

Переописание самца *Philometra rischta* Skrjabin, 1923 (Nematoda: Dracunculoidea: Philometridae) и замечания по морфологии самки этого вида

С.Г. Соколов, Б.Е. Казаков

Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский пр., 33, Москва 119071, Россия. e-mail: sokolovsg@mail.ru

РЕЗЮМЕ: Самец *Philometra rischta* Skrjabin, 1923 переописан по экземплярам, собранным из мягких тканей головы плотвы. Морфология самки изучена по оригинальному материалу от плотвы и уклейки и по синтипам из музея Всероссийского института гельминтологии им. К.И. Скрабина. Самцы и самки *Ph. rischta* изучены методами сканирующей электронной и световой микроскопии. У самцов отмечены два круга головных сосочков (по 4 сосочка в каждом), 4 пары хвостовых сосочков, описана морфология спикул, рулька и других органов. Самцы *Ph. rischta* сходны с таковыми *Ph. obturans* (Prenant, 1886), однако отличаются количеством и расположением хвостовых сосочков и формой хвостового конца. У самок *Ph. rischta* выявлен сложный комплекс амфициальных отверстий, уточнено количество и расположение головных сосочков. Отнесение *Ph. rischta* к роду *Philometroides*, сделанное Luo et al. (2004), рассматривается как ошибочное.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: нематоды, морфология, *Philometra rischta*, Dracunculoidea.

Redescription of the male of *Philometra rischta* Skrjabin, 1923 (Nematoda: Dracunculoidea: Philometridae) and notes on morphology of the female of this species

S.G. Sokolov, B.E. Kazakov

Center of Parasitology of A.N. Severtzov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Leninskij pr., 33, Moscow 119071, Russia. e-mail: sokolovsg@mail.ru

ABSTRACT: The male of *Philometra rischta* is redescribed from specimens collected from the soft tissues of the roach's head. Female morphology is studied from original patterns of the roach and bleak, and by the syntypes from museum of Russian K.I. Skrjabin Institute of Helminthology. The males and females of *Ph. rischta* were studied with the help of scanning electronic microscopy and light microscopy methods. Two circles of cephalic papillae (4 papillae in each), 4 pairs of caudal papillae were found in males; the morphology of spicules, gubernaculum and other organs was described. The males of *Ph. rischta* are similar to the males of *Ph. obturans* (Prenant, 1886), but differ from them by the number and location of caudal papillae and by the shape of the caudal end of the body. The complicated assemble of amphidial pores was found in females of *Ph. rischta*, number and location of cephalic papillae also were conducted. Position of *Ph. rischta* within the genus *Philometroides*, defined by Luo et al. (2004) is not confirmed by the present data.

KEYWORDS: nematodes, morphology, *Philometra rischta*, Dracunculoidea.

Введение

Philometra rischta Skrjabin, 1923 — представитель семейства Philometridae Baylis et Daubney, 1926 — широко распространенный паразит карповых рыб (Cyprinidae Fleming, 1822) Палеарктики. На протяжении многих лет данный вид был известен только по самкам. Подобная ситуация типична для Philometridae. Достаточно сказать, что из 15 видов этого семейства, описанных за период с 2000 по 2006 г., самцы обнаружены только у 2 видов. Малые размеры тела, прозрачность и, часто, тканевая локализация самцов филOMETРИД делают их труднодоступными для наблюдения. Зрелые и созревающие самки *Ph. rischta* локализуются в различных частях головы (под слизистой ротовой полости, с внутренней стороны жаберной крышки и др.) и реже — в других частях тела рыбы-хозяина.

Впервые самцов этого вида описал Molnár (1966, 1966a). Их единичные экземпляры он обнаружил в стенке плавательного пузыря жереха *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758) и уклейки *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) и в хвостовом плавнике уклейки.

Во второй половине 1980-х годов Казаков (1987; Kazakov, 1989) при изучении плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) в озерах Карелии, обнаружил самцов *Ph. rischta* в мягких тканях головы хозяина. Им установлено, что зрелые и созревающие самцы этого вида сосредоточены в голове рыбы, в то время как в плавательном пузыре присутствуют только мигрирующие ювенильные особи, которых, по-видимому, и наблюдал Molnár (1966, 1966a). Таким образом, взрослые самцы *Ph. rischta* паразитируют в той же части тела хозяина, что и взрослые самки.

При исследовании самцов *Ph. rischta* из мягких тканей головы плотвы нами получен ряд новых морфологических сведений, которые и положены в основу данной публикации. Изучение самок также выявило ряд особенностей, не отраженных в морфологических характеристиках рассматриваемого паразита (Skrjabin, 1923; Molnár, 1966a; Moravec, 1994, и др.).

Материал и методика

Изучен материал из плотвы из оз. Габи и Сегозера (Карелия, Медвежьегорский р-н) и уклейки из р. Тверцы (бас. Верхней Волги), а также синтипы из музея Всероссийского института гельминтологии им. К.И. Скрябина от другого хозяина — *Pseudaspius leptcephalus* (Pallas, 1776) из р. Амур вблизи Мальшевского протока.

Обследование головы рыб проводили по следующей схеме. Сначала вырезали боковую стенку головы вместе с жаберной крышкой (с обеих сторон тела). Для этого ножницами делали разрезы: от верхнезаднего угла жаберной крышки до глазницы, от нижнего края крышки до рта и от рта до глазницы. Затем скальпелем с вырезанной боковой стенки головы (начиная с ее внутренней поверхности) отделяли мягкие ткани, расплющивали их между предметными стеклами и просматривали их под лупой. После этого снимали слизистую оболочку неба и вырезали стенку зажаберной полости (участок тела между *cleithrum* и V жаберной дугой) вместе с глоточными зубами, и (предварительно отделив твердые структуры) расплющивали ткани и просматривали их под лупой.

Самцы *Philometra rischta* располагались в мягких тканях боковых частей головы хозяина и в слизистой неба. Методом световой микроскопии исследовано 36 экз. самцов и 18 экз. самок *Ph. rischta*. Морфологию самцов изучали по глицериновым препаратам, окрашенным полихромовой синькой по Парамонову (1963). Окрашивание проводили при температуре 32–34°C на протяжении полусуток. Часть материала (6 самцов и 7 самок) исследована методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Препараты для СЭМ исследования приготовлены по традиционной методике (Спиридонов, Иванова, 2002 и др.).

Результаты

Самец (размеры по 36 экз. от плотвы из оз. Габи, фиксация жидкостью Барбагалло).

Тело бесцветное, нитевидное, длина — 1,53–2,20 мм, наибольшая ширина — 0,022–0,027 мм. Кутикула гладкая. Головной конец округлый. Ротовое отверстие терминальное. Головные сосочки собраны в два круга, по 4 субмедианных сосочка в каждом (рис. 1А, 2А). Амфидиальные отверстия маленькие, лежат по одному на правой и левой сторонах головного конца тела, практически на уровне (слегка позади) сосочков внутреннего круга (рис. 1А, 2А). Пищевод с сильно развитой дорсальной пищеводной железой. Тело железы начинается практически сразу за нервным кольцом и тянется до конца пищевода. Проток железы проходит в спинном секторе пищевода далеко вперед от нервного кольца (рис. 1Д). Длина пищевода 0,425–0,669 мм. Отношение длины пищевода к длине тела — 0,21–0,31. Расстояние от переднего края тела до середины нервного кольца 0,102–0,132 мм, до экскреторного отверстия 0,110–0,164 мм. Вентрикулос отсутствует. Кишечник в виде тонкой прозрачной трубочки, слепо замкнутый, оканчивается на расстоянии от клоакального отверстия равном примерно 2,5–3 длинам спикул. Семенник занимает почти всю полость тела и оттесняет кишечник латерально. Семенник открывается в клоаку с вентральной стороны тела. Хвостовой конец тела тупой с широким подкововидным утолщением. Хвостовых сосочков 4 пары: пара преклоакальных вентро-латеральных, пара адклоакальных вентральных, пара постклоакальных вентральных и пара постклоакальных латеральных (рис. 1В, С, 2В).

Самец имеет две спикулы сходного строения. Левая спикула — 0,050–0,059 мм (модальное значение 0,053 мм), правая — 0,051–0,059 мм (модальное значение 0,055 мм). Каждая спикула с одним вентральным медианным крылом из прозрачной кутикулы, занимающим чуть больше половины ее длины (рис. 1Е). Отношение длины правой спикулы к длине левой — 0,88–1,13. Преобладают особи (76%) с более длинной правой спикулой (отношение длин — 1,01). Рулек сложной формы, имеет более или менее пря-

мую заднюю и выгнутую на спинную сторону переднюю части (рис. 1F). Общая длина рулька, измеренная по прямой линии, соединяющей вершины проксимального и дистального концов органа, составляет 0,038–0,045 мм (модальное значение 0,042 мм), длина задней части — 0,014–0,019 мм. Отношение длин задней части рулька к общей длине рулька — 0,33–0,47 (модальное значение 0,40). Дистальный конец рулька с дорсальной треугольной пластинкой, имеющей зубец посередине (рис. 1Н). Длина пластинки — 0,004 мм. Отношение общей длины рулька к длине большой спикулы — 0,67–0,84 (модальное значение 0,78). Мышцы рулька и спикул хорошо развиты. На препаратах ясно различимы непарные ретракторы спикул и рулька, парный протрактор рулька и протракторы спиккулярных влагилиц (рис. 1G).

Половозрелая самка (размеры по 8 особям, содержащим личинок, от плотвы из оз. Габи, спиртовая фиксация). Тело живых паразитов темно-красного цвета. Длина тела — 25–38 мм, наибольшая ширина — 0,7–1,0 мм. Кутикула гладкая. Головной конец с 4 субапикальными, направленными вперед, субмедианно лежащими выступами (рис. 3А). Каждый выступ с расширенным основанием и апикальной частью в виде округлого колпачка. Каждый выступ с 1 дорсальным или вентральным (соответственно положению выступа) сосочком внешнего круга. Сосочек располагается на границе основания и апикальной части выступа (рис. 3А). Сосочки внутреннего круга мелкие, их 3 пары: вентролатеральная, латеральная и дорсолатеральная (рис. 3А, 4А, В). Каждый из двух амфидиальных карманов с 3 или 4 (точно не определено) отверстиями. Первое крупное, бобовидной формы, расположено около рта. Два или три других (точно не определено) — на дне небольшого углубления позади первого (рис. 3А, 4С). Рот терминальный. Передний, околоротовой отдел пищевода булавовидно расширен. Длина пищевода 1,7–2,1 мм. Дорсальная пищеводная железа хорошо развитая. Вентрикулос с выростом, выступающим в просвет кишеч-

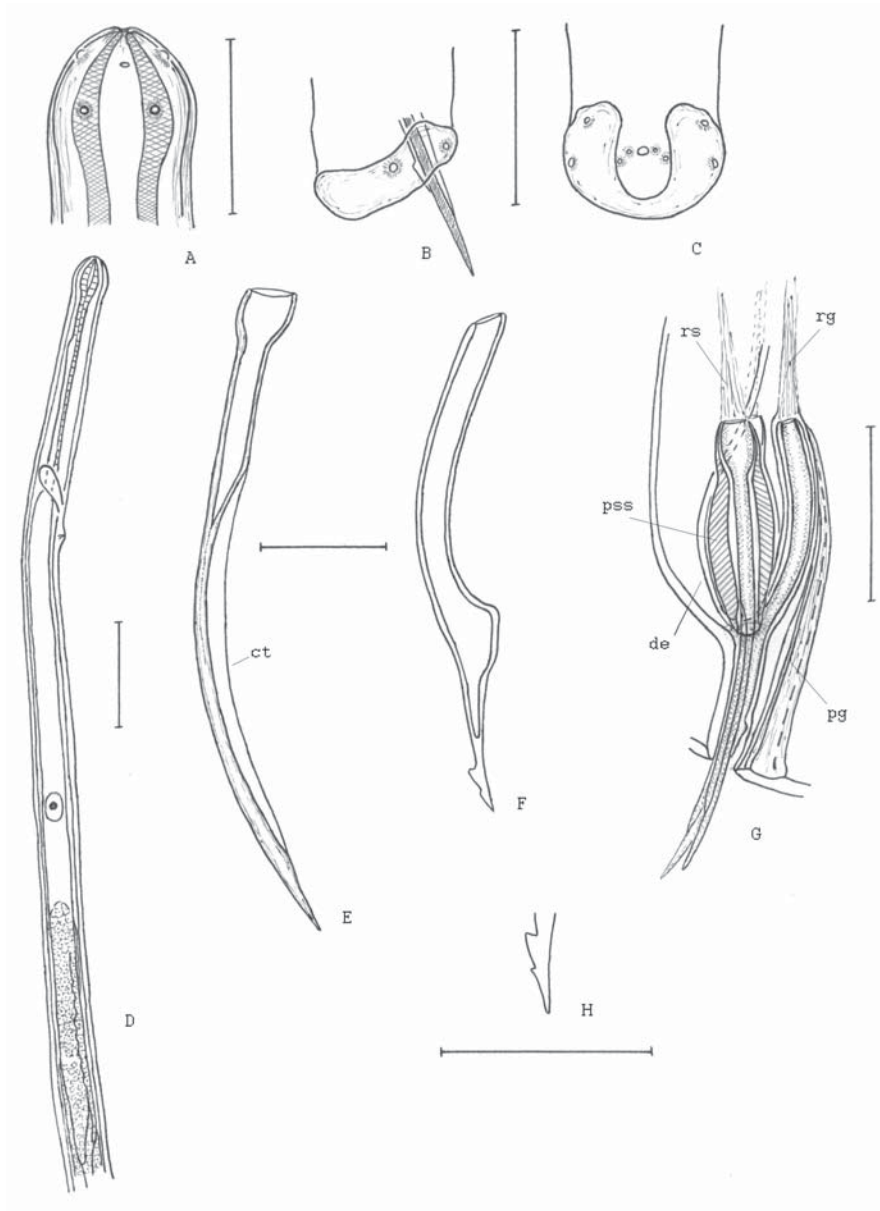


Рис. 1. Самец *Philometra rischta* Skrjabin, 1923.

A — головной конец тела, латерально; B — хвостовой конец тела, латерально; C — хвостовой конец тела, вентрально; D — передний конец тела, общий вид; E — спикула (ct — вентральное медианное крыло); F — рулек; G — клоака, общий вид (de — семяизвергательный канал; rs — ретрактор спикулы; rg — ретрактор руляка, pg — протракторы руляка; pss — протракторы спикулярного влагалища); H — дистальный конец руляка. Масштаб: A—C, G — 0,02 мм; D — 0,05 мм; E, F, H — 0,01 мм.

Fig. 1. Male of *Philometra rischta* Skrjabin, 1923.

A — cephalic end of body, lateral view; B — caudal end of body, lateral view; C — caudal end of body, ventral view; D — anterior end of body, general view; E — spicule (ct — ventral median spicular ala); F — gubernaculum; G — cloaca, general view (de — duct ejaculatory; rs — retractor of spicule; rg — retractor of gubernaculum, pg — protractors of gubernaculum; pss — protractors of spicular sheath); H — distal end of gubernaculum. Scale bars: A—C, G — 0.02 mm; D — 0.05 mm; E, F, H — 0.01 mm.

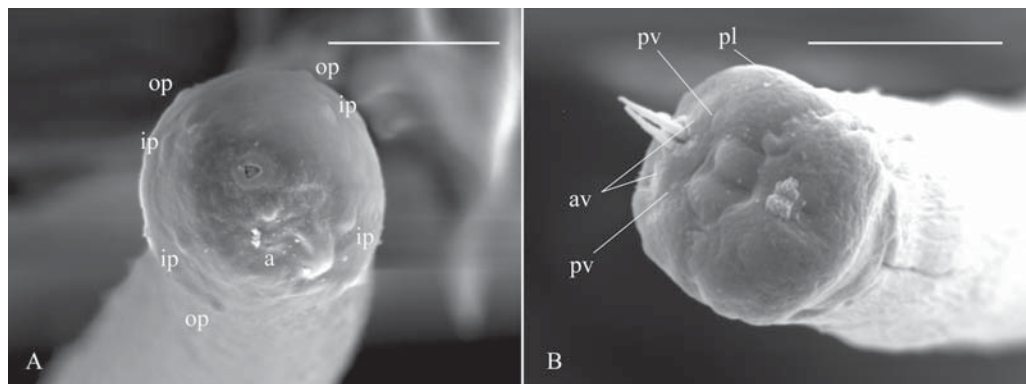


Рис. 2. СЭМ-фотографии самца *Philometra rischta* Skrjabin, 1923.

A — головной конец тела, апикально (a — амфид; op — головные сосочки внешнего круга; ip — головные сосочки внутреннего круга); B — хвостовой конец тела, апикально (av — адклоакальные вентральные хвостовые сосочки; pv — постклоакальные вентральные хвостовые сосочки; pl — постклоакальные латеральные хвостовые сосочки). Масштаб: 10 мкм.

Fig. 2. SEM micrographs of male of *Philometra rischta* Skrjabin, 1923.

A — cephalic end of body, apical view (a — amphid; op — cephalic papillae of outer circle; ip — cephalic papillae of inner circle); B — caudal end of body, apical view (av — adcloacal ventral caudal papillae; pv — postcloacal ventral caudal papillae; pl — postcloacal lateral caudal papillae). Scale bars: 10 μ m.

ника (рис. 3B). Кишечник в виде широкой темноокрашенной трубки, слепо замкнутый; оканчивается вблизи заднего конца тела, переходя в лигамент, прикрепленный к стенке тела. Расстояние от переднего края тела до середины нервного кольца 0,20–0,28 мм. Экскреторная пора не обнаружена. Вульва отсутствует. Матка, заполненная личинками, занимает почти всю полость тела и отесняет кишечник латерально. Количество личинок у трех особей с длиной тела 33 мм, 35 мм, 38 мм и шириной 0,8–1,0 мм колеблется в пределах 63–66 тыс. экз. в одной самке. Хвостовой конец с двумя латеральными коническими выступами, направленными косо вбок. Их вершины либо выходят за линию задней границы тела, либо располагаются под ней (рис. 3C–F). Длина выступов 0,08–0,09 мм. Расстояние между вершинами выступов 0,30–0,37 мм. У одной исследованной особи развит только один каудальный придаток, направленный назад (рис. 3G).

Синтипы. Типовой материал находится в плохой сохранности и представлен фрагментами тел нескольких самок. Один фрагмент принадлежит мелкой, по-видимому, молодой особи, другие — крупным самкам,

содержащим личинок. Кутикула синтипов гладкая. Фрагменты хвостового конца с двумя латеральными коническими выступами, направленными в бок и назад. У одной особи эти выступы лишь едва выходят за линию задней границы тела, у другой — выдаются более сильно (рис. 5A–D). Каудальные выросты на фрагменте тела мелкой особи направлены косо назад и сильно выступают за линию задней границы тела (рис. 5E, F). Расстояние между вершинами выступов хвостового конца на фрагментах, принадлежащих зрелым самкам — 0,20–0,24 мм, длина выступов 0,04–0,05 мм.

Фрагменты головного конца с 4 субтерминальными округло-коническими выступами, лежащими субмедианно и направленными вперед (двумя дорсо-латеральными и двумя вентро-латеральными). Околоротовой отдел пищевода булавовидно расширен (рис. 5G).

Обсуждение

У самцов *Ph. rischta* при световом микроскопировании, в большинстве случаев, выявляются только головные сосочки внутреннего круга. Сосочки внешнего круга,

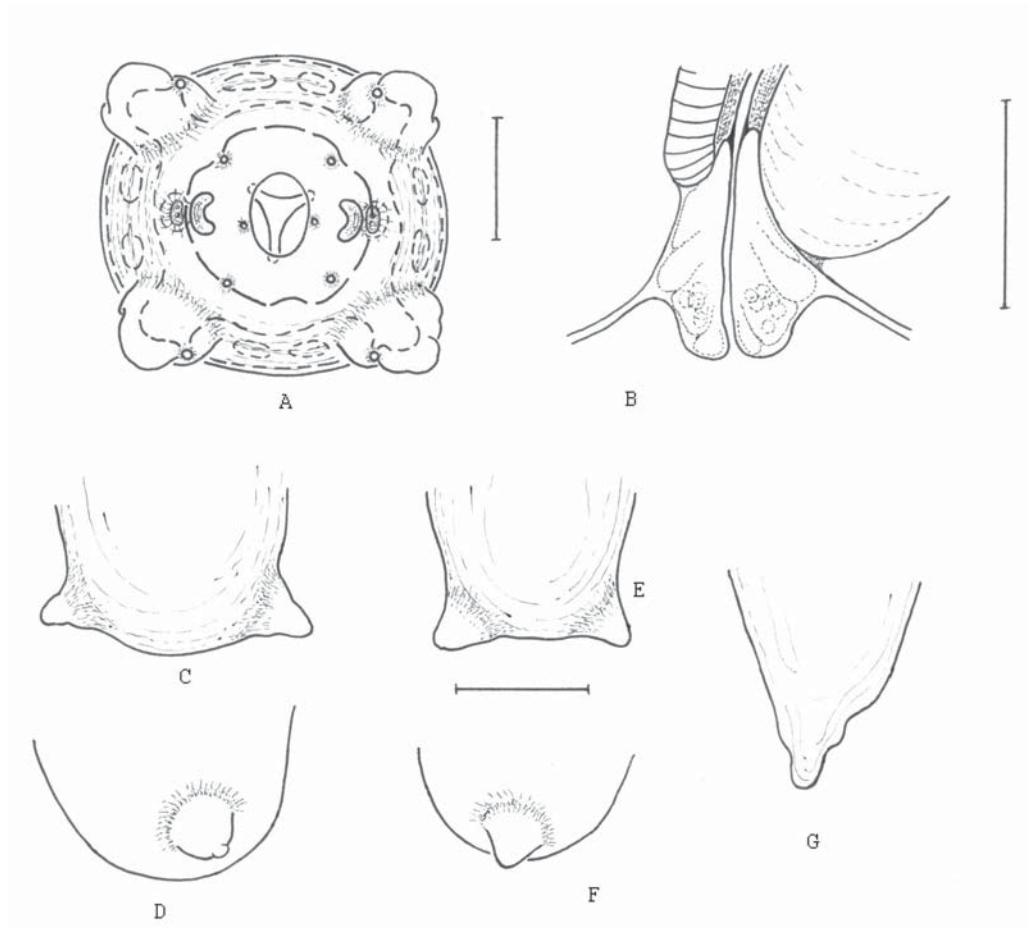


Рис. 3. Самка *Philometra rischta* Skrjabin, 1923.

A — головной конец тела, апикально; B — вентрикулос; C, E — хвостовой конец тела, дорсовентрально; D, F, G — хвостовой конец тела, латерально. Масштаб: A, B — 0,05 мм; C–G — 0,2 мм.

Fig. 3. Female of *Philometra rischta* Skrjabin, 1923.

A — cephalic end of body, apical view; B — ventriculus; C, E — caudal end of body, dorsoventral view; D, F, G — caudal end of body, lateral view. Scale bars: A, B — 0.05 mm; C–G — 0.2 mm.

которые при латеральном положении червя находятся ближе к медиане боковой стороны тела по сравнению с сосочками внутреннего круга (рис. 1A, 2A), под световым микроскопом найдены только у одной особи. Molnár (1966a) для самцов *Ph. rischta* указывает только 4 головных сосочка, которые, по нашему мнению, соответствуют сосочкам внутреннего круга. Трудно сказать, насколько отмеченное у самцов *Ph. rischta* расположение головных сосочков характерно для рода *Philometra* Costa, 1845.

В литературе, морфология головного конца тела самцов *Philometra* spp. описана только на основе световой микроскопии (Щепкина, 1978; Moravec, 1994; Moravec et al., 1995 и др.). Однако из-за малых размеров головного конца тела самцов сосочки под световым микроскопом едва различимы. Поэтому опубликованные в литературе данные о внешнем строении головного конца тела этих паразитов нельзя считать достоверными.

Передняя граница тела дорсальной пищеводной железы у самцов *Ph. rischta* не

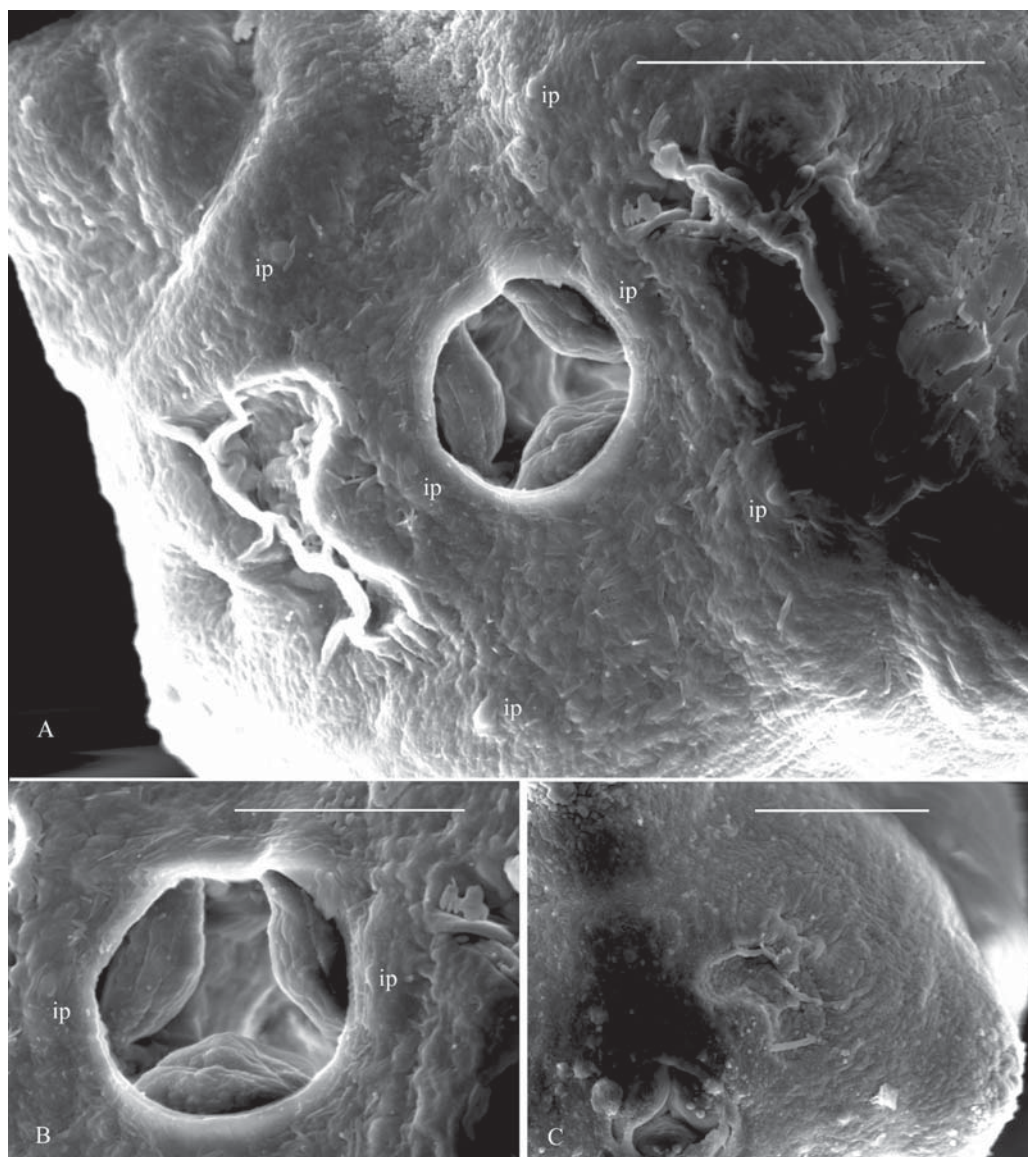


Рис. 4. СЭМ-фотографии самки *Philometra rischta* Skrjabin, 1923.

А — головные сосочки внутреннего круга (ip — сосочки); В — ротовое отверстие и латеральная пара головных сосочков внутреннего круга (ip — сосочки); С — амфидиальные отверстия. Масштаб: А, С — 20 мкм; В — 10 мкм.

Рис. 4. SEM micrographs of female of *Philometra rischta* Skrjabin, 1923.

А — cephalic papillae of inner circle (ip — papillae); В — oral opening and lateral pair cephalic papillae of inner circle (ip — papillae); С — amphidial pores. Scale bars: А, С — 20 μm; В — 10 μm.

всегда различима. В тех случаях, когда проток пищеводной железы расширен, эта граница не видна. Вентрикулос, характерный для самок рассматриваемого вида, у самцов

отсутствует, и пищевод непосредственно переходит в кишечник. Кишечник оканчивается слепо, а клоака, таким образом, функционирует только как элемент половой системы.

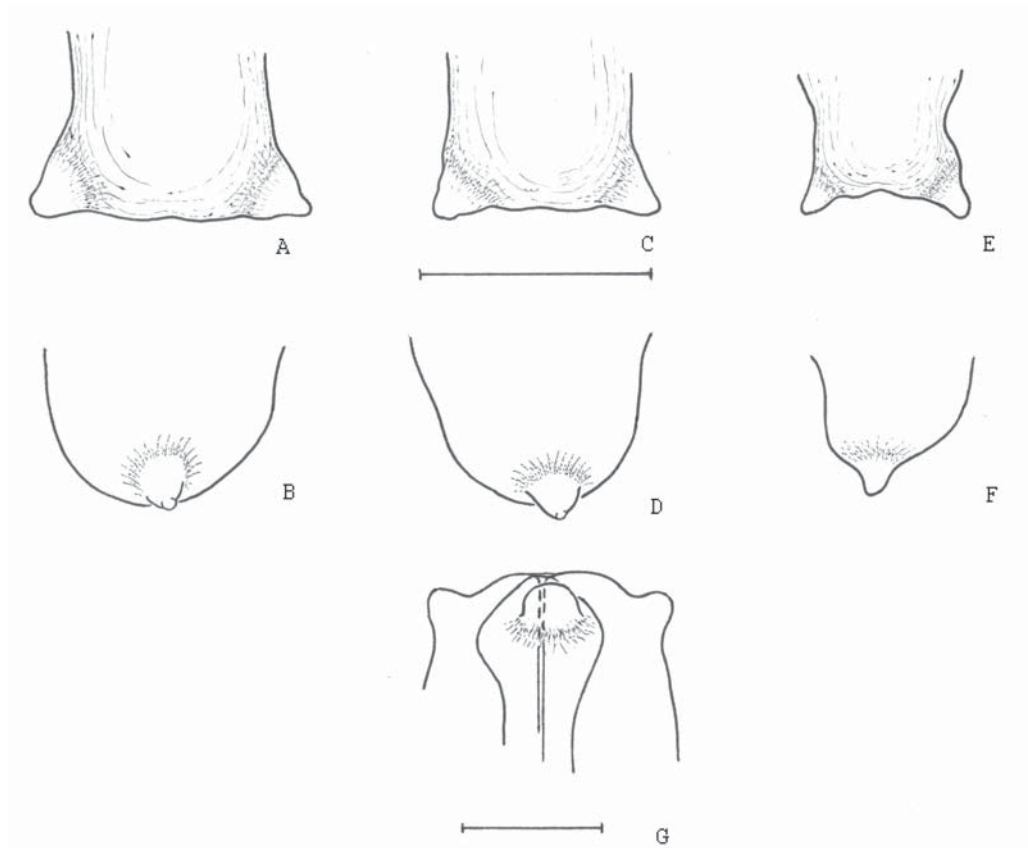


Рис. 5. Синтипы *Philometra rischta* Skrjabin, 1923.

A, C, E — хвостовой конец тела, дорсовентрально; B, D, F — хвостовой конец тела, латерально; G — головной конец тела (реконструкция по нескольким особям). Масштаб: A–F — 0,2 мм; G — 0,05 мм.

Fig. 5. Syntypes of *Philometra rischta* Skrjabin, 1923.

A, C, E — caudal end of body, dorsoventral view; B, D, F — caudal end of body, lateral view; G — cephalic end of body (reconstruction from several specimens). Scale bars: A–F — 0.2 mm; G — 0.05 mm.

Для самцов *Philometra* spp., как правило, указывают три пары хвостовых сосочков (Moravec, 1994; Moravec et al., 1995, 1998, 2004, 2005, 2006; Wu et al., 2006 и др.). Для *Philometra salgadoi* Vidal-Martínez, Aguirre-Macedo et Moravec, 1995 их присутствие подтверждено результатами СЭМ исследования (Moravec et al., 2001). Тем не менее, известны виды с двумя и четырьмя парами сидячих хвостовых сосочков. К первым принадлежат *Ph. macroandri* (Schepkina, 1978) и *Ph. katsuwoni* Petter et Baudin-Laurencin, 1986 (см. Petter, Baudin-Laurencin, 1986), ко вторым — *Philometra rachycentri* Paruchin, 1984

(см. Парухин, 1984). По нашим данным, для самца *Ph. rischta* характерны 4 пары хвостовых сосочков. При этом под световым микроскопом различимы только вентро-латеральные преклоакальные и латеральные постклоакальные сосочки. Остальные удалось обнаружить только при СЭМ исследовании.

По метрическим признакам спикул, рулька и других органов самцы *Ph. rischta* сходны с таковыми *Ph. obturans* (Prenant, 1886). Самцы *Ph. obturans* — одни из самых таинственных паразитов рыб Палеарктики. За более чем 100 лет, прошедших с момента описания этого вида, при регулярных наход-

ках самок самцы найдены только два раза, всего по 1 экземпляру. Одного из них кратко описал Molnár (1976), другого более подробно — Moravec (1978). Самки *Ph. obturans* паразитируют в артериальной системе жабер щуки *Esox lucius* Linnaeus, 1758. Самцы *Ph. obturans* обнаружены под серозной оболочкой плавательного пузыря (Molnár, 1976) и в стекловидном теле глаза (Moravec, 1978) этого же вида рыб. Однако самцы *Ph. rischta* и *Ph. obturans*, помимо разных хозяев, имеют разное количество и расположение хвостовых сосочков. Различаются они и по форме хвостового конца. У *Ph. rischta* он снабжен подковообразным утолщением, а у *Ph. obturans* — поперечно вытянутым, лежащим на уровне клоакального отверстия.

Несколько притупленный головной отдел самок *Ph. rischta* снабжен 4 субтерминальными выступами. Согласно Moravec (1971, 1994) каждый из них несет по два маленьких сосочка. Однако эти сосочки не отмечены на рисунках *Ph. rischta*, выполненных этим автором (Moravec, 1971, Рис. 6; 1994, Рис. 69). По нашим данным, каждый выступ несет по одному сосочку. При СЭМ исследовании нам обнаружить их не удалось. Однако они четко видны под световым микроскопом, как небольшие, покрытые тонкой кутикулой возвышения поверхности выступов, к которым подходит веточка гиподермы. Fagerholm (1982), изучивший структуру головного конца самки *Ph. rischta* СЭМ методом, также не обнаружил сосочков на субтерминальных выступах. При этом он ошибочно принял сами выступы за головные сосочки. Тем не менее, при внимательном рассмотрении фотографии, опубликованной Fagerholm (1982, Рис. 28А), обсуждаемые сосочки видны на дорсальной стороне дорсолатеральных выступов, на границе их основания и апикальной части.

У самок *Ph. rischta* выявлен сложный комплекс амфициальных отверстий. Более чем одно отверстие у амфида отмечено и у некоторых других Philometridae, в частности у *Philonema oncorhynchi* Kuitunen-Ekbaum, 1933. По данным Moravec, Nagasawa

(1999) каждый амфициальный карман у этого вида открывается двумя отверстиями, лежащими друг за другом.

Luo et al. (2004) включают *Ph. rischta* в состав рода *Philometroides* Yamaguti, 1935. Данные авторы опираются на описание *Ph. rischta*, приведенное в работе Wu (1984). В то же время, Wu (1984) принял за *Ph. rischta* какой-то вид рода *Philometroides*. Поверхность кутикулы *Philometra rischta sensu* Wu, 1984 усеяна многочисленными сосочковидными утолщениями. Наше исследование синтипов и оригинального материала *Ph. rischta* показывает, что отождествление с *Ph. rischta* нематод, отмеченных Wu (1984), является явной ошибкой. Таким образом, ошибочен и перевод *Ph. rischta* в род *Philometroides*, осуществленный Luo et al. (2004).

Благодарности

Авторы искренне благодарят своего чешского коллегу Ф. Моравека (F. Moravec), приславшего отписки своих работ.

Литература

- Казакон Б.Е. 1987. О циркуляции филометридной инвазии плотвы в озерных биоценозах Карелии // Новое в теории и практике борьбы с гельминтозами. Материалы научной конференции Всесоюзного общества гельминтологов. Вып.37. С.77–87.
- Парамонов А.А. 1963. Метод термического окрашивания нематод полихромовой синькой // Методы исследования нематод растений почвы и насекомых. М.-Л.: Изд. АН СССР. С.128–129.
- Парухин А.М. 1984. Новые виды нематод от рыб южных морей // Паразиты животных и растений. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.40–42.
- Спирidonov С.Э., Иванова Е.С. 2002. Строение поверхности кутикулы волосатиков рода *Spiniochordodes* Kirjanova, 1950 (Nematomorpha, Chordodidae) // Труды Института паразитологии РАН. Т.43. С.246–253.
- Щепкина А.М. 1978. *Thwaitia macroandri* sp. n. — паразит длинноперого тунца из Центральной Атлантики // Биология моря. No.5. С.112–114.
- Fagerholm H. 1982. Parasites of fish in Finland. VI. Nematodes // Acta Academia Aboensis. Ser. B. Vol.40. P.1–128.
- Kazakov B. 1989 Studies on the population structure of *Philometra rischta* (Nematoda: Philometridae) from roach in lakes of Karelia // Parasites of freshwater fishes of North-West Europe. Materials of the Interna-

- tional Symposium within the Program of the Soviet-Finnish Cooperation. 10-14 January 1988. Petrozavodsk. P.62-69.
- Luo D., Chen X., Fang W., Wang G. 2004. *Philometroides buirnorensis* n. sp. (Nematoda: Philometridae) from cyprinid fishes in the Buir Nur Lake on the Border of China and Mongolia // Journal of Parasitology. Vol.90. P.813-816.
- Molnár K. 1966. Life-history of *Philometra ovata* (Zeder, 1803) and *Ph. rishta* Skrjabin, 1917 // Acta Veterinaria Academiae Scientiarum Hungaricae. Vol.16. P.227-241.
- Molnár K. 1966a. On some little-known and new species of the genera *Philometra* and *Skrjabillanus* from fishes in Hungary // Acta Veterinaria Academiae Scientiarum Hungaricae. Vol.16. P.143-158.
- Molnár K. 1976. Data on the developmental cycle of *Philometra obturans* (Prenant, 1886) (Nematoda: Philometridae) // Acta Veterinaria Academiae Scientiarum Hungaricae. Vol.26. P.183-188.
- Moravec F. 1971. Nematodes of fishes in Czechoslovakia // Acta scientiarum naturalium Academiae scientiarum bohemoslovacaе — Brno. 1971. Vol.5. P.1-49.
- Moravec F. 1978. Redescription of the nematode *Philometra obturans* (Prenant, 1886) with a key to the philometrid nematodes parasitic in European freshwater fishes // Folia Parasitologica. Vol. 25. P.115-124.
- Moravec F. 1994. Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. Praha: Academia. 474p.
- Moravec F., Buron D., Roumillat W. 2006. Two new species of *Philometra* (Nematoda: Philometridae) parasitic in the perciform fish *Cynoscion nebulosus* (Sciaenidae) in the estuaries of South Carolina, USA // Folia Parasitologica. Vol.53. P.63-70.
- Moravec F., Genc E. 2004. Redescription of three *Philometra* spp. (Nematoda, Philometridae) from the gonads of marine perciform fishes of Iskenderun Bay (North-East Mediterranean), Turkey // Acta Parasitologica. Vol.49. P.31-40.
- Moravec F., Justine J. 2005. Two species of *Philometra* (Nematoda, Philometridae) from serranid fishes off New Caledonia // Acta Parasitologica. Vol.50. P.323-331.
- Moravec F., Nagasawa K. 1999. New data on the morphology of *Philonema oncorhynchi* Kuitunen-Ekbaum, 1933 (Nematoda: Dracunculoidea) from the abdominal cavity of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // Systematic Parasitology. Vol.43. P.67-74.
- Moravec F., Nagasawa K., Ogawa K. 1998. Observations on five species of philometrid nematodes from marine fishes in Japan // Systematic Parasitology. Vol.40. P.67-80.
- Moravec F., Vidal-Martínez V., Aguirre-Macedo L. 1995. *Philometra margolisi* n. sp. (Nematoda: Philometridae) from the gonads of the red grouper, *Epinephelus morio* (Pisces: Serranidae), in Mexico // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol.52. Suppl.1. P.161-165.
- Moravec F., Vidal-Martínez V., Aguirre-Macedo M., González-Solis D. 2001. First description of the male and redescription of the female of *Philometra salgadoi* Vidal-Martínez et al., 1995 (Nematoda: Philometridae) from the ocular cavity of the marine fish *Epinephelus morio* in Mexico // Parasitology Research. Vol.87. P.526-529.
- Petter A., Baudin-Laurencin F. 1986. Deux espèces du genre *Philometra* (Nematoda: Dracunculoidea) parasites de Thons // Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle. 4e Serie. Section A. Zoologie, Biologie et Ecologie Animales. T.8. P.769-775.
- Skrjabin K. 1923. *Philometra rishta* mihi, eine interessante Fischfilaria aus Sibirien // Русский гидробиологический журнал. Т.2. С.236-240.
- Wu H. 1984. The parasitic nematodes of fishes from Liao He in China // Parasitic organisms of freshwater fish of China. Beijing: Agricultural Publishing House. P.177-200.
- Wu S., Moravec F., Wang G., Nie P. 2006. First description of the male and redescription of the female of *Philometra clavaceps* Dogel and Akhmerov, 1959 (Nematoda: Philometridae), a parasite of East Asian cyprinid fish // Journal of Parasitology. Vol.92. P.380-384.