. 104–108. <https://doi.org/10.31857/S268673892201005X>

11. Богатов В.В., Вышин И.Б., Жирмунский А.В., Красилов В.А., Крылов А.Г., Лебедев Б.И., Берсенев Ю.И., Жариков В.В., Костенко В.А., Крюков А.П., Макаrenchенко Е.А., Семенченко А.Ю., Старцев А.Ф., Стрюченко И.Г., Суханов В.В., Шибает Ю.В., Юдин В.Г. Система охраняемых природных территорий Приморского края // Долговременная программа охраны природы и рационального использования природных ресурсов Приморского края до 2005 года (Экологическая программа). Часть 1. Владивосток: Дальнаука. 1993. С. 12–67.

12. Быховская-Павловская И.Е. Паразитологическое исследование рыб // М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1952. 63 с.

13. Быховская-Павловская И.Е. Дигенетические сосальщики трематода. Определитель паразитов пресноводных рыб // М.-Л.: АН СССР. 1962. 596 с.

14. Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению // Л.: Наука. 1985. 123 с.

15. Быховская-Павловская И.Е., Кулакова А.П. Класс Трематоды – Trematoda Rudolphi, 1808 // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т.3. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). Л.: Наука. 1987. С. 77–198.

16. Вайнутис К.С., Атопкин Д.М., Соколов С.Г., Шедько М.Б., Орловская О.М. Разнообразие рода *Bunodera* Railliet, 1896 (Trematoda: Allocreadiidae) в северной части Восточной Европы и Северо-восточной Азии, оценённое по последовательностям 28S рДНК, с описанием *Bunodera vytautasi* sp. nov. // Международная Конференция «Современная Паразитология — Основные Тренды и Вызовы (VI Съезд Паразитологического Общества)». Г. Санкт-Петербург, 15–19 октября 2018 г.

17. Вайнутис К.С., Атопкин Д.М., Шедько М.Б. Восстановление родового статуса рода *Acrolichanus* Ward, 1917 по его морфологическому описанию и построению филогенетических связей между представителями семейства Allocreadiidae Looss, 1902 // Москва. В издании «Труды Центра паразитологии. Биоразнообразие паразитов». Том L. 2018. С. 56–57.

18. Вайнутис К.С., Воронова А.Н. Исследование гельминтофауны реки Болотная и пойменного озера близ поселка Соловей-Ключ (Надеждинский район, Приморский край) // Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук. 2021. Вып. 1. С. 94–101. [https://doi.org/10.37102/0869-7698\\_2021\\_215\\_01\\_09](https://doi.org/10.37102/0869-7698_2021_215_01_09)

19. Вайнутис К.С., Воронова А.Н., Урабэ М. Отличительные особенности трематод *Crepidostomum metoecus* Braun, 1900 и *C. nemachilus* Krotov, 1959 (Gorgoderoidea: Allocreadiidae: Crepidostomatinae) с Дальнего Востока России в соответствии с молекулярно-генетическими и морфологическими данными // Владивосток. IX Всероссийская конференция. Чтения памяти проф. В.Я. Леванидова. 22–24 марта 2021 г.

20. Войнова И.П., Зуенко В.В., Неверов Ю.Л., Попенко В.А., Семенов Д.Ф., Сухов В.И. Магматические формации активных окраин континентов (на примере юга Дальнего Востока). Ред.: Добрецов Н.Л., Парфенов Л.М. М.: Наука, 1980. 170 с.

21. Гинецинская Т.А., Добровольский А.А. Частная паразитология // Под ред. Ю. И. Полянского. М., «Высшая школа». 1978. Т. 1, 303 е. Т. 2, 292 е.

22. Гохман В.Е. Интегративная таксономия и её значение для решения проблем видовой систематики паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera) // Энтомологическое обозрение. 2018. Т. 97, вып. 4. С. 755–793. <https://doi.org/10.1134/S0367144518040123>

23. Доровских Г.Н. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Трематоды (Trematoda) // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 6. С. 551–564.

24. Ермоленко А.В. Возбудители инвазионных заболеваний пресноводных рыб Приморского края // Владивосток. 1990.

25. Ермоленко А.В. Паразиты рыб пресноводных водоемов континентальной части бассейна Японского моря // Владивосток, ДВО РАН, 1992. С. 158–184.

26. Жохов А.Е. Структура сообществ трематод в популяциях моллюска *Pisidium amnicum* // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 5. С. 426–434.
27. Жохов А.Е. Церкария рода *Allocreadium* (Trematoda, Allocreadiidae) из моллюсков Рыбинского водохранилища: морфология и экология // Зоологический журнал. 1996. Т. 75, вып. 1. С. 21–27.
28. Жохов А.Е. Список паразитических Protozoa и Metazoa обыкновенного ерша (*Gymnocephalus cernuus*) // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2010. Т. 3, вып. 1. С. 57–81.
29. Иешко Е.П., Малахова Р.П., Голицына Н.Б. Экологические особенности фауны паразитов рыб озер системы р. Каменной. Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера // Петрозаводск. 1982. С. 5–25.
30. Извекова Г.И., Тютин А.В. Активность пищеварительных ферментов и распределение трематоды *Bunodera luciopercae* (Müller) в кишечнике молоди окуня при заражении плероцеркоидами *Triaenophorus nodulosus* (Pallas) // Биология внутренних вод. 2014. Т. 2. С. 76–81.  
<https://doi.org/10.7868/S0320965214010070>
31. Коваль В.П. Дигенетические трематоды рыб Днепра // Кандидатская диссертация. 1952.
32. Коваль В.П. Материали до вивчення сезонної динаміки дигенетичних трематод риб р. Дніпра // Тр. Біолого-грунтознавчого факультету. 1955. Вып. 10. [Київський державн. ун-т].
33. Коваль В.П. Семейство Allocreadiidae Stossich, 1903 // В кн.: Скрыбин К.И. (ред.) Трематоды животных и человека. Основы трематодологии, Т. XXII. Наука, Москва. 1966. С. 185–305.
34. Коваль В.П. К вопросу о самостоятельности вида *Allocreadium baueri* Spassky et Rojzman, 1960 (Trematoda) // Вестник зоологии. 1972. Вып. 5. С. 56–61.
35. Комарова М.А. К познанию жизненного цикла *Bunodera luciopercae* Mull. (Trematodes, Digenea) // Доклады АН СССР. 1941. Т. 31, вып. 2. С. 184–185.

36. Костицына Н.В., Калачёв А.А. Многоклеточные паразиты ерша и окуня из двух водотоков пермского края с различной антропогенной нагрузкой // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2014. Т. 16, вып. 5-1. С. 569–574.

37. Кротов А.И. (1959) Два новых вида паразитических червей позвоночных о. Сахалина // Acta veterinaria Acad. Sci. Hungaricae. Т. 9, вып. 1. С. 7–12.

38. Леванидов В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Известия ТИНРО. 1969. Т. 67. 243 с.

39. Ляйман Э.М. Паразитические черви рыб залива Петра Великого // Изв. Тихоокеанской промышленной станции. Владивосток. 1930. Т. 3, Вып. 6. 120 с.

40. Митенев В.К., Шульман Б.С. Паразитофауна налима *Lota lota* L. водоёмов Кольского региона // Паразитология. 2006. Т. 40, вып. 3. С. 290–298.

41. Молодожникова Н.М., Жохов А.Е. Таксономическое разнообразие паразитов рыбообразных и рыб бассейна Волги. III. Аспидогастры (*Aspidogastrea*) и трематоды (*Trematoda*) // Паразитология. 2007. Т. 41, вып. 1. С. 28–54.

42. Павлюткин Б.И., Боровский А.Д. Причины и время перестройки системы реки раздольной (Южное Приморье) // Прибрежная зона дальневосточных морей в плейстоцене. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1988. С. 72–76.

43. Пигулевский С.В. Паразитические черви рыб бассейна Днепра // Ежегодник Зоологического Музея АН СССР. 1931 Т. 22, вып. 4. С. 425–452.

44. Поспехов В.В., Атрашкевич Г.И., Орловская О.М. Паразитические черви проходных лососёвых рыб Северного Охотоморья // Магадан: Кордис. 2014. 128 с.

45. Пронин Н.М., Селгеби Д.Х., Литвинов А.Г., Пронина С.В. Сравнительная экология и паразитофауна экзотических вселенцев в Великие озера мира: ротана-головешки (*Perccottus glehni*) в оз. Байкал и ерша

(*Gymnocephalus cernuus*) в оз. Верхнее // Сиб. экол. журн. 1998. Т. 5, вып. 5. С. 397–406.

46. Ройтман В.А. Новые виды трематод рыб бассейна Амура. // Гельминты домашних и диких животных Дальнего Востока // Труды ГЕЛАН СССР. 1963 а. Т. 13. С. 303–312.

47. Ройтман В.А. Гельминтофауна рыб р. Зеи и её эколого-географическая характеристика // Дисс. к.б.н. М. 1963 б. 722 с.

48. Ройтман В.А., Соколов С.Г. Таксономический анализ *Bunodera luciopercae* (O. F. Müller, 1776) в палеарктической части ареала // Взаимоотношения паразита и хозяина. М.: ИНПА РАН. 1999. С. 73–87 .

49. Скворцов А.А. К анатомии трематоды *Acrolichanus* (?) *auriculatus* (Wedl, 1857) из стерлядей волжского бассейна // Москва. 1927. С. 276–286.

50. Скрябин К.И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М: Изд-во МГУ. 1928. 45 с.

51. Скрябин К.И. Семейство Walliniidae Skrjabin et Koval, 1966 // В кн.: Скрябин К.И. (ред.) Трематоды животных и человека. Основы трематодологии, Т. XXV. М: Наука. 1974. С. 6–26.

52. Скрябин К.И., Коваль В.П. Подотряд Allocreadiata Skrjabin, Petrow et Koval, 1958. Часть II. Надсемейство Leroscreadioidea Cable, 1956 // В кн. К.И. Скрябина. «Трематоды животных и человека», Т. XVIII. 1960. С. 145–376.

53. Скрябин К.И., Коваль В.П. Семейство Bunoderidae Nicoll, 1914 // В кн.: Скрябин К.И. (ред.) Трематоды животных и человека. Основы трематодологии, Т. XXII. Наука: М. 1966. С. 311–456.

54. Скрябин К.И, Петров А.М. Коваль В.П. Подотряд Allocreadiata Skrjabin, Petrow et Koval, 1958. Часть I. Надсемейство Oprescoeloidea Cable, 1956 // В кн. К.И. Скрябина «Трематоды животных и человека», Т. XV. 1958. С. 714–812.

55. Скрябина Е.С. Гельминты осетровых рыб (Acipenseridae Bonaparte, 1831) // Наука, Москва, СССР. 1974. 168 с.

56. Соколов С.Г., Цейтлин Д.Г., Афанасьев К.И., Малинина Т.В., Рубцова Г.А. Сравнительное изучение двух симпатрических подвигов трематод *Bunodera luciopercae luciopercae* (Müller, 1776) и *B. l. acerinae* Roitman et Sokolov, 1999 (Trematoda: Bunoderidae) // Зоология беспозвоночных. Т. 3, вып. 2. 2006. С. 209–223.

57. Соколов С.Г. Паразиты колюшковых рыб (Gasterosteidae) бассейна р. Утхолок (Северо-Западная Камчатка) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2010. Т. 3. С. 56–66.

58. Соколов С.Г., Шедько М.Б., Протасова Е.Н., Фролов Е.В. Паразиты рыб внутренних водоемов острова Сахалин // Растительный и животный мир островов северо-западной части Тихого Океана (Материалы международного курильского и международного сахалинского проектов). Владивосток. 2012. С. 179–216.

59. Соколов С.Г., Протасова Е.Н., Черевичко А.В. Новый таксономический статус трематод *Bunodera luciopercae* s. str. и *Bunodera acerinae* stat. n. (Trematoda, Allocreadiidae) и второй промежуточный хозяин *Bunodera luciopercae* s. str. // Зоологический журнал. 2013. Т. 92, вып. 2. С. 184–193. <https://doi.org/10.7868/S0044513413020165>

60. Спасский А.А., Ройтман В.А. Фауна трематод, цестод и скребней рыб верховьев Енисея // Вопросы ихтиологии. 1960. Т. 15. С. 183–192.

61. Стрелков Ю.А. Дигенетические сосальщики рыб бассейна Амура // В кн.: Паразитол. сб. Л. 1971. Т. 25. С. 120–139.

62. Тютин А.В. Сезонная динамика зараженности окуневых рыб трематодой *Bunodera luciopercae* в условиях Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. 1996. Т. 1. С. 73–78.

63. Тютин А.В. Пространственная структура имагинальной гемипопуляции *Bunodera luciopercae* (Trematoda: Bunoderidae) в Рыбинском водохранилище // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 2. С. 157–164.

64. Тютин А.В. Сезонные изменения локализации марит *Bunodera luciopercae* у трёх видов рыб семейства окунёвых // Паразитология. 2001 а. Вып. 6. С. 540–544.

65. Тютин А.В. К изучению плодовитости марит *Bunodera luciopercae* (Trematoda Bunoderidae) // Паразитология. 2001 б. Вып. 5. С. 436–442.

66. Куперман Б.И., Тютин А.В., Гузьев И.А. Ракообразные как вторые промежуточные хозяева *Bunodera luciopercae* (Trematoda: Bunoderidae) в эксперименте и в природе // Биология внутренних вод. 1997. Вып. 1. С. 65–71.

67. Цимбалюк А.К., Ройтман В.А. Трематода *Bunodera mediovitellata* (Bunoderidae) из колюшки, Командорские острова // Труды Гельминтологической лаборатории Академии Наук СССР. 1966. Т. 17. С. 290–296.

68. Черешнев И.А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России // Владивосток: Дальнаука. 1998. 131с.

69. Шедько М.Б. К биологии и распространению *Crepidostomum chaenogobii* (Digenea: Allocreadidae) // Паразиты рыб: современные аспекты изучения: материалы конференции, посв. памяти д.б.н. Б.И. Купермана. Борок. 2003. С. 58–59.

70. Шульман С.С. Обзор фауны паразитов рыб СССР // Труды Ленинградского общества натуралистов. 1954. Т. 72. С. 190–254.

71. Álvarez I., Wendel J.F. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference // Molecular phylogenetics and evolution. 2003. Vol. 29, № 3. P. 417 – 434.

72. Anderson G.A., Schell S.C., Pratt I. The Life Cycle of *Bunoderella metterii* (Allocreadiidae: Bunoderinae), a Trematode Parasite of *Ascapbus truei* // J. Parasitol. 1965. Vol. 51, № 4. P. 579 – 582.

73. Akaike H. A new look at the statistical model identification // IEEE Trans Autom Control. 1974. Vol. 19, № 6. P. 716 – 723.  
<https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>

74. Alves Dias K.G., Pérez-Ponce de León G., de Almeida Camargo A., Müller M.I., da Silva R.J., Kozłowski de Azevedo R. & Abdallah V.D. A new species of

*Creptotrematina* (Trematoda: Allocreadiidae) from characid fishes of Brazil: morphological and molecular data // Journal of Helminthology. 2020. Vol. 94, E163. P. 1 – 9. <https://doi.org/10.1017/S0022149X20000474>

75. Amin O.M., Myer, D.G. *Paracreptotrematina limi* gen. et sp. nov. (Digenea: Allocreadiidae) from the mudminnow, *Umbra limi* // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1982. Vol. 49, № 2. P. 185-188.

76. Atopkin D.M., Shedko M.B. Genetic characterization of far eastern species of the genus *Crepidostomum* (Trematoda: Allocreadiidae) by means of 28S ribosomal DNA sequences // Adv. Biosci. Biotechnol. 2014. Vol. 5, № 3. P. 209-215. <https://doi.org/10.4236/abb.2014.53027>

77. Atopkin D.M., Sokolov S.G., Shedko M.B., Vainutis K.S., Orlovskaya O.M. Diversity of the genus *Bunodera* Railliet, 1896 (Trematoda: Allocreadiidae) in the northern part of Eastern Europe and North-eastern Asia, estimated from 28S rDNA sequences, with a description of *Bunodera vytautasi* sp. nov. // Parasitology Research. 2018. Vol. 117, № 6. P. 1765-1772. <https://doi.org/10.1007/s00436-018-5858-y>

78. Atopkin D.M., Sokolov S.G., Vainutis K.S., Voropaeva E.L., Shedko M.B., Choudhury A. Amended diagnosis, validity and relationships of the genus *Acrolichanus* Ward, 1917 (Digenea: Allocreadiidae) based on the 28S rRNA gene, and observations on its lineage diversity // Systematic Parasitology. 2020. Vol. 97. P. 143–156. <https://doi.org/10.1007/s11230-020-09901-z>

79. Aureliano T., Nascimento C.S.I., Fernandes M.A., Ricardi-Branco F., Ghilardi A.M. Blood parasites and acute osteomyelitis in a non-avian dinosaur (Sauropoda, Titanosauria) from the Upper Cretaceous Adamantina Formation, Bauru Basin, Southeast Brazil // Cretaceous Research. 2021. Vol. 118, № 104672. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104672>

80. Awachie J.B.E. On the bionomics of *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900) and *Crepidostomum farionis* (Müller, 1784) (Trematoda: Allocreadiidae) // Parasitology. 1968. Vol. 55. P. 307–324.

81. Ayer C.G., Katahira H. *Crepidostomum* spp. (Trematoda: Allocreadiidae) from Sakhalin sticklebacks *Pungitius tymensis* (Gasterosteiformes: Gasterosteidae) in

Eastern Hokkaido, Japan: a new host record of *C. chaenogobii* // *Biogeography*. 2015. Vol. 17. P. 21–28.

82. Bakhoun A.J.S., Miquel J., Ndiaye P.I., Justine J.L., Falchi A., Bâ C.T., Marchand B., Quilichini Y. Advances in Spermatological Characters in the Digenea: Review and Proposal of Spermatozoa Models and Their Phylogenetic Importance // *Adv Parasitol*. 2017. Vol. 98. P. 111–165. <https://doi.org/10.1016/bs.apar.2017.04.001>

83. Barker S.C., Blair D., Garrett A.R., Cribb T.H. Utility of the D1 domain of nuclear 28S rRNA for phylogenetic inference in the Digenea // *Systematic Parasitology*. 1993. Vol. 26. P. 181–188. <https://doi.org/10.1007/BF00009725>

84. Barrios-de Pedro, S., Osuna, A., Buscalioni, Á.D. Helminth eggs from early cretaceous faeces // *Scientific Reports*. 2020. Vol. 10, № 18747. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-75757-4>

85. Besprozvannykh V.V., Ermolenko A.V., Atopkin D.M. The life cycle of *Asymphylogora perccotti* sp. n. (Trematoda: Lissorchiidae) in the Russian Southern Far East // *Parasitology international*. 2012. Vol. 61, № 2. P. 235–241. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2011.10.001>

86. Bilquees F.M. Marine fish trematodes of West Pakistan. Part IV. Description of three new genera and species // *Pakistan Journal of scientific and industrial research*. 1971. Vol. 14. P. 254–257.

87. Bilquees F.M. Marine fish trematodes of West Pakistan. Part XII. A new genus, *Paradiplobulbus*, including two species, *P. isorchis* and *P. heterorchis* // *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. 1972. Vol. 39, № 2. P. 249–252.

88. Blanchard R. Notices helminthologiques (2-me ser.) // *Mem. Soc. Zool. France*. 1891. Vol. 4. P. 420–489.

89. Bowles J., McManus D.P. Rapid discrimination of *Echinococcus* species and strains using a PCR-based method // *Molecular and Biochemical Parasitology*. 1993. Vol. 57, № 2. P. 231–239. [https://doi.org/10.1016/0166-6851\(93\)90199-8](https://doi.org/10.1016/0166-6851(93)90199-8)

90. Braun D.M. Beytrag zur Geschichte der Eingeweidewiirmer // *Schrift. Berl. Gesellsch. naturf. Freunde*. 1788. Vol. 8, № 4. P. 236–238.

91. Braun M. Trematoden der Chiroptera // Annalen des Kaiserlichen Königlichen Naturhistorischen Hofmuseums, Wien. 1900a. Vol. 15. P. 217–236.

92. Braun M. Einige bemerkungen über die Fascioliden der Chiroptera // Zoologischen Anzeiger. 1900b. Vol. 23. P. 387–391.

93. Bray R.A., Cribb T.H. A review of the family Enenteridae Yamaguti, 1958 (Digenea), with descriptions of species from Australian waters, including *Koseiria huxleyi* n. sp. // Systematic Parasitology. 2001. Vol. 48, № 1. P. 1–29.

94. Bray R.A., Cribb T.H. Reorganisation of the superfamily Lepocreadioidea Odhner, 1905 based on an inferred molecular phylogeny // Systematic Parasitology. 2012. Vol. 83. P. 169–177. <https://doi.org/10.1007/s11230-012-9386-3>

95. Bray R.A., Foster G.N., Waeschenbach A., Littlewood D.T.J. The discovery of progenetic *Allocreadium neotenicum* Peters, 1957 (Digenea: Allocreadiidae) in water beetles (Coleoptera: Dytiscidae) in Great Britain // Zootaxa. 2012. Vol. 3577, № 1. P. 58–70. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3577.1.3>

96. Britt H.G. Chromosomes of digenetic trematodes // The American Naturalist. 1947. Vol. 81, № 799. P. 276–296.

97. Brooks D.R. Five Species of Platyhelminths from *Bufo marinus* L. (Anura: Bufonidae) in Colombia with Descriptions of *Creptotrema lynchi* sp. n. (Digenea: Allocreadiidae) and *Glypthelmins robustus* sp. n. (Digenea: Macroderoididae) // Journal of Parasitology. 1976. Vol. 62, № 3. P. 429–433. <https://doi.org/10.2307/3279153>

98. Brooks D.R. New distribution records for *Bunodera eucaliae* and *B. inconstans* n. comb. (Digenea: Allocreadiidae: Bunoderinae) with discussion of their phylogenetic relationships // Journal of Parasitology. 1992. Vol. 78, № 5. P. 779–783. <https://doi.org/10.2307/3283303>

99. Brown F.J. On *Crepidostomum farionis* O.F. Mull. (= *Stephanophiala laureata* Zeder), a distome parasite of the trout and grayling. 1. The life history // Parasitology. 1927. Vol. 19, № 1. P. 86–99. <https://doi.org/10.1017/S0031182000005552>

100. Cable R.M. *Opistholebes diodontis* n. sp., its development in the final host, the affinities of some amphistomatous trematodes from marine fishes and the allocreadioid problem // *Parasitology*. 1956. Vol. 46, № 1-2. P. 1–13. <https://doi.org/10.1017/S0031182000026305>
101. Caira J.N. *Crepidostomum opeongoensis* n. sp. (Digenea: Allocreadiidae) from *Hexagenia limbata* (Serville in Guerin) in Algonquin Park, Ontario, Canada // *Canadian Journal of Zoology*. 1985a. Vol. 63, № 8. P. 1810–1812. <https://doi.org/10.1139/z85-269>
102. Caira J.N. A revision of the North American papillose Allocreadiidae (Digenea) with independent cladistic analyses of larval and adult forms // *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*. PhD Thesis. 1985b. Vol. 11, № 3. P. 1–58.
103. Caira J.N., Scudder G.G.E. *Pseudoalocreadium alloneotenicum* (Wootton, 1957) Yamaguti, 1971 (Digenea: Allocreadiidae) from *Psychoglypha alascensis* Banks (Trichoptera: Limnephilidae) in Vancouver, British Columbia // *The Journal of Parasitology*. 1985. Vol. 71, № 4. P. 524. <https://doi.org/10.2307/3281555>
104. Caira J.N., Bogea T. Family Allocreadiidae Looss, 1902. In: Eds. Jones, A., Bray, R.A. & Gibson, D.I. (Eds) *Keys to the Trematoda*. Vol. 2. CABI Publishing and The Natural History Museum, Wallingford. 2005. P. 417–436.
105. Cannon L.R.G. The life cycles of *Bunodera sacculata* and *B. luciopercae* (Trematoda: Allocreadiidae) in Algonquin Park, Ontario // *Canadian Journal of Zoology*. 1971. Vol. 49, № 11. P. 1417–1429. <https://doi.org/10.1139/z71-210>
106. Capron A., Deblock S., Brygoo E.R. Trematodes de carneleons de Madagascar // *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar*. 1961. Vol. 30, № 1. P. 1–71.
107. Carus J.V. *Handbuch der zoologie* // Leipzig: W. Engelmann. 1863. Vol. 1-2. P. 464. [In German]
108. Catalano P.A. The Morphology and Emergence Patterns of the Cercaria of *Allocreadium pseudotritoni* Rankin 1937 (Trematoda: Allocreadiidae) // *The Ohio Journal of Science*. 1986. Vol. 86, № 3. P. 81–76.

109. Chandra S., Yadav N., Saxena A.M. Two new records of digenetic trematode genus *Allocreadium* Looss, 1900 from fresh water fishes of Lucknow, India // Current Life Sciences. 2019. Vol. 5, № 2. P. 28–34. <http://dx.doi.org/10.5281/zenodo.3262331>
110. Chen W.J., Santini F., Carnevale G., Chen J.N., Liu S.H., Lavoué S., Mayden R.L. New insights on early evolution of spiny-rayed fishes (Teleostei: Acanthomorpha) // Frontiers in Marine Science. 2014. Vol. 1. P. 53. <https://doi.org/10.3389/fmars.2014.00053>
111. Chen H., Zhang H., Chen Y., Freyhof J. A review of the *Barbatula* loaches (Teleostei: Nemacheilidae) from north-eastern China, with the description of four new species // Zootaxa. 2019. Vol. 4565, № 1. P. 1–36. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4565.1.1>
112. Choudhury A. Parasites of the lake sturgeon, *Acipenser fulvescens*: Systematics and Biogeography // PhD Dissertation, University of Manitoba Press, Manitoba. 1997. Pp. 486. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4229.8723>
113. Choudhury A., Nelson P.A. Redescription of *Crepidostomum opeongoensis* (Trematoda: Allocreadiidae) from fish hosts *Hiodon alosoides* and *Hiodon tergisus* (Osteichthyes: Hiodontidae) // Journal of Parasitology. 2000. Vol. 86, № 6. P. 1305–1312. [https://doi.org/10.1645/0022-3395\(2000\)086\[1305:ROCOCT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1645/0022-3395(2000)086[1305:ROCOCT]2.0.CO;2)
114. Choudhury A., Daverdin R.H., Brooks D.R. *Wallinia chavarriae* n. sp. (Trematoda: Macroderoididae) in *Astyanax aeneus* (Gunther, 1860) and *Bryconamericus scleroparius* (Regan, 1908) (Osteichthyes: Characidae) from the Area de Conservación Guanacaste, Costa Rica // Journal of Parasitology. 2002. Vol. 88, № 1. P. 107–112. [https://doi.org/10.1645/0022-3395\(2002\)088\[0107:WCNSTM\]2.0.CO](https://doi.org/10.1645/0022-3395(2002)088[0107:WCNSTM]2.0.CO)
115. Choudhury A., León-Règagnon V. Molecular phylogenetics and biogeography of *Bunoderia* spp. (Trematoda: Allocreadiidae), parasites of percid and gasterosteid fishes // Canadian Journal of Zoology. 2005. Vol. 83, № 12. P. 1540–1546. <https://doi.org/10.1139/z05-153>

116. Choudhury A., Pérez-Ponce de León G., Brooks D., Daverdin R. *Paracreptotrema blancoi* n. gen., n. sp. (Digenea: Plagiorchiformes: Allocreadiidae) in the Olomina, *Priapichthys annectens* (Osteichthyes: Poeciliidae), from the Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica // *Journal of Parasitology*. 2006. Vol. 92, № 3. P. 565–568. <https://doi.org/10.1645/GE-3540.1>
117. Choudhury A., Rosas-Valdez R., Johnson R.C., Hoffmann B., Pérez-Ponce de León G. The phylogenetic position of Allocreadiidae (Trematoda: Digenea) from partial sequences of the 18S and 28S ribosomal RNA genes // *Journal of Parasitology*. 2007. Vol. 93, № 1. P. 192–196. <https://doi.org/10.1645/GE-966R.1>
118. Choudhury A., García-Varela M., Pérez-Ponce de León G. Parasites of freshwater fishes and the Great American Biotic Interchange: a bridge too far? // *Journal of Helminthology*. 2017. Vol. 91, № 2. P. 174–196. <https://doi.org/10.1017/S0022149X16000407>
119. Cobbold T.S. Synopsis of the Distomidae // *J. and Proc. Linn. Soc. London, Zool.* 1860. Vol. 17, № 5. P. 1–56.
120. Coleman A.W. The significance of a coincidence between evolutionary landmarks found in mating affinity and a DNA sequence // *Protist*. 2000. Vol. 151, № 1. P. 1–9. <https://doi.org/10.1078/1434-4610-00002>
121. Coleman A., Vacquier V. Exploring the Phylogenetic Utility of ITS Sequences for Animals: A Test Case for Abalone (*Haliotis*) // *Journal of Molecular Evolution*. 2002. Vol. 54, № 2. P. 246–257. <https://doi.org/10.1007/s00239-001-0006-0>
122. Corbett M.P. Occurrence of two species of *Crepidostomum* in brown trout (*Salmo trutta* L.) from north-east Ireland with special reference to *Crepidostomum metoecus* Braun, 1900 // *Parasitology*. 1955. Vol. 45, № 1–2. P. 186–188. <https://doi.org/10.1017/S0031182000027554>
123. Cribb, T.H. et al. The Digenea. In: *Interrelationships of the Platyhelminthes* (Littlewood, D.T.J. and Bray, R.A., eds), The Systematics Association Special Volume Series 60. Taylor & Francis, London and New York. 2001. P. 168–185.

124. Cribb T.H., Bray R.A. Trematode families and genera: have we found them all? // Trends in Parasitology. 2011. Vol. 27, № 4. P. 149–154. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2010.12.008>
125. Curran S.S. Two new species of *Creptotrema* (Digenea: Allocreadiidae) from South America // Revista Mexicana de Biodiversidad. 2008. Vol. 79. P. 15S–21S.
126. Curran S.S., Tkach V.V., Overstreet R.B. A review of *Polylekithum* Arnold 1934 and its familial affinities using morphological and molecular data, with description of *Polylekithum catahoulensis* sp. nov. // Acta Parasitologica. 2006. Vol. 51, № 4. P. 238–248. <https://doi.org/10.2478/s11686-006-0037-1>
127. Curran S.S., Tkach V.V., Overstreet R.M. Phylogenetic affinities of *Auriculostoma* (Digenea: Allocreadiidae), with descriptions of two new species from Peru // Journal of Parasitology. 2011. Vol. 97, № 4. P. 661–670. <https://doi.org/10.1645/GE-2641.1>
128. Curran S.S., Pulis E.E., Hugg D.O., Brown J.P., Manuel L.C., Overstreet R.M. Phylogenetic position of *Creptotrema funduli* in the Allocreadiidae based on partial 28S rDNA sequences // Journal of Parasitology. 2012. Vol. 98, № 4. P. 873–875. <https://doi.org/10.1645/GE-3066.1>
129. Dayrat B. Towards integrative taxonomy // Biological Journal of the Linnean Society. 2005. Vol. 85, № 3. P. 407–417. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x>
130. Dawes B. The Trematoda of British Fishes. London: Bernard Quaritch, Ltd. 1947. P. 364.
131. Deolalikar R.V. Morphological Variation in *Allocreadium wallagoensis* sp. nov. (Digenea: Allocreadiidae) from *Wallago attu* (Bloch & Schneider, 1801) at Jayakwadi Dam of Aurangabad district (M.S.) // Journal of Entomology and Zoology Studies. 2017. Vol. 5, № 2. P. 1372–1374.
132. Dinulescu G. Bemerkungen über das helminthen-schmarotzertum bei den Salmoniden aus den bergflüssen Rumäniens. Neue arten von Trematoden und Nematoden // An Ins Cercet Pisc României. 1942. Vol. 1. P. 7–25.

133. Dollfus R-Ph. Sur une cercaire ophthlalmoxiphidiocerque *Cercaria isopori* A. Looss 1894 et sur la délimitation des Allocreadioidea // Ann. Parasitol. Hum. Comp. 1949. Vol. 24, № 5–6: P. 424–435. <https://doi.org/10.1051/parasite/1949245424>
134. Dollfus R-Ph. Miscellanea helminthologia maroccana. I. Quelques trematodes, cestodes et acanthocephales // Archives de l'Institute Pasteur du Maroc. 1951. Vol. 4. P. 104–229.
135. Dujardin F. Histoire naturelle des helminthes ou vers intestinaux // Paris: Librairie Encyclopédique de Roret. 1845. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.10123>
136. Faltýnková A., Pantoja C., Skírnisson K., Kudlai O. Unexpected diversity in northern Europe: trematodes from salmonid fishes in Iceland with two new species of *Crepidostomum* Braun, 1900 // Parasitology Research. 2020. Vol. 119. P. 2439–2462. <https://doi.org/10.1007/s00436-020-06724-1>
137. Faust E.C. Studies on American Stephanophialinae // Transactions of the American Microscopical Society. 1918. Vol. 37, № 3. P. 183–198. <https://doi.org/10.2307/3221744>
138. Feng W., Wang W.J. New digenetic trematodes of fishes from Wuling Mountains area. In Invertebrates of Wuling Mountains area, southwestern China // D.X. Song (ed.) Science Press, Beijing, P.R. China. 1997. P. 224–225.
139. Fischthal J.H., Kuntz R.E. Digenetic trematodes of amphibians and reptiles from Fiji, New Hebrides and British Solomon Islands // Proceedings of the Helminthological Society of Washington. 1967. Vol. 34, № 2. P. 244–251.
140. Foster K.L., Piller K.R. Disentangling the drivers of diversification in an imperiled group of freshwater fishes (Cyprinodontiformes: Goodeidae) // BMC Evolutionary Biology. 2018. Vol. 18. P. 116. <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1220-3>
141. Franceschini L., Aguiar A., Zago A.C., de Oliveira Fadel Yamada P., Bertholdi Ebert M., da Silva R.J. Three new species of *Creptotrema* (Trematoda, Allocreadiidae) with an amended diagnosis of the genus and reassignment of

- Auriculostoma* (Allocreadiidae), based on morphological and molecular evidence // Parasite. 2021. 28, 69. <https://doi.org/10.1051/parasite/2021065>
142. de Freitas J.F.T. Novo trematodeo parasite de paixe de agua doce // Memórias do Instituto Oswaldo Cruz. 1941 a. Vol. 35, № 3: 569-570. <https://doi.org/10.1590/S0074-02761940000300006>
143. de Freitas J.F.T. Novo trematodio parasite de peixe do Rio Miranda // Rev. Bras. Biol. 1941 б. Vol. 1. P. 249–251.
144. Frölich J.A. Beschreibungen einiger neuen Eingeweidewürmer // Naturforscher (Halle). 1789. Vol. 24. P. 101–162.
145. Frölich J.A. Beytrage zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer // Naturforscher (Halle). 1791. Vol. 25. P. 52–113.
146. Gao D., Wang G.T., Xi B.W., Yao W.J., Nie P. A New Species of *Allocreadium* (Trematoda: Allocreadiidae) from Freshwater Fishes in the Danjiangkou Reservoir in China // Journal of Parasitology. 2008. Vol. 94, № 1. P. 176–180. <https://doi.org/10.1645/GE-1247.1>
147. Georgieva S., Selbach C., Faltýnková A., Soldánová M., Sures B., Skírnisson K., Kostadinova A. New cryptic species of the ‘revolutum’ group of *Echinostoma* (Digenea: Echinostomatidae) revealed by molecular and morphological data // Parasites & Vectors. 2013. Vol. 6, № 64. P. 1–12. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-6-64>
148. Gibson D.I., Bray R.A. A study and reorganization of *Plagioporus* Stafford, 1904 (Digenea: Opecoelidae) and related genera, with special reference to forms from European Atlantic waters // Journal of natural history. 1982. Vol. 16, № 4. P. 529–559. <https://doi.org/10.1080/00222938200770431>
149. Gibson D.I., Valtonen E.T. A new species of *Crepidostomum* (Allocreadiidae: Digenea) from North-eastern Finland, with comments of its possible origin // Systematic Parasitology. 1988. Vol. 12. P. 31–40. <https://doi.org/10.1007/BF00182026>
150. Gibson D.I., Jones A., Bray R.A. (Eds.) Keys to the Trematoda. Vol. 1 // Wallingford: CAB International. .2002. Pp. 521.

151. Glenn C.L. Seasonal parasitic infections in mooneye, *Hiodon tergisus* (LeSueur), from the Assiniboine River // Canadian Journal of Zoology. 1980. Vol. 58, № 2. P. 252–257. <https://doi.org/10.1139/z80-030>
152. Gmelin J.F. C. Linne, Systema naturae. Lipsiae :impensis Georg. Emanuel. Beer. Ed. 13., aucta, reformata. 1790. Vol. 1, pt. 6. P. 3021–3910. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.36932>
153. González M.T., Henríquez V., López Z. Variations in the fecundity and body size of digenean (Opecoelidae) species parasitizing fishes from northern Chile // Revista de biología marina y oceanografía. 2013. Vol. 48, № 3. P. 421–429. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572013000300002>
154. Greiman S.E., Tkach V.V., Pulis E., Fayton T.J., Curran S.S. Large Scale Screening of Digeneans for Neorickettsia Endosymbionts Using Real-Time PCR Reveals New *Neorickettsia* Genotypes, Host Associations and Geographic Records // PLoS ONE. 2014. Vol. 9, № 6. P. e98453. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098453>
155. Gupta A.N. A new species of the trematode genus *Allocreadium* from a fresh water fish *Ophiocephalus punctatus* from India // Abstr. Nat. Acad. Sci. (Annual no. 1959). 1959. P. 86.
156. Hasegawa T., Ozaki Y. [On a new trematode parasitic in *Misgurnus anguillicaudatus*.] // Dobutsugaku Zasshi. 1926. Vol. 38. P. 225–228. (In Japanese)
157. Headley S.A., Scorpio D.G., Vidotto O., Dumler J.S. *Neorickettsia helminthoeca* and salmon poisoning disease: a review // The Veterinary Journal. 2011. Vol. 187, № 2. P. 165–173. <https://doi.org/10.1016/j.tvjl.2009.11.019>
158. Hernández-Mena D.I., Lynggaard C., Mendoza-Garfias B., Pérez-Ponce de León G. A new species of *Auriculostoma* (Trematoda: Allocreadiidae) from the intestine of *Brycon guatemalensis* (Characiformes: Bryconidae) from the Usumacinta River Basin, Mexico, based on morphology and 28S rDNA sequences, with a key to species of the genus // Zootaxa. 2016. Vol. 4196, № 2. P. 261–277. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4196.2.5>

159. Hernández-Mena D.I., Pinacho-Pinacho C.D., García-Varela M., Mendoza-Garfias B., de León G.P. Description of two new species of allocreadiid trematodes (Digenea: Allocreadiidae) in middle American freshwater fishes using an integrative taxonomy approach // *Parasitology Research*. 2019. Vol. 118, № 2. P. 421–432. <https://doi.org/10.1007/s00436-018-6160-8>
160. Hershkovitz M.A., Lewis L.A. Deep-level diagnostic value of the rDNA-ITS region // *Molecular Biology and Evolution*. 1996. Vol. 13, № 9. P. 1276–1295. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025693>
161. Hoffman G.L. Parasites on North American freshwater fishes. With a foreword by Ernest H. Williams Jr. // Ithaca, NY: Comstock Publishing Associates. 2nd ed. XVII. 1999. Pp. 539.
162. Hopkins S.H. Studies on *Crepidostomum*. I. *Crepidostomum isostomum* n. sp. // *The Journal of Parasitology*. 1931 a. Vol. 17, № 3. P. 145–150. <https://doi.org/10.2307/3273069>
163. Hopkins S.H. Studies on *Crepidostomum*. II. The "*Crepidostomum laureatum*" of A. R. Cooper // *The Journal of Parasitology*. 1931 б. Vol. 18, № 2. P. 79–91. <https://doi.org/10.2307/3271966>
164. Hopkins S.H. The morphology, life histories and relationships of the papillose Allocreadiidae (Trematoda). Preliminary Report // *Zoologische Anzeiger*. 1933. Vol. 103, № 3–4. P 65–74.
165. Hopkins S.H. Studies on *Crepidostomum*. III. *Crepidostomum brevivitellum* n. sp. // *The Journal of Parasitology*. 1934. Vol. 20, № 5. P. 295–298. <https://doi.org/10.2307/3272192>
166. Hopkins S.H. The papillose Allocreadiidae. A study of their morphology, life histories, and relationships // *Illinois Biological Monographs*. 1934. Vol. 13, Is. 2. P. 1–80. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.50317>
167. Huelsenbeck J.P., Ronquist F., Nielsen R., Bollback J.P. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology // *Science*. 2001. Vol. 294, Is. 5550. P. 2310–2314. <https://doi.org/10.1126/science.1065889>

168. Jimenez-Guzman F. Trematodos digeneos de peces dulceacuicolas de Nuevo León, Mexico I. Dos nuevas especies y un registro nuevo en el caracido *Astyanax fasciatus mexicanus* (Fillippi) // Caud. Inst. Invest. Cienc. 1973. Vol. 17. P. 1–19.
169. Junio da Graça R., Mansini Carrenho Fabrin T., Seraphim Gasques L., Alves Pinto Prioli S.M., Prioli, A.J., Massato Takemoto R. Molecular markers in studies on fish parasites (Platyhelminthes): Review // Acta Scientiarum. Biological Sciences. 2016. Vol. 38, Is. 4. P. 495–500.  
<https://doi.org/10.4025/actascibiolsci.v38i4.29499>
170. Kakaji V.L. Studies on Helminth parasites of Indian fishes. Part. III. On some species of the genus *Allocreadium* Looss, 1900 // Annales de Parasitologie (Paris). 1969. Vol. 44, Is. 2, 131–146.
171. Kaw B.L. Studies of the helminth parasites of Kashmir. Part III. Description of a new allocreadid, *Crepidostomum indicum* from a freshwater fish, *Schizothorax niger*, from the Dal Lake, Kashmir // Proceedings of the Indian Academy of Science, Series Biology. 1944. Vol. 20. P. 72–77.
172. Kennedy M.J. The responses of Miracidia and cercariae of *Bunodera mediovitellata* (Trematoda: Allocreadiidae) to light and gravity // Canadian Journal of Zoology. 1974. Vol. 57. P. 603–609.
173. Khalil L.F. *Afromacroderoides lazerae* gen. et sp. nov. (Allocreadiidae: Walliniinae), a new Digenean from the African Freshwater Fish *Clarias lazera* // Journal of Helminthology. 1972. Vol. 46, Is. 4. 341–344.
174. Knudsen R., Kristoffersen R., Amundsen P.A. Parasite communities in two sympatric morphs of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in northern Norway // Canadian Journal of Zoology. 1997. Vol. 75, Is. 12. 2003–2009.  
<https://doi.org/10.1139/z97-833>
175. Kohn A. Redescription of the type-material of *Creptotrema* *Creptotrema* Travassos, Artigas & Pereira, 1928 (Digenea, Allocreadiidae) // Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro. 1984. Vol. 79, Is. 3. P. 377–379.

176. Kuhn J.A., Knudsen R., Kristoffersen R., Primicerio R., Amundsen P.A. Temporal changes and between-host variation in the intestinal parasite community of Arctic charr in a subarctic lake // *Hydrobiologia*. 2016. Vol. 783. P. 79–91. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2731-9>
177. Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets // *Molecular Biology and Evolution*. 2016. Vol. 33. P. 1870–1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
178. Lamothe-Argumedo R. Trematodos de peces. 6. *Margotrema bravoae* gen.nov. sp.nov. (Trematoda: Allocreadiidae), parasito de *Lermichthys multiradiatus* Meek // *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (Series Zoología)*. 1970. Vol. 41, Is. 1. P. 87–92.
179. Lasee B.A., Font W.F., Sutherland D.R. *Culaeatrema inconstans* gen.n., sp.n. (Digenea: Allocreadiidae) from the brook stickleback (*Culaea inconstans*) in Wisconsin and observations on parthenogenetic populations // *Canadian Journal of Zoology*. 1988. Vol. 66. P. 1328–1333. <https://doi.org/10.1139/z88-195>
180. Liang C., Ke X.-l., Pan L.-x. Four new trematodes from mammals and amphibians in Guangdong Province (Trematoda: Cathaemasiidae, Batrachotrematidae) // *Acta Zootaxonomica Sinica*. 1990. Vol. 15. P. 393–400 (In Chinese, English summary).
181. Liberman E., Voropaeva E.L. The parasitofauna of the Siberian sterlet *Acipenser ruthenus marsiglii* of the Lower Irtysh // *Regulatory Mechanisms In Biosystems*. 2018. Vol. 9, Is. 3. P. 329–334. <https://doi.org/10.15421/021848>
182. Linton E. On fish Entozoa from Yellowstone National Park // *Rep. U.S. Comiss. of Fish and Fisheries*, 1889 – 1891. 1893. P. 545–564.
183. Littlewood D.T.J., Rohde K., Bray R.A., Herniou E.A. Phylogeny of the Platyhelminthes and the evolution of parasitism // *Biological Journal of the Linnean Society*. 1999. Vol. 68, Is. 1–2. P. 257–287.
184. Littlewood D.T.J., Bray R.A., Waeschenbach A. Phylogenetic patterns of diversity in cestodes and trematodes // In: Morand, S., Krasnov, B.R., Littlewood, D.T.J. (Eds.), *Parasite Diversification: Evolutionary Ecology Meets Phylogenetics*.

- Cambridge University Press, Padstow, UK. 2015. P. 304–319.  
<https://doi.org/10.1017/CBO9781139794749.020>
185. Locke S.A., McLaughlin J.D., Dayanandan S., Marcogliese D.J. Diversity and specificity in *Diplostomum* spp. metacercariae in freshwater fishes revealed by cytochrome c oxidase I and internal transcribed spacer sequences // International Journal for Parasitology. 2010. Vol. 40. P. 333–343.
186. Locke S.A., Caffara M., Marcogliese D.J., Fioravanti M.L. A large-scale molecular survey of *Clinostomum* (Digenea, Clinostomidae) // Zoologica Scripta. 2015. Vol. 44. P. 203–217.
187. Locke S.A., Al-Nasiri F., Caffara M., Drago F., Kalbe M., Lapierre A.R., McLaughlin J.D., Nie P., Overstreet R.M., Souza G.T.R., Takemoto R.M., Marcogliese D.J. Diversity, specificity and speciation in larval Diplostomidae (Platyhelminthes: Digenea) in the eyes of freshwater fish, as revealed by DNA barcodes // International Journal for Parasitology. 2015. Vol. 45. P. 841–855.  
<https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2015.07.001>
188. Lockyer A.E., Olson P.D., Littlewood D.T.J. 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. 2003. Vol. 78. P. 155–171.  
<https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00141.x>
189. Looss A. Die Distomen unserer Fische und Frösche: Neue Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Distomenkörpers // Bibliotheca zoological. 1894. Vol. 16. Pp. 296.
190. Looss A. Weitere Beiträge zur Kenntniss der Trematoden-Fauna Aegyptens, etc. // Zool. Jahrb. Syst. 1899. Vol. 12, Is. 5-6. P. 521–784.
191. Looss A. Nachträgliche Bemerkungen zu den Namen der von mir vorgeschlagenen Distomidengattungen // Zoologischer Anzeiger. 1900. Vol. 23. P. 601–608.
192. Looss A. Über neue und bekannte Trematoden aus Seeschildkröten. Nebst Erörterungen zur Systematik un Nomenclatur // Zoologische Jahrbücher.

Abteilung für Systematik Ökologie und Geographie der Tiere. 1902. Vol. 16. P. 411–894.

193. Lu J.Y. Note on four new species of genus *Allocreadium* from freshwater fishes in Hunan Province, China (Trematoda: Allocreadiidae) // *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*. 1991. Vol. 30. P. 107–113. (In Chinese with English abstract)

194. Lu J.Y., Wu J.Y. Notes on digenetic trematodes parasitic in fishes of shallow sea in Guangdong province, China. Allocreadiidae and Monorchiiidae // *Acta Zootaxonomica Sinica*. 1996. Vol. 21. P. 1–9.

195. Lühe M. Parasitische Plattwürmer. I. Trematodes // In: Brauer, A. (Ed.), *Die Süßwasserfauna Deutschlands. Eine Exkursionfauna*. Jena. Gustav Fischer. 1909. Vol. 2, Is. 17. Pp. 217.

196. Lunaschi L.I., Sutton C.A. Sobre algunos digeneos parásitos de peces del canal Irigoyen, Isla de Talavera, Provincia de Buenos Aires // *Neotrópica*. 1995. Vol. 41. P. 99–104.

197. MacCallum G.A. Notes on the Genus *Telorchis* and Other Trematodes // *Zoopath*. 1918. Vol. 1. P. 82–97.

198. Macy R.W., Berntzen A.K. On the life cycle and in vitro culture of *Laterocreadium problematicum* gen. et sp. n. (Trematoda: Allocreadiidae) from Oregon // *Journal of Parasitology*. 1970. Vol. 56, Is. 4, Sect. 2. Pp. 445.

199. Madhavi R. Life History of *Allocreadium handiai* Pande, 1937 (Trematoda: Allocreadiidae) from the Freshwater Fish *Channa punctata* Bloch // *Zeitschrift für Parasitenkunde*. 1980. Vol. 63. P. 89–97.

200. Madhavi R., Bray R.A. Digenetic trematodes of Indian marinefishes. IV // Springer, Berlin. 2018. 693 pp. <https://doi.org/10.1007/978-94-024-1535-3>

201. Madigan J.E., Pusterla N. Ehrlichial diseases // *Vet Clin North Am Equine Pract*. 2000. Vol. 16. P. 487–499.

202. Manter H.W. Notes on the Taxonomy of Certain Digenetic Trematodes of South American Freshwater Fishes // *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. 1962. Vol. 29, Is. 2. P. 97–102.

203. Manter H.W. The Zoogeographical Affinities of Trematodes of South American Freshwater Fishes // Systematic Biology. 1963. Vol. 12, Is. 2. P. 45–70. <https://doi.org/10.2307/sysbio/12.2.45>
204. Martinez-Aquino A., Ceccarelli F.S., Pérez-Ponce de León G. Molecular phylogeny of the genus *Margotrema* (Digenea: Allocreadiidae), parasitic flatworms of goodeid freshwater fishes across central Mexico: species boundaries, host-specificity, and geographical congruence // Zoological Journal of the Linnean Society. 2013. Vol. 168. P. 1–16. <https://doi.org/10.1111/zoj.12027>
205. Martinez-Aquino A., Ceccarelli F.S., Eguiarte L.E., Vazquez-Dominguez E., Perez-Ponce de Leon G. Do the Historical Biogeography and Evolutionary History of the Digenean *Margotrema* spp. across Central Mexico Mirror Those of Their Freshwater Fish Hosts (Goodeinae)? // PLoS ONE. 2014. Vol. 9, Is. 7. P. e101700. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101700>
206. Miller M.J. *Bunoderina eucaliae* gen. et sp.nov. A new papillose Allocreadiidae from the stickleback // Canadian Journal of Research. 1936. Sect. D. Vol. 14. P. 11–14.
207. Miller M.J. Parasites of freshwater fish. III Further studies on the internal trematodes of fish in the St. Lawrence watershed // Canadian Journal of Research. 1940. Sect. D. Vol. 18. P. 423–434.
208. Miller T., Cribb T. Two new cryptogonimid genera (Digenea, Cryptogonimidae) from *Lutjanus bohar* (Perciformes, Lutjanidae): analyses of ribosomal DNA reveals wide geographic distribution and presence of cryptic species // Acta Parasitologica. 2007. Vol. 52, Is. 2. P. 104–113. <https://doi.org/10.2478/s11686-007-0019-y>
209. Montes M.M., Barneche J., Croci Y., Rodriguez Gil S., Curran S.S., Ferrari W., Casciotta J.R. & Martorelli S.R. *Prosthenhystera gattii* n. sp. (Digenea: Callodistomidae), a gallbladder parasite of *Bryconamericus ikaa* from the lower Iguazú River, described based on combined molecular and morphological evidence // Journal of helminthology. 2020. Vol. 94. P. e151. <https://doi.org/10.1017/S0022149X20000322>

210. Montes M.M., Barneche J., Croci Y., Balcazar D., Almirón A., Martorelli S., Pérez-Ponce de León G. Description of a new species of *Auriculostoma* (Digenea: Allocreadiidae) from *Characidium heirmostigmata* (Characiformes: Crenuchidae) from Argentina, using morphological and molecular data // Journal of Helminthology. 2021. Vol. 95(e19). 1–8. <https://doi.org/10.1017/S0022149X21000109>
211. Monticelli F.S. Saggio di una morfologia dei trematodi. Napoli: Stabilimento Tipografico Flli. Ferrante. 1888. Pp. 130.
212. Moravec F. A contribution to the bionomics of *Crepidostomum metoecus* (Trematoda: Allocreadiidae) // Věstník Československé Společnosti Zoologické. 1982. Vol. 46. P. 15–24.
213. Moravec F. Systematic status of *Allocreadium carparum* Odening, 1959 (Digenea) and three other related species from fishes of Czechoslovakia // Folia Parasitologica. 1984. Vol. 31. P. 215–224.
214. Moravec F. Observations on the bionomy of *Allocreadium isoporum* (Looss, 1894) (Trematoda: Allocreadiidae) // Folia Parasitologica. 1992. Vol. 39, Is. 2. P. 133–144.
215. Moravec, F. External morphological differences between *Crepidostomum farionis* and *Crepidostomum metoecus* (Trematoda: Allocreadiidae), parasites of salmonids, as revealed by SEM // Folia Parasitologica. 2002. Vol. 49, Is. 3. P. 211–217. <https://doi.org/10.14411/fp.2002.037>
216. Moravec F., Sey O. Some amphibian trematodes from Vietnam and Papua New Guinea // Věstník Československé Společnosti Zoologické. 1989. Vol. 53. P. 265–279.
217. Van Cleave H.J., Mueller J.F. Parasites of Oneida Lake fishes. II. Descriptions of new species and some general considerations, especially concerning the trematode family Heterophyidae // Roosevelt Wild Life Bulletin. 1932. Vol. 3. P. 79–137.
218. Müller O.F. Zoologica Danica prodromus, seu animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characters, nomina et synonyma imprimis popularium // Havniae. 1776. Pp. 282.

219. Müller O.F. *Zoologica Danica seu animalium Daniae et Norvegiae rariorum ac minus notorum descriptiones et historia* // Havniae. 1784 a. Vol. 1. Pp. 52.
220. Müller O.F. *Zoologica Danica seu animalium Daniae et Norvegiae rariorum ac minus notorum descriptiones et historia* // Havniae. 1784 б. Vol. 2. Pp. 56.
221. Müller B., Schmidt J., Mehlhorn H. PCR diagnosis of infections with different species of Opisthorchiidae using a rapid clean-up procedure for stool samples and specific primers // *Parasitology Research*. 2007. Vol. 100. P. 905.  
<https://doi.org/10.1007/s00436-006-0321-x>
222. Near T.J., Eytan R.I., Dornburg A., Kuhn K.L., Moore J.A., Davis M.P., Wainwright P.C., Friedman M., Smith W.L. Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012. Vol. 109, Is. 34. P. 13698–13703.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1206625109>
223. Neiland K.A. Preliminary observations on philonemiasis and crepidostomiasis in Alaskan fresh-water fish // Informational leaflet (Alaska. Dept. of Fish and Game). 1962. Vol. 16. Pp. 5.
224. Nelson P.A., Choudhury A., Dick T.A. *Crepidostomum percopsis* n. sp. (Digenea: Allocreadiidae) from the trout perch (*Percopsis omiscomaycus*) of Dauphin Lake, Canada // *The Journal of Parasitology*. 1997. Vol. 83, Is. 6. P. 1157–1160.
225. Newton P., Rolain J.M., Rasachack B., Mayxay M., Vathanatham K., Seng P., Phetsouvanh R., Thammavong T., Zahidi J., Suputtamongkol Y., Syhavong B., Raoult D. Sennetsu neorickettsiosis: a probable fish-borne cause of fever rediscovered in Laos // *Am J Trop Med Hyg*. 2009. Vol. 81. P. 190–194.
226. Nicoll W. Studies on the structure and classifications of the digenetic Trematodes // *Quart. J. Micr. Sci*. 1909. Vol. 53. P. 391–487.
227. Nybelin O. *Crepidostomum suecicum* n. sp. – ein Trematode mit ungewöhnlich morphologischer Variationsbreite // *Ark. zool*. 1932. Vol. 25, Is. 1, Pt. B, N41. P. 1–6.

228. Okino T., Ushirogawa H., Matoba K., Ohyama F. Survey of parasitic helminths in loaches imported from China // Japanese Journal of Zoo and Wildlife Medicine. 2004. Vol. 9. P. 71–78. [In Japanese with English abstract] <https://doi.org/10.5686/jjzwm.9.71>
229. Olsen O.W. Animal parasites: their life cycle and ecology // University Park Press, Baltimore. 1974. Pp. 564.
230. Olson P.D., Cribb T.H., Tkach V.V., Bray R.A., Littlewood D.T.J. Phylogeny and classification of the Digenea (Platyhelminthes: Trematoda) // International Journal for Parasitology. 2003. Vol. 33, Is. 7. P. 733–755.
231. Osborn H.L. *Bunodera cornuta* sp. nov.: A New Parasite from the Crayfish and Certain Fishes of LakeChautauqua // N. Y. Biological Bulletin. 1903. Vol. 5, Is. 2. P. 63–73.
232. Osorio-Sarabia D., Pérez-Ponce de León G., Salgado-Maldonado G. Helminths of fishes of the Lago de Pátzcuaro, Michoacán, I: Helminths of *Chirostoma estor* el “pescado blanco”. Taxonomía // Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología. 1986. Vol. 57. P. 61–92.
233. Ozaki Y. [On some new species of trematodes of freshwater fishes from Japan (Preliminary report).] // Dobutsugaku Zasshi. 1926. Vol. 38. P. 124–130. (In Japanese)
234. Padiá J.M., Miralles A., De la Riva I., Vences M. The integrative future of taxonomy // Frontiers in Zoology. 2010. Vol. 7. P. 16. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>
235. Pande B.P. XLVII. Morphology and relationships of a new Digenetic Trematode from an Indian freshwater fish, *Ophiocephalus punctatus* // Journal of Natural History. 1937. Vol. 20, Is. 118. P. 415–421.
236. Park J.T. Trematodes of fishes from Tyôsen. III. Some new trematodes of the family Allocreadiidae Stossich, 1904 and the genus *Macrolecithus* Hasegawa and Ozaki, 1926 // Keizyô Journal of Medicine. 1939. Vol. 10. P. 52–62.

237. Pérez-Ponce de León G. *Margotrema guillerminae* n.sp. (Trematoda: Macroderoidiidae) from two species of freshwater fishes in Lake Zacapu, Michoacán, México // *Journal of Parasitology*. 2001. Vol. 87, Is. 6. P. 1112–1114.
238. Pérez-Ponce de León G., Choudhury A., Rosas-Valdez R., Mejía-Madrid H. The systematic position of *Wallinia* spp. and *Margotrema* spp. (Digenea), parasites of Middle- American and Neotropical freshwater fishes, based on the 28S ribosomal RNA gene // *Systematic Parasitology*. 2007. Vol. 68. P. 49–55. <https://doi.org/10.1007/s11230-006-9081-3>
239. Pérez-Ponce de León G., Hernández-Mena D. Testing the higher-level phylogenetic classification of Digenea (Platyhelminthes, Trematoda) based on nuclear rDNA sequences before entering the age of the ‘next-generation’ Tree of Life // *Journal of Helminthology*. 2019. Vol. 93, Is. 3. P. 260–276. <https://doi.org/10.1017/S0022149X19000191>
240. Pérez-Ponce de León G., Pinacho-Pinacho C.D., Mendoza-Garfias B., Choudhury A., Garcia-Varela M. Phylogenetic analysis using the 28S rRNA gene reveals that the genus *Paracreptotrema* Choudhury, Pérez-Ponce de León, Brooks and Daverdin, 2006 (Digenea: Allocreadiidae) is not monophyletic; description of two new genera and one new species // *Journal of Parasitology*. 2016. Vol. 102, Is. 1. P. 131–142. <https://doi.org/10.1645/15-815>
241. Pérez-Ponce de León G., Razo-Mendivil U., Mendoza-Garfias B., Rubio-Godoy M., Choudhury A. A new species of *Wallinia* Pearse, 1920 (Digenea: Allocreadiidae) in *Astyanax mexicanus* (Characidae) from Mexico revealed by morphology and sequences of the 28S ribosomal RNA gene // *Folia Parasitologica*. 2015. Vol. 62, Is. 1. P. 1–6. <https://doi.org/10.1007/s00436-018-5974-8>
242. Pérez-Ponce de León G., Sereno-Uribe A., García-Varela M., Mendoza-Garfias B., Hernández-Mena D., Pinacho-Pinacho C., Choudhury A. Disentangling the evolutionary and biogeographical history of the freshwater fish trematode genus *Creptotrema* (Digenea: Allocreadiidae) using an integrative taxonomy approach: The case of *Creptotrema agonostomi* in Middle American

mountain mullets // Journal of Helminthology. 2020. Vol. 94. P. E171.  
<https://doi.org/10.1017/S0022149X2000053X>

243. Peters L.E. An Analysis of the Trematode Genus *Allocreadium* Looss with the Description of *Allocreadium neotenicum* sp. nov. from Water Beetles // The Journal of Parasitology. 1957. Vol. 43, Is. 2. P. 136–142.

244. Peters L.E., La Bonte R.P. Comparative morphology of four species of allocreadiid miracidia (Trematoda) // Journal of Parasitology. 1964. Vol. 51. P. 583–586.

245. Petkevičiūtė R., Stanevičiūtė G. Comparative karyological analysis of three members of Allocreadiidae (Digenea): taxonomic and phylogenetic implications // Parasitology Research. 2008. Vol. 103. P. 1105–1110.  
<https://doi.org/10.1007/s00436-008-1101-6>

246. Petkevičiūtė R., Stunzenas V., Stanevičiūtė G., Sokolov S.G. Comparison of the developmental stages of some European allocreadiid trematode species and a clarification of their lifecycles based on ITS2 and 28S sequences // Systematic Parasitology. 2010. Vol. 76. P. 169–178. <https://doi.org/10.1007/s11230-010-9249-8>

247. Petkevičiūtė R., Stunžėnas V., Stanevičiūtė G. Clarification of the systematic position of *Cercariaeum crassum* Wesenberg-Lund, 1934 (Digenea), based on karyological analysis and DNA sequences // Journal of Helminthology. 2012. Vol. 86, Is. 3. P. 293–301. <https://doi.org/10.1017/S0022149X11000393>

248. Petkevičiūtė R., Stunžėnas V., Zhokhov A.E., Poddubnaya L.G., Stanevičiūtė G. Diversity and phylogenetic relationships of European species of *Crepidostomum* Braun, 1900 (Trematoda: Allocreadiidae) based on rDNA, with special reference to *Crepidostomum oschmarini* Zhokhov & Pugacheva, 1998 // Parasites & Vectors. 2018. Vol. 11, Is. 1. P. 530. <https://doi.org/10.1186/s13071-018-3095-y>

249. Platta C.S., Choudhury A. Systematic position and relationships of *Paracreptotrematina limi*, based on partial sequences of 28S rRNA and cytochrome c

oxidase subunit 1 genes // *Journal of Parasitology*. 2006. Vol. 92, Is. 2. P. 411–413.

<https://doi.org/10.1645/GE-3521RN.1>

250. Pornruseetairatn S., Kino H., Shimazu T., Nawa Y., Scholz T., Ruangsittichai J., Saralamba N.T., Thaenkham U. A molecular phylogeny of Asian species of the genus *Metagonimus* (Digenea)–small intestinal flukes–based on representative Japanese populations // *Parasitology Research*. 2016. Vol. 115. P. 1123–1130.

251. Posada D. jModelTest: phylogenetic model averaging // *Mol Biol Evol*. 2008. Vol. 25, Is. 7. P. 1253–1256. <https://doi.org/10.1093/molbev/msn083>

252. Posada D., Buckley T.R. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of akaike information criterion and bayesian approaches over likelihood ratio tests // *Syst Biol*. 2004. Vol. 53, Is. 5. P. 793–808. <https://doi.org/10.1080/10635150490522304>

253. Quilichini Y., Foata J., Orsini A., Marchand B. Ultrastructural study of spermiogenesis and the spermatozoon of *Crepidostomum metoecus* (Digenea: Allocreadiidae), a parasite of *Salmo trutta* (Pisces: Teleostei) // *Journal of Parasitology*. 2007. Vol. 93. P. 458–468. <https://doi.org/10.1645/GE-1045R.1>

254. Rahkonen R., Valtonen T. The ecology of *Crepidostomum* species (Allocreadiidae: Digenea) in the Salmonoids of Lake Yli-Kitka in North-Eastern Finland // *Folia Parasitologica*. 1989. Vol. 36. P. 13–24.

255. Railliet A. Quelques rectifications a la nomenclature des parasites // *Rec. med. vet.* 1896. P. 1–6.

256. Ramanjaneyulu J.V., Madhavi R. Cytological investigations on two species of allocreadiid trematodes with special references to the occurrence of triploidy and parthenogenesis in *Allocreadium fasciatus* // *International Journal for Parasitology*. 1984. Vol. 14. P. 309–316. [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(84\)90082-1](https://doi.org/10.1016/0020-7519(84)90082-1)

257. Rankin J.S. New helminths from North Carolina salamanders // *Journal of Parasitology*. 1937. Vol. 23. P. 29–42.

258. Razo-Mendivil U., Mendoza-Garfias B., Pérez-Ponce de León G., Rubio-Godoy M. A new species of *Auriculostoma* (Digenea: Allocreadiidae) in the Mexican tetra *Astyanax mexicanus* (Actinopterygii, Characidae) from Central Veracruz, Mexico, described using morphological and molecular data // *Journal of Parasitology*. 2014 a. Vol. 100. P. 331–337. <https://doi.org/10.1645/13-352.1>
259. Razo-Mendivil U., Pérez-Ponce de León G., Rubio-Godoy M. Testing the systematic position and relationships of *Paracreptotrema heterandriae* within the Allocreadiidae through partial 28s rRNA sequences // *Journal of Parasitology*. 2014 б. Vol. 100. P. 537–541. <https://doi.org/10.1645/13-421.1>
260. Rikihisa Y. The tribe Ehrlichia and ehrlichial diseases // *Clin Microbiol Rev*. 1991. Vol. 4. P. 286–308.
261. Rizvi A.N., Burseey C.R., Bhutia P.T. Three new species of Digenea (Batrachotrematidae) in *Nanorana minica* (Anura: Dicroglossidae) from Uttarakhand, India // *Acta Parasitologica*. 2012. Vol. 57, Is. 2. P. 154–159. <https://doi.org/10.2478/s11686-012-0023-8>
262. Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // *Bioinformatics*. 2003. Vol. 19, Is. 12. P. 1572–1574. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>
263. Rudolphi C.A. Fortsetzung der Beobachtungen über die Eingeweide Wurmer // *Arch, fur Zool. y. Zoot*. 1802. Vol. 3, Is. 1. P. 61–125.
264. Rudolphi C.A. Entozoorum sive vermium intestinalium historia naturalis. Vol. II, Part I // Amstelaedami. 1809.
265. Rudolphi C.A. Entozoorum Synopsis, cui Accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi // Augusti Rücker, Berlin, Germany. 1819. Pp. 811.
266. Saoud M.F.A., Abdel-Hamid M.E., Ibrahim A.M. On *Allocreadium sudanensis* sp.nov. (Trematoda: Digenea) from a freshwater fish in the Sudan // *Journal of Helminthology*. 1974. Vol. 48. P. 67–72.
267. Sarwat M.S. Studies on Trematode Parasites of Freshwater Fishes of Paithan Region // Dissertation. Dr. Babasaheb Ambedkar Marathwada University, Aurangabad. 2009.

268. Schell S.C. *Bunoderella metterii* gen. and sp. n. (Trematoda: Allocreadiidae) and other trematode parasites of *Ascapbus truei*. Stejneger // Journal of Parasitology. 1964. Vol. 50. P. 652–655.
269. Schell S.C. Two New Genera and Three New Species of Allocreadiid Trematodes (Digenea: Allocreadiidae) From Freshwater Fishes // Journal of Parasitology. 1974. Vol. 60, Is. 2. P. 243–246.
270. Schlick-Steiner B.C., Steiner F.M., Seifert B., Stauffer C., Christian E., Crozier R.H. Integrative Taxonomy: A Multisource Approach to Exploring Biodiversity // Annual Review of Entomology. 2010. Vol. 55. P. 421–438. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085432>
271. Scholz T., Aquirre-Macedo M.L., Choudhury A. *Auriculostoma astyanace* n. gen., n. sp. (Digenea: Allocreadiidae), from the banded Astyanax, *Astyanax fasciatus* (Characiformes: Characidae), from Nicaragua, with a reevaluation of Neotropical *Crepidostomum* spp. // Journal of Parasitology. 2004. Vol. 90, Is. 5. P. 1128–1132. <https://doi.org/10.1645/GE-3275>
272. Schrank F.P. Verzeichniss der bisher hinlänglich bekannten Eingeweidewürmer, nebst einer Abhandlung über ihre Anverwandschaften // Johann Baptist Strobl, München. 1788. Pp.116.
273. Shen Y., Yang N., Liu Z., Chen Q., Li Y. Phylogenetic perspective on the relationships and evolutionary history of the Acipenseriformes // Genomics. 2020. Vol. 112, Is. 5. P. 3511–3517. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2020.02.017>
274. Shimazu T. Some digenetic trematodes of freshwater fishes from eastern Hokkaido, Japan // Journal of Nagano-ken Junior College. 1981. Vol. 36. P. 13–26.
275. Shimazu T. Trematodes of the genus *Allocreadium* (Allocreadiidae) from freshwater fishes of Japan // Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, Series A (Zoology). 1988. Vol. 14. P. 1–21.
276. Shimazu T. Trematodes of the genus *Crepidostomum* (Digenea: Allocreadiidae: Crepidostominae) from freshwater fishes of Japan // Journal of Nagano Prefectural College. 1990 a. Vol. 45. P. 1–14.

277. Shimazu T. Trematodes of the genus *Urorchis* (Digenea: Opecoelidae: Urorchinae) from freshwater fishes of Japan // Japanese Journal of Parasitology. 1990 6. Vol. 39. P. 204–212.
278. Shimazu T. A new species of the genus *Allocreadium* (Digenea: Allocreadiidae) from a freshwater fish of Hokkaido, Japan // Japanese Journal of Parasitology. 1992. Vol. 41. P. 213–215.
279. Shimazu T. Two new species of the genus *Allocreadium* (Digenea, Allocreadiidae) from a freshwater fish in Nagano, central Japan // Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, Series A (Zoology). 2003. Vol. 29. P. 119–123.
280. Shimazu T. Digeneans Parasitic in Freshwater Fishes (Osteichthyes) of Japan VII. Allocreadiidae: *Allocreadium* // Bulletin of National Museum of Natural Science, Ser. A. 2016 a. Vol. 42, Is. 2. P. 55–79.
281. Shimazu T. Digeneans Parasitic in Freshwater Fishes (Osteichthyes) of Japan. VIII. Allocreadiidae, *Crepidostomum* // Bulletin of National Museum of Natural Science, Ser. A. 2016 6. Vol. 42, Is. 3. P. 107–122.
282. Shimazu T. Digeneans parasitic in freshwater fishes (Osteichthyes) of Japan. XII. A list of the papers of the present series, a key to the families in Japan, a parasite-host list, a host-parasite list, addenda, and errata // Bulletin of National Museum of Natural Science, Ser A Zool. 2017. Vol. 43. P. 129–143.
283. Shimazu T., Hashimoto K. A new species of the genus *Allocreadium* (Digenea, Allocreadiidae) from freshwater fishes of Japan // Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, Series A (Zoology). 1999. Vol. 25. P. 27–31.
284. Shimazu T., Urabe M. *Allocreadium tamoroko* sp. nov. (Digenea, Allocreadiidae) parasitic in the intestine of the freshwater fish *Gnathopogon elongatus elongatus* (Cyprinidae) from Shiga Prefecture, central Japan // Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series A (Zoology). 2013. Vol. 39. P. 69–72.
285. Shylla J.A., Ghatani S., Tandon V. Utility of divergent domains of 28S ribosomal RNA in species discrimination of paramphistomes (Trematoda: Digenea: Paramphistomoidea) // Parasitology Research. 2013. Vol. 112, Is. 12. P. 4239–4253. <https://doi.org/10.1007/s00436-013-3616-8>

286. da Silva B.A.F., Dias K.G.A., da Silva R.J., Yamada F.H. A new species of *Wallinia* Pearse, 1920 (Digenea: Allocreadiidae), in *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus, 1758) (Characidae) in Northeast Brazil, based on morphology and DNA sequences // Parasitology Research. 2020. Vol. 120, Is. 1. P. 37–44. <https://doi.org/10.1007/s00436-020-06948-1>
287. Simsek E., Yildirim A., Yilmaz E., Inci A., Duzlu O., Önder A., Ciloglu A., Yetismis G., Pekmezci G.Z. Occurrence and molecular characterization of *Clinostomum complanatum* (Trematoda: Clinostomidae) in freshwater fishes caught from Turkey // Parasitology Research. 2018. Vol. 117. P. 2117–2124.
288. Ślusarski W. The adult Digenea from Salmonidae of the basin of the Vistula and of the South Baltic // Acta Parasitologica Polonica. 1958. Vol. 6. P. 247–528. [In Polish with English summary]
289. Šmiga L., Fedorčák J., Faltýnková A., Stefanov T., Bystrianska J., Halačka K., Koščová L., Koščo J. Endohelminth parasites in loaches *Cobitis* spp. (Actinopterygii: Cobitidae), with the first record of *Allocreadium transversale* (Rudolphi, 1802) (Digenea: Allocreadiidae) in Bulgaria // Acta Zoologica Bulgarica. 2020. Vol. 72. P. 311–314.
290. Sokolov S., Frolov E., Novokreshchennykh S., Atopkin D. An opisthorchiid concept of the genus *Liliatrema* (Trematoda: Plagiorchiida: Opisthorchioidea): an unexpected systematic position // Zoological Journal of the Linnean Society. 2020. Vol. 20, P. 1–19. <https://doi.org/10.1093/zoolinlean/zlaa093>
291. Soldanova M., Georgieva S., Rohacova J., Knudsen R., Kuhn J.A., Henriksen E.H., Siwertsson A., Shaw J.C., Kuris A.M., Amundsen P.A., Scholz T., Lafferty K.D., Kostadinova A. Molecular analyses reveal high species diversity of trematodes in a sub-Arctic lake // Int J Parasitol. 2017. Vol. 47. P. 327–345. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2016.12.008>
292. Stafford J. Trematoden from Canadian fishes // Zool. Anz. 1904. Vol. 27, Is. 16-17. P. 481-495.
293. Surber E.W. *Megalogonia ictaluri*, a new species of trematode from the channel catfish *Ictalurus punctatus* // J. Parasitol. 1928. Vol. 14. P. 269–271.

294. Szidat L. Trematodes nuevos de peces de agua dulce de la Republica Argentina y un intento para aclarar su caracter marino. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia // Ciencias Zoologicas*. 1954. Vol. 3. P. 1–85.
295. Talbot S.B., Hutton D.D. The description of a new trematode of the subfamily Allocreadiinae, with notes on its life history // *Proc. West. Virg. Acad. Sci.* 11. Ann. Sess, 1935. Vol. 8. P. 46–49.
296. Tamura K., Nei M. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // *Molecular Biology and Evolution*. 1993. Vol. 10. P. 512–526. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040023>
297. Tandon V., Imkongwapang R., Prasad P.K. On two new species of the trematode genera, *Opisthioparorchis* Wang, 1980 and *Batrachotrema* Dollfus and Williams, 1966 (Batrachotrematidae), with a report of a Chinese species of *Opisthioparorchis* from anuran amphibian hosts in India // *Zoos' Print Journal*. 2005. Vol. 20. P. 1883–1887. <https://doi.org/10.11609/JoTT.ZPJ.1255.1883-7>
298. Thomas J.D. Studies on *Crepidostomum metoecus* (Braun) and *C. farionis* (Müller), parasitic in *Salmo trutta* L. and *S. salar* L. in Britain // *Parasitology*. 1958. Vol. 48. P. 336–352.
299. Tkach V.V., Littlewood D.T.J., Olson P.D., Kinsella J.M., Swiderski Z. Molecular phylogenetic analysis of the Microphalloidea Ward, 1901 (Trematoda: Digenea) // *Systematic Parasitology*. 2003. Vol. 56. P. 1–15. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1025546001611>
300. Tkach V.V., Curran S.S., Bell J.A., Overstreet R.M. A new species of *Crepidostomum* (Digenea: Allocreadiidae) from *Hiodon tergisus* in Mississippi and molecular comparison with three congeners // *Journal of Parasitology*. 2013. Vol. 99. P. 1114–1121. <https://doi.org/10.1645/13-279.1>
301. Tkach V.V., Achatz T.G., Hildebrand J., Greiman S.E. Convolutid history and confusing morphology: Molecular phylogenetic analysis of dicrocoeliid reveals true systematic position of the Anenterotrematidae Yamaguti, 1958

(Platyhelminthes, Digenea) // Parasitology International. 2018. Vol. 67, Is. 4. P. 501–508. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2018.04.009>

302. Travassos L., Artigas P., Pereira C. Fauna Helminthologica dos peixes de aqua doce do Brazil // Arch. Inst. Biol. Defesa Agricola e Animal. 1928. Is. 1. P. 5–68.

303. Truett G.E. Preparation of genomic DNA from animal tissues. In: Kieleczawa J (ed) The DNA book: protocols and procedures for the modern molecular biology laboratory // Jones and Bartlett Publisher, Sudbury. 2006. P. 33–46.

304. Urabe M., Nishimura T., Shimazu T. Taxonomic revision of three species of the genus *Genarchopsis* (Digenea: Hemiuroidea: Derogenidae) in Japan by molecular phylogenetic analyses // Parasitology International. 2012. Vol. 61. P. 554–560.

305. Urabe M., Nor Hashim N.E., Uni S., Iwaki T., Abdullah Halim M.R., Marzuki M.E., Mat Udin A.S., Zainuri N.A., Omar H., Agatsuma T., Uga S., Takaoka H., Azirun M.S., Ramli R. Description and molecular characteristics of *Morishitium polonicum malayense* Urabe, Nor Hashim & Uni, n. subsp. (Trematoda: Cyclocoelidae) from the Asian glossy starling, *Aplonis panayensis strigata* (Passeriformes: Sturnidae) in Peninsular Malaysia // Parasitology international. 2020. Vol. 76. № 102074. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2020.102074>

306. Vainutis K.S. Comparative molecular-genetic analysis of some species of genus *Crepidostomum* (Digenea: Allocreadiidae) by means of rDNA sequence data // 4th International Conference on Parasitology. Prague, Czech Republic. Journal of Bacteriology and Parasitology. 2017. Vol. 8, Is. 4. P. 60. DOI: <https://doi.org/10.4172/2155-9597-C1-035>

307. Vainutis K.S., Atopkin D.M., Shedko M.B. Comparative molecular-genetic analysis of some species of parasitic flat worms from the genus *Crepidostomum* based on sequencing data of 28S gene region of rDNA // International Symposium Modern Achievements in Population, Evolutionary, and Ecological Genetics (MAPEEG-2017). Vladivostok, Russia. 2017.

308. Vainutis K.S. The Phylogenetic Relationships of the Family Allocreadiidae Looss, 1902 with Other Representatives of Superfamily Allocreadioidea Nicoll, 1934 // The 1-st International Conference "North East Asia Biodiversity". Vladivostok, Russia. 2018.

309. Vainutis K.S. Study of the Species Diversity of the Genus *Allocreadium* Looss, 1900 (Trematoda: Allocreadiidae) on the South of Russian Far East // The 2nd International conference on Northeast Asia biodiversity. Baishan, China. 2019.

310. Vainutis K.S. *Allocreadium khankaiensis* sp.nov. and *Allocreadium hemibarbi* Roitman, 1963 (Trematoda: Allocreadiidae) from the Russian Far East: Morphological, molecular, and phylogenetic studies // Parasitology International. 2020. Vol. 76. № 102102. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2020.102102>

311. Vainutis K.S., Voronova A.N., Urabe M. Systematics of *Crepidostomum* species from the Russian Far East and northern Japan, with description of a new species and validation of the genus *Stephanophiala* // Parasitology International. 2021. Vol. 84. P. 102412. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2021.102412>

312. Van Cleave H.J., Mueller J.F. Parasites of the Oneida Lake Fishes. Part 1. Descriptions of New Genera and new species // Bull. New York State College Forestry. 1932. Vol. 4. P. 5–72.

313. Van Oosten J. Records, ages, and growth of the mooneye, *Hiodon tergisus*, of the Great Lakes // Transactions of the American Fisheries Society. 1961. Vol. 90, Is. 2. P. 170–174. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1961\)90\[170:RAAGOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1961)90[170:RAAGOT]2.0.CO;2)

314. Varadharajan S., Rastas P., Löytynoja A., Matschiner M., Calboli F.C.F., Guo B., Nederbragt A.J., Jakobsen K.S., Merilä J. Genome sequencing of the nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*) provides insights into chromosome evolution. Genome Biology and Evolution. 2019. <https://doi.org/10.1101/741751>

315. Vaughan J.A., Tkach V.V., Greiman S.E. Neorickettsial endosymbionts of the Digenea: diversity, transmission and distribution // *Adv Parasitol.* 2012. Vol. 79. P. 253–297.
316. Vaz Z. Contribuicao ao Conhecimento dos Trematoides de Peixes Fluviaes do Brasil // Published Thesis, Sao Paulo. 1932. Pp. 49.
317. Vilas R., Criscione C.D., Blouin M.S. A comparison between mitochondrial DNA and the ribosomal internal transcribed regions in prospecting for cryptic species of platyhelminth parasites // *Parasitology.* 2005. Vol. 131. P. 839–846.
318. Voronova A.N., Chelomina G.N. Genetic diversity and phylogenetic relations of salmon trematode *Nanophyetus japonensis* // *Parasitology International.* 2018. Vol. 67, Is. 3. P. 267–276. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2018.01.002>
319. Wales J. H. Intestinal flukes as a possible cause of mortality in wild trout // *Calif. Fish and Game.* 1958. Vol. 44, Is. 4. P. 350–352.
320. Walker D.H., Dumler J.S. Emergence of the Ehrlichioses as human health problems // *Emerg Infect Dis.* 1996. Vol. 2. P. 18–29.
321. Wallin I.E. A new species of the trematode genus *Allocreadium*, with a revision of the genus and a key to the subfamily Allocreadiinae // *Trans Am Microsc Soc.* 1909. Vol. 29. P. 50–66.
322. Wang X.Y. Parasitic trematodes from Poyang lake fishes III. Five new species of the family Allocreadiidae Stossich 1903 // *Oceanologia et Limnologia Sinica.* 1983. Vol. 14. P. 173–181.
323. Wang P.Q., Zhao Y.R., Chen Q.G. Notes on some species of parasitic helminthes from freshwater fishes and five new species in Hongze Lake // *Journal of Fujian Normal University (Natural Science Edition).* 1983. Vol. 2. P. 125–134.
324. Wang P.Q. Some digenetic trematodes from fishes in Fujian Province, China // *Acta Zootaxonomica Sinica.* 1984. Vol. 9. P. 122–131. (In Chinese with English abstract)
325. Ward H.B. On the structure and classification of North American parasitic worms // *The Journal of Parasitology.* 1917. Vol. 4. P. 1–12.

326. Wedl K. Anatomische Beobachtungen über Trematoden // Sitzungsberichte der mathem.-naturw. Wien, Classe der kais. Akademie der Wissenschaften. 1857. Vol. 26. P. 241–278.
327. Wickramasinghe S., Yatawara L., Rajapakse R.P.V.J., Agatsuma, T. *Toxocara canis* and *Toxocara vitulorum*: molecular characterization, discrimination, and phylogenetic analysis based on mitochondrial (ATP synthase subunit 6 and 12S) and nuclear ribosomal (ITS-2 and 28S) genes // Parasitology Research. 2009. Vol. 104. P. 1425–1430. <https://doi.org/10.1007/s00436-009-1345-9>
328. Williams E.H., Dyer W.G. Some Digenea from freshwater fishes of Alabama and Florida including *Allocreadium* (*Neoalloeccreadium*) *lucyae* sp. n. (Digenea: Allocreadiidae) // Journal of the Helminthological Society of Washington. 1992. Vol. 59, Is. 1. P. 111–116.
329. Willis M.S. Morphological Variation of *Allocreadium lobatum* (Digenea: Allocreadiidae) in the Creek Chub, *Semotilus atromaculatus* (Osteichthyes: Cyprinidae), in Nebraska, USA // Transactions of the Nebraska Academy of Sciences. 2002. Vol. 28. P. 21–27.
330. Wisniewski L.W. *Acrolichanus similis* n.sp. trematode nouveau des salmonides // Ann. Parasitol. Hum. 1933. Vol. 11. P. 188–195.
331. Wisniewski L.W. The development of *Bunodera luciopercae* (O.F. Müller) // Acta. Parasitol. Pol. 1958. Vol. 6. P. 289–307.
332. Wootton D.M. Studies on the life-history of *Allocreadium alloneotenicum* sp. nov. (Allocreadiidae – Trematoda) // Biological Bulletin. 1957. Vol. 113. P. 302–315.
333. Yamaguti S. Systema Helminthum. Part I. Digenetic trematodes of fishes // Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo, Japan. Published by author. 1954. Pp. 405. <https://doi.org/10.1093/aibsbulletin/4.3.11-a>
334. Yamaguti S. Systema helminthum. Vol. I. Digenetic trematodes of vertebrates // New York: Interscience. 1958. Pp.1575.
335. Yamaguti S. Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates, Vol. I // Keigaku, Tokyo, Japan. 1971. Pp. 1074.

336. Yamaguti S., Matsumura H. Two new species of fish trematodes from Hokkaido // Transactions of the Sapporo Natural History Society. 1942. Vol. 17. P. 117–122.
337. Yan H.B., Wang X.Y., Lou Z.Z., Li L., Blair D., Yin H., Cai J.Z., Dai X.L., Lei M.T., Zhu X.Q., Cai X.P., Jia W.Z. The mitochondrial genome of *Paramphistomum cervi* (Digenea), the first representative for the family Paramphistomidae // PLoS ONE. 2013. Vol. 8, Is. 8. P. e71300. <https://dx.doi.org/10.1371%2Fjournal.pone.0071300>
338. Zamparo D., Ferrao A., Brooks D.R., Bettaso J., Mata-López R. New species of *Haematoloechus* (Digenea: Plagiorchidae) in the lung of the foothill yellow-legged frog *Rana boylii* (Anura), from Humboldt County California, USA // Revista Mexicana de Biodiversidad. 2011. Vol. 82. P. 445–451. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.07.014>
339. Zeder J.G.H. Erster Nachtrag zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer // Leipzig. 1800. Pp. 320.
340. Zhang T.F., Yang M.L. Some trematodes of fishes from Sichuan Province, with description of a new species (Trematoda: Digenea) // Sichuan Journal of Zoology. 1994. Vol. 13. P. 94–100.

## ПРИЛОЖЕНИЕ 1

### Таблица

Различные взгляды на систематику аллокреадиид в международных электронных базах данных и публикациях зарубежных и отечественных авторов.

WoRMS	Коваль, 1966	Leon et al., 2016	Vainutis et al., 2021
<b>Семейство Allocreadiidae</b>			
<i>Acrolichanus</i>	<b>Allocreadiinae</b>	<i>Allobunodera</i>	
<i>Allocreadium</i>	<i>Allocreadium</i>	<i>Allocreadium</i>	
<i>Auriculostoma</i>	<i>Anisorchis</i>	<i>Auriculostoma</i>	<i>Acrolichanus</i>
<i>Bunodera</i>	<i>Baikalotrema</i>	<i>Bunodera</i>	<i>Allocreadium</i>
<i>Crepidostomum</i>	<i>Cainocreadium</i>	<i>Bunoderella</i>	<i>Auriculostoma</i>
<i>Creptotrema</i>	<i>Leurosoma</i>	<i>Crepidostomum</i>	<i>Bunodera</i>
<i>Creptotrematina</i>	<i>Peracreadium</i>	<i>Creptotrema</i>	<i>Crepidostomum</i>
<i>Megalogonia</i>	<i>Polylekithum</i>	<i>Creptotrematina</i>	<i>Creptotrema</i>
<i>Paracrepidostomum</i>	<b>Malagashitreminae</b>	<i>Margotrema</i>	<i>Creptotrematina</i>
<i>Paracreptotrema</i>	<i>Malagashitrema</i>	<i>Megalogonia</i>	<i>Megalogonia</i>
<i>Paracreptotrematoides</i>	<i>Laureriella</i>	<i>Paracreptotrema</i>	<i>Paracreptotrema</i>
<i>Pseudoparacreptotrema</i>		<i>Paracreptotrematoides</i>	<i>Paracreptotrematoides</i>
<i>Rastridostomum</i>	<b>Rhynchocreadiinae</b>	<i>Pseudoalloeceadium</i>	<i>Pseudoparacreptotrema</i>
<i>Trematichthys</i>	<i>Rhynchoceadium</i>	<i>Pseudoparacreptotrema</i>	<i>Stephanophiala</i>
<i>Wallinia</i>	<i>Stegodexamene</i>	<i>Trematichthys</i>	<i>Wallinia</i>
<i>Bychowskyceadium</i>		<i>Wallinia</i>	
<i>Vietosoma</i>			

\* Первая колонка представляет систематику аллокреадиид, основанную на молекулярных данных.

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2

### Таблица

Генетические дистанции, рассчитанные на основании фрагмента гена 28S рРНК для представителей семи родов семейства Allocreadiidae, включая образцы рода *Acrolichanus* из трёх регионов. Нижняя диагональ – значения генетических дистанций, верхняя диагональ – значения стандартной ошибки.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	<i>Acrolichanus</i> sp. 1 Амур		0.0015	0.0028	0.0031	0.0077	0.0079	0.0082	0.0087	0.0074	0.0085	0.0075	0.0097	0.0096	0.0085
2	<i>Acrolichanus</i> sp. 1 АЛ	0.201		0.0033	0.0035	0.0079	0.008	0.0084	0.0089	0.0077	0.0088	0.0078	0.01001	0.0099	0.0088
3	<i>Acrolichanus auriculatus</i>	0.814	1.022		0.0009	0.0078	0.0083	0.0087	0.0093	0.0074	0.009	0.0077	0.0101	0.0102	0.0088
4	<i>Acrolichanus auriculatus</i> ВИ	0.919	1.128	0.101		0.008	0.0085	0.0088	0.0095	0.0076	0.0092	0.0079	0.01.03	0.0102	0.0089
5	<i>Crepidostomum metoecus</i>	4.632	4.869	4.871	4.994		0.0066	0.0069	0.0076	0.0062	0.0079	0.0086	0.0084	0.0088	0.0071
6	<i>Crepidostomum affine</i>	5.460	5.704	5.861	5.992	3.620		0.0053	0.0088	0.0078	0.0088	0.0088	0.0064	0.0069	0.0058
7	<i>Crepidostomum cornutum</i>	5.716	5.963	6.113	6.244	3.846	2.291		0.0094	0.008	0.0088	0.0089	0.0056	0.0059	0.0058
8	<i>Stephanophiala farionis</i>	5.508	5.752	6.034	6.169	4.417	6.333	6.579		0.0087	0.0092	0.0101	0.0095	0.0101	0.0095
9	<i>Hokkaidoinsula chaenogobii</i>	4.456	4.695	4.488	4.615	3.651	5.466	5.343	5.901		0.0084	0.0085	0.0098	0.0091	0.0084
10	<i>Allocreadium</i> sp. 2	6.113	6.365	6.510	6.645	5.128	6.225	5.733	6.450	5.390		0.0093	0.0097	0.0101	0.009
11	<i>Bunodera luciopercae</i>	5.023	5.265	5.161	5.289	5.974	6.189	5.946	7.777	6.010	6.493		0.0105	0.0106	0.0094
12	<i>Margotrema bravoae</i>	7.662	7.923	8.102	8.244	5.623	3.705	2.882	7.692	7.473	7.517	8.249		0.0073	0.0071
13	<i>Creptotrema funduli</i>	7.408	7.666	7.854	7.854	6.171	4.392	3.376	8.082	6.758	8.078	7.964	4.819		0.0062
14	<i>Megalogonia ictaluri</i>	5.926	6.173	6.180	6.307	4.408	3.155	3.050	7.294	5.811	6.546	6.520	4.369	3.379	

### ПРИЛОЖЕНИЕ 3

#### Таблица

Генетические дистанции, рассчитанные на основании фрагмента гена *cox1* мтДНК для представителей четырёх родов семейства Allocreadiidae, включая образцы *Acrolichanus* sp. из реки Амур. Нижняя диагональ – значения генетических дистанций, верхняя диагональ – значения стандартной ошибки.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	<i>Crepidostomum nemachilus</i>		0.00635	0.0138	0.0139	0.0141	0.0284	0.0284	0.0329	0.0324	0.0329	0.0367
2	<i>Crepidostomum achmerovi</i>	3.172		0.0139	0.0136	0.0144	0.0296	0.0273	0.0333	0.0322	0.0333	0.0332
3	<i>Crepidostomum metoecus</i> Прим	10.083	10.601		0.0045	0.0059	0.0279	0.0276	0.029	0.0327	0.0334	0.0372
4	<i>Crepidostomum metoecus</i> Яп	10.453	10.186	1.654		0.0064	0.0278	0.0273	0.0286	0.0305	0.0329	0.0374
5	<i>Crepidostomum metoecus</i> Сах	10.966	11.292	3.353	3.665		0.0277	0.0276	0.0327	0.032	0.0347	0.0378
6	<i>Hokkaidoinsula chaenogobii</i>	26.589	27.246	26.622	26.448	27.049		0.0311	0.0338	0.0355	0.0409	0.0348
7	<i>Stephanophiala farionis</i>	28.135	26.937	27.174	26.261	27.654	30.430		0.0299	0.0284	0.0351	0.0332
8	<i>Allocreadium</i> sp. 1	31.224	31.638	28.474	27.725	31.759	32.674	30.188		0.0202	0.0357	0.0328
9	<i>Allocreadium khankaiensis</i>	32.990	32.775	32.121	30.541	31.990	34.372	29.226	18.836		0.034	0.0318
10	<i>Bunodera acerinae</i>	33.034	33.421	35.009	34.430	35.916	38.405	34.266	37.010	34.675		0.0349
11	<i>Acrolichanus</i> sp. 1	34.689	33.009	35.361	35.596	36.723	33.833	31.327	34.862	32.857	35.369	

### ПРИЛОЖЕНИЕ 4

#### Таблица

Генетические дистанции, рассчитанные на основании фрагмента гена 28S рРНК для видов родов *Crepidostomum*, *Stephanophiala* и *Hokkaidoinsula* gen. nov. Нижняя диагональ – значения генетических дистанций, верхняя диагональ – значения стандартной ошибки.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	<i>Crepidostomum achmerovi</i>		0.001	0.0009	0.0029	0.0029	0.0069	0.0072	0.0069	0.0069	0.0067	0.007	0.007
2	<i>Crepidostomum nemachilus</i>	0.137		0.0013	0.0027	0.0031	0.0069	0.0071	0.0068	0.0067	0.0069	0.007	0.007
3	<i>Crepidostomum metoecus</i>	0.180	0.240		0.0029	0.0029	0.0066	0.0073	0.007	0.0066	0.0069	0.0068	0.0069
4	<i>Crepidostomum brinkmanni</i>	0.943	0.799	1.043		0.0034	0.0071	0.0073	0.0074	0.0069	0.0067	0.0069	0.0067
5	<i>Crepidostomum oschmarini</i>	0.831	0.892	0.928	1.104		0.0071	0.0076	0.0073	0.0069	0.0068	0.0071	0.0073
6	<i>Hokkaidoinsula chaenogobii</i>	3.898	3.970	3.793	4.219	4.072		0.0082	0.0084	0.0084	0.0085	0.0085	0.0091
7	<i>Stephanophiala pseudofarionis</i>	4.489	4.328	4.587	4.800	4.673	5.725		0.0029	0.009	0.0092	0.0094	0.0096
8	<i>Stephanophiala farionis</i>	4.336	4.175	4.433	4.888	4.519	5.832	0.934		0.009	0.0093	0.0096	0.0098
9	<i>Crepidostomum affine</i>	3.652	3.496	3.556	3.737	3.724	5.525	6.163	6.253		0.004	0.0046	0.0061
10	<i>Crepidostomum illinoiense</i>	3.974	4.043	4.065	4.058	4.047	5.748	6.747	6.851	1.709		0.0046	0.0056
11	<i>Crepidostomum cornutum</i>	3.982	3.826	3.880	4.065	4.059	5.520	6.521	6.609	2.123	2.018		0.0036
12	<i>Crepidostomum auritum</i>	4.086	4.152	4.080	4.049	4.388	6.219	7.321	7.327	3.183	2.641	1.195	

### ПРИЛОЖЕНИЕ 5

#### Таблица

Генетические дистанции, рассчитанные на основании фрагмента гена *cox1* мтДНК для видов родов *Crepidostomum*, *Stephanophiala* и *Hokkaidoinsula* gen. nov. Нижняя диагональ – значения генетических дистанций, верхняя диагональ – значения стандартной ошибки.

		1	2	3	4	5	6	7
1	<i>Crepidostomum nemachilus</i>		0.0063	0.014	0.014	0.014	0.028	0.028
2	<i>Crepidostomum achmerovi</i>	3.172		0.014	0.014	0.01430	0.027	0.029
3	<i>Crepidostomum metoecus</i> Яп	10.453	10.186		0.0046	0.0065	0.027	0.027
4	<i>Crepidostomum metoecus</i> Пр	10.083	10.601	1.654		0.0061	0.027	0.028
5	<i>Crepidostomum metoecus</i> Сх	10.966	11.292	3.665	3.353		2.667	0.028
6	<i>Stephanophiala farionis</i>	28.135	26.937	26.261	27.174	27.654		0.031
7	<i>Hokkaidoinsula chaenogobii</i>	26.589	27.246	26.448	26.622	27.049	30.430	

### ПРИЛОЖЕНИЕ 6

#### Таблица

Генетические дистанции, рассчитанные на основании фрагмента гена 28S рРНК для 8 видов рода *Bunodera*. Нижняя диагональ – значения генетических дистанций, верхняя диагональ – значения стандартной ошибки.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	<i>Bunodera acerinae</i>		0.0027	0.0028	0.0032	0.0057	0.0081	0.0064	0.0077	0.0074
2	<i>Bunodera luciopercae</i> II	0.620		0.002	0.0034	0.0059	0.0082	0.0067	0.0079	0.0077
3	<i>Bunodera luciopercae</i> I	0.744	0.371		0.0038	0.0058	0.0081	0.0067	0.0079	0.0076
4	<i>Bunodera</i> sp.	0.911	1.036	1.291		0.0057	0.008	0.006	0.0075	0.0072
5	<i>Bunodera vytautasi</i>	2.777	2.905	2.781	2.688		0.0051	0.0063	0.0075	0.0073
6	<i>Bunodera sacculata</i>	5.012	5.144	5.019	4.915	2.132		0.0079	0.0089	0.0092
7	<i>Bunodera mediovitellata</i>	3.173	3.300	3.179	2.822	2.777	4.466		0.0056	0.0057
8	<i>Bunodera inconstans</i>	4.066	4.196	4.206	3.973	3.937	5.942	2.643		0.0059
9	<i>Bunodera eucaliae</i>	4.068	4.196	4.208	3.972	3.937	6.207	2.643	2.514	

### ПРИЛОЖЕНИЕ 7

#### Таблица

Генетические дистанции, рассчитанные на основании фрагмента гена 28S рРНК для 9 видов рода *Allocreadium*. Нижняя диагональ – значения генетических дистанций, верхняя диагональ – значения стандартной ошибки.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	<i>Allocreadium</i> sp. 2		0.0056	0.007	0.0065	0.0072	0.0065	0.0067	0.0068	0.0055
2	<i>Allocreadium hemibarbi</i>	3.729		0.0049	0.0043	0.0054	0.0044	0.0048	0.0049	0.0041
3	<i>Allocreadium khankaiensis</i>	4.980	2.667		0.0028	0.0062	0.0053	0.0056	0.0058	0.0059
4	<i>Allocreadium</i> sp. 1	4.708	2.159	0.888		0.0054	0.0044	0.0053	0.0055	0.0058
5	<i>Allocreadium isoporum</i>	5.765	3.254	3.838	3.312		0.0031	0.0057	0.0056	0.0061
6	<i>Allocreadium crassum</i>	4.818	2.368	3.113	2.417	1.164		0.0052	0.0051	0.0054
7	<i>Allocreadium neotenicum</i>	4.828	2.723	3.572	3.235	3.352	2.990		0.0011	0.006
8	<i>Allocreadium lobatum</i>	5.012	2.897	3.749	3.411	3.352	2.990	0.163		0.0061
9	<i>Allocreadium gotoi</i>	3.572	1.850	3.488	3.342	4.274	3.361	3.533	3.710	