

## Мукоидные железы церкарий

**С.В. Щенков, С.А. Денисова, А.Д. Смирнова, Н.Н. Шунатова**

*Кафедра зоологии беспозвоночных, Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия.  
E-mail: sergei.shchenkov@gmail.com*

**РЕЗЮМЕ:** Мукоидные железы церкарий были открыты еще в первой половине XX века, но данных об организации и развитии мукоидного аппарата личинок трематод разных семейств, крайне мало. Статья посвящена детальному описанию морфогенеза мукоидного аппарата (совокупности развивающихся мукоидных желез и конечных продуктов их созревания) у 13 видов церкарий трематод из семейств Plagiorchiidae, Microphallidae, Pleurogenidae, Lecithodendriidae, Rencolidae, Opistorchiidae, Heterophyidae, Notocotylidae. Для сравнительного анализа организации мукоидного аппарата личинок привлечены также литературные данные по другим видам церкарий. У изученных личинок из разных морфологических групп выявлено четыре пары цитонов мукоидных желез. Они закладываются на разных этапах развития эмбриона церкарии, в зависимости от таксономической принадлежности личинки. У представителей различных семейств отличаются детали процессов созревания цитонов, размеры цитонов и порядок выведения их секрета в пластинку тегумента. Обнаружены новые типы резервуаров для накопления мукоидного секрета: ацетабулярные виргулы у церкарий семейства Lecithodendriidae и виргулоподобная структура у церкарии рода *Metorchis*. Новые данные также позволили предположить, что цитоны церкарий семейства Notocotylidae не являются компонентами мукоидного аппарата, несмотря на то, что ранее эти клетки считались мукоидными железами. В результате работы были выявлены основные эволюционные тенденции в организации мукоидного аппарата церкарий, включая плезиоморфные и апоморфные признаки, характерные для изученных семейств и подтверждающие последние молекулярно-филогенетические данные.

Как цитировать эту статью: Shchenkov S.V., Denisova S.A., Smirnova A.D., Shunatova N.N. 2019. Mucoid glands of cercariae // *Invert. Zool.* Vol.16. No.4. P.377–392. doi: 10.15298/invertzool.16.4.05

**КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА:** мукоидные железы, церкарии, трематоды, Trematoda.

## Mucoid glands of cercariae

**S.V. Shchenkov, S.A. Denisova, A.D. Smirnova, N.N. Shunatova**

*Department of Invertebrate Zoology, Saint Petersburg State University, Universitetskaya Emb., 7/9, St. Petersburg, 199034, Russia.  
E-mail: sergei.shchenkov@gmail.com*

**ABSTRACT:** Though the mucoid glands of cercariae from different digenean families were discovered in the first half of the XX century, published data on their structure and development are very scarce and insufficient. Here we concentrate on a detailed description

---

Статья посвящена памяти А.А. Добровольского.  
Paper is dedicated to the memory of A.A. Dobrovolsky.

of the mucoid apparatus (a set of developing mucoid glands and their final products) in 13 species of cercariae from Plagiorchiidae, Microphallidae, Pleurogenidae, Lecithodendriidae, Rencolidae, Opisthorchiidae, Heterophyidae and Notocotylidae families. Our recent data together with previously published results on other cercariae species served the basis for comparative analysis of mucoid apparatus structure. Only four pairs of mucoid gland cytons were registered in different morphotypes of cercariae. They are formed at different stages of cercariae development, depending on the taxa. Traits of glands maturation, their final size and the pattern of their secretion into the tegumental plate vary across digenean families. New types of reservoirs for mucoid secretion were detected: acetabular vigulae of lecitodendriid cercaria and virgula-like structure of *Metorchis* sp. In addition to it, obtained data suggested that secretory cytons of notocotylid cercariae do not belong to the mucoid apparatus and thus abandon the previous concept. Revealed evolutionary trends in the mucoid apparatus organization, including plesiomorphic and apomorphic characters of studied families are in a good agreement with recent data on molecular phylogeny of digeneans.

How to cite this article: Shchenkov S.V., Denisova S.A., Smirnova A.D., Shunatova N.N. 2019. Mucoid glands of cercariae // Invert. Zool. Vol.16. No.4. P.377–392. doi: 10.15298/invertzool.16.4.05

KEY WORDS: mucoid glands, cercariae, digeneans, Trematoda.

## Введение

Впервые мукоидные железы церкарий обнаружены Сьюэллом еще в 1922 г. (Sewell, 1922). Процессы их развития были описаны Крюйденьером в серии работ, посвященных церкариям из разных морфологических групп — Amphistomata, Gymnocephala<sup>1</sup>, Monostomata, Pleurolophocerca, Xiphidiocercariae (Kruidenier, 1947, 1949, 1951, 1953a, b, c). Крюйденьер обнаружил в туловище исследованных личинок крупные цитоны, цитоплазма которых метакроматически окра-

шивалась толуидиновым синим. По его данным, количество мукоидных желез у личинок, относящихся к разным таксонам, варьирует от одной до девяти пар клеток (Kruidenier, 1953a, b, c). Чаще всего эти клетки залегают двумя продольными рядами вдоль вентральной поверхности тела личинки, хотя у некоторых церкарий из морфологических групп Amphistomata и Gymnocephala «мукоидные железы» были отмечены и вдоль латеральных и дорсальной сторон туловища, а у моностоматных — в хвосте. По мере развития мукоидные цитоны накапливают все большее количество муцина, постоянно увеличиваясь в размерах. После окончательного созревания содержимое мукоидных желез по многочисленным отросткам перемещается в пластинку тегумента. По данным Крюйденьера, часть продуцируемого этими железами секрета идет на формирование слизистого чехла, одевающего все тело зрелой личинки.

По мере развития представлений об организации покровов трематод стало ясно, что мукоидные железы — это одна из генераций цитонов тегумента в теле церкарий (Галактионов, Добровольский, 1998 [Galaktionov,

<sup>1</sup> Упоминания о находках мукоидных желез у церкарий, представителей групп Amphistomata (сем. Paramphistomatidae) и Gymnocephala (сем. Fasciolidae), у Крюйденьера есть только в тезисах первых двух сообщений (Kruidenier, 1947, 1949). Остальные публикации посвящены другим личинкам, и в них автор больше не затрагивает вопроса о строении мукоидных желез церкарий парамфистоматид и фасциолид. Больше неизвестно подтвержденных находок желез такого типа у церкарий этих двух семейств. В работах 1953 года (Kruidenier, 1953a, b, c) автор подчеркивает очень существенные различия в организации, положении, форме и количестве мукоидных желез у фасциолидных и парамфистоматидных церкарий. На сегодняшний день известно, что описания Крюйденьера не всегда были точны из-за неверно выбранной методики визуализации мукоидных желез (см. ниже).

Dobrovolskij, 1998]). По цитоплазматическим мостикам их содержимое (основной установленный компонент которого — муцин) транспортируется в пластинку тегумента. Таким образом, секрет мукоидных желез образует не поверхностно расположенный чехол, но откладывается непосредственно в пластинку тегумента (Манафов, 1990 [Manafov, 1990]).

Покровы церкарий многих видов образуют резервуары для накопления муцина в ротовой присоске личинок — виргулы (Манафов, 2010 [Manafov, 2010]). На заре исследования этих структур предполагали, что они представляют собой складки покровов, в которых накапливается выведенный из пластинки тегумента секрет (Kruidenier, 1951; Ito, Watanabe, 1958; Гинецинская, Бхутта, 1976 [Ginetzinskaja, Bhutta, 1976]). Речь, в таком случае, идет именно о скоплении муцина кнаружи от покровов, во внешней среде. Позднее было установлено, что виргула представляет собой результат сильного разрастания наружной пластинки тегумента буккальной полости, и, вследствие увеличения своего объема, она впячивается в толщу ротовой присоски (Галактионов, 1993 [Galaktionov, 1993]; Galaktionov, Malkova, 1994). К моменту завершения морфогенеза церкарий муцин скапливается преимущественно в пределах виргулы, а его секреция не происходит.

У личинок из таксонов Plagiorchiidae, Ochaetosomatidae, Telorchiiidae по бокам от места прикрепления хвоста образуются парные симметрично расположенные инвагинации разросшихся покровов. Из-за такого расположения они и получили свое название — каудальные карманы. Они выполняют аналогичную виргуле функцию накопления секрета мукоидных желез (Краснолобова, 1987 [Krasnolobova, 1987]). У одних видов церкарий эти структуры представляют собой едва заметное впячивание покровов, в то время как у других они, разрастаясь, достигают уровня передней трети мочевого пузыря. Наиболее полно вопрос о многообразии каудальных карманов изучен Бок (Bock, 1980).

Несмотря на то, что мукоидные железы были обнаружены ещё в начале прошлого века, они изучены у очень небольшого числа видов церкарий трематод (в общей сложности описаний меньше 20). До сих пор их функция известна лишь отчасти. Обширное исследование гистохимии желез виргулидных *Cercaria adoxovirgula* Hall, 1960, *C. stenodoria* Hall et Groves, 1963 и *C. dolomeda* Hall et Groves, 1963 выполнено Ортигозой и Холлом (Ortigoza, Hall, 1963). Ими было показано, что мукоидные железы этих личинок содержат кислые мукополисахариды (основной компонент секрета), свободные липиды, а также демонстрируют положительную гистохимическую реакцию на эластин-подобный белок. У церкарий нескольких видов было изучено содержимое виргулы и мукоидных желез при помощи электронно-микроскопических и гистохимических методик. Так, у виргулидных личинок *Cercaria polypyreta* Hall et Groves, 1963, *C. apatema* Hall et Groves, 1963 и *C. dolomeda* помимо муцина обнаружен фермент N-ацетил-β-глюкозаминидаза, локализованный как в самой виргуле, так и в участках покровов рядом с ней (распределение этого фермента совпадает с распределением самого муцина) (Babu, Hall, 1975).

При описании процессов созревания мукоидных желез Крюйденьер использовал методику реконструкции по гистологическим срезам (Kruidenier, 1951, 1953a, b, c). Это привело к фактической ошибке — цитоны мукоидных желез оказались неправильно сосчитаны. Уже упоминалось, что Крюйденьер обнаружил у различных видов церкарий от одной до девяти пар цитонов. После перечисленных выше работ, мукоидным железам почти не уделяли внимания. Тем не менее, отдельные их описания присутствуют в публикациях, посвященных различным аспектам биологии личинок трематод (Добровольский, 1968 [Dobrovolskij, 1968]; Галактионов, 1993 [Galaktionov, 1993]; Галактионов, Добровольский, 1998 [Galaktionov, Dobrovolskij, 1998]). В то же время само наличие мукоидного аппарата церкарий оп-

ределяет границы нескольких подгрупп ксифидиоцеркарий. У всех тех стилетных личинок, которые лишены специализированных структур для накопления муцина, он распределяется в пластинке тегумента. Имеющиеся на сегодняшний день данные по развитию мукоидных желез и формированию структур для депонирования муцина противоречивы и отрывочны. Нашей целью является не только обобщение накопленных сведений о мукоидных железах церкарий, но и пополнение данных на ранее неизученных видах личинок.

## Материалы и методы

Все церкарии были исследованы после сбора зараженных парентитами гастропод в период с 2011 по 2019 г. Моллюски *Bythinia tentaculata* L., 1758 были собраны в р. Кристателька (Санкт-Петербург) и р. Ворскла (Белгородская обл.). Моллюски *Viviparus viviparus* L., 1758 были собраны в р. Кристателька. *Littorina littorea* L., 1758 и *Peringia ulvae* Pennant, 1777 были собраны в окрестностях УНБ СПбГУ «Беломорская» (Кандалакшский залив, Белое море, респ. Карелия). Моллюсков содержали в отдельных чашках с пресной или морской водой при +4 °С. Полученных во время эмиссии церкарий помещали на предметные стекла в небольшой капле воды и исследовали *in vivo* с помощью микроскопов Leica DM1000 и LOMO MBR-1.

Для изучения процессов развития мукоидных желез использован метод, позволяющий дифференциально выявлять муцин на основе метахроматического окрашивания толуидиновым синим (спектр поглощения образующегося комплекса ткань-краситель существенно отличается как от спектра исходного красителя, так и от спектра прочих тканевых комплексов — это и позволяет дифференциально выявлять мукополисахариды, по: Pearse, 1960). Гепатопанкреасы зараженных моллюсков были очищены от раковины и других тканей в холодном физиологическом растворе. Затем фрагменты ге-

патопанкреаса помещали на чистые обезжиренные покровные стекла для изготовления мазков. Мазки фиксировали в течение 5 минут в растворе сулемы с уксусной кислотой (1%  $\text{CH}_3\text{COOH}$  в насыщенном растворе  $\text{HgCl}_2$ ). После фиксации мазки покрывали тонким слоем 1%-ного целлоидина, высушивали на воздухе, промывали дистиллированной водой и окрашивали толуидиновым синим в течение 3–5 минут. Окрашенные мазки заключали в синтетическую смолу BioMount™ (BioGnost) для изготовления тотальных препаратов. В дальнейшем, тотальные препараты изучали на световом микроскопе Leica DM1000 с штатным рисовальным аппаратом, фотографии сделаны с использованием камеры Nikon DS Fi1.

## Результаты

В данном разделе мы приводим ранее не опубликованные нами описания дифференциации мукоидных желез 13 видов церкарий, относящихся к разным семействам.

### Сем. Plagiorchiidae

*Xiphidiocercaria* sp. VII Odening, 1962 sensu Dobrovolskij, 1968 (рис. 1А–С). На ранних стадиях морфогенеза мукоидные железы не видны. Когда зачатки ротовой и брюшной присосок уже обособлены от окружающих тканей *tunica propria*, а развивающийся хвост составляет 1/5 длины всей церкарии, впервые становится заметной слабая метахромазия — закладываются одновременно все четыре пары цитонов (рис. 1А). На участке тела между зачатками ротовой и брюшной присосок находятся две пары клеток. На уровне брюшной присоски залегает еще одна пара. Между зачатком брюшной присоски и задним концом тела расположена последняя, каудальная, пара мукоидных желез. За период морфогенеза церкарий в мукоидных железах накапливается большое количество муцина. Секрет выводится одновременно из всех пар цитонов, в основном равномерно распределяется в пластинке тегумента (рис. 1В, С). Небольшое количество концентри-

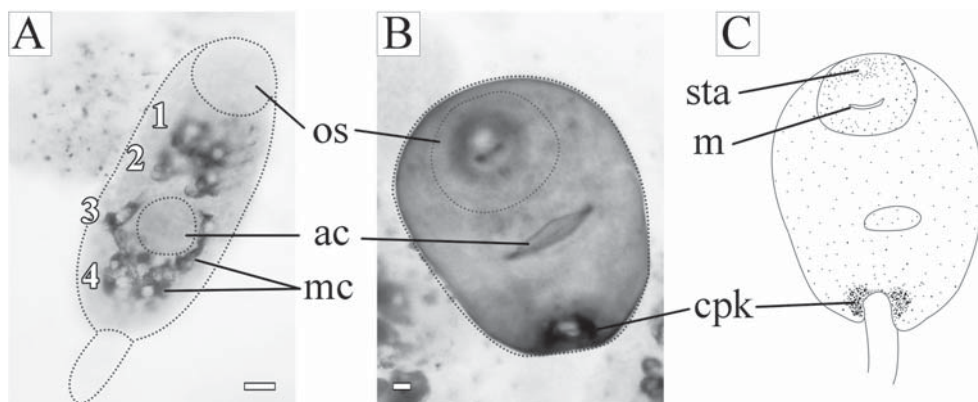


Рис. 1. Мукоидный аппарат церкарии *Xiphidiocercaria* sp. 7. А — эмбрион *Xiphidiocercaria* sp. 7 с четырьмя парами мукоидных цитонов; В — поздняя стадия развития *Xiphidiocercaria* sp. 7; С — зрелая *Xiphidiocercaria* sp. 7 (схема). Цифрами обозначены порядковые номера цитонов.

Обозначения: ac — брюшная присоска; cpk — каудальный карман; m — ротовое отверстие; mc — мукоидный цитон; os — ротовая присоска; sta — область расположения острия стилета. Масштаб 10 мкм.

Fig. 1. Mucoid apparatus of *Xiphidiocercaria* sp. 7. А — an embryo of *Xiphidiocercaria* sp. 7 with 4 pairs of mucoid cytons; В — the late stage of *Xiphidiocercaria* sp. 7 development; С — scheme of the fully developed *Xiphidiocercaria* sp. 7. Serial numbers of mucoid glands are marked.

Abbreviations: ac — ventral sucker; cpk — caudal pocket; m — mouth; mc — mucoid cyton; os — oral sucker; sta — stylet tip area. Scale bar 10  $\mu$ m.

руется в маленьких каудальных карманах церкарий.

#### Сем. Microphallidae

*Maritrema subdolum* sensu Galaktionov et Dobrovolskij, 2003 (рис. 2А–С). Все мукоидные железы становятся заметными после обособления хвостовой почки, очень интенсивно накапливают секрет (рис. 2А, В). Цитоны лежат друг за другом, передние три пары сближены, каудальная пара отдалена от остальных и находится близко к основанию хвоста. Границы клеток передних трех пар, в местах их соприкосновения друг с другом, со временем становятся неразличимыми. Задняя пара цитонов немного отстает в развитии, но быстро выравнивается в размере с остальными. Секрет выводится в пластинку тегумента сначала из первых трех пар цитонов, позднее из четвертой пары. Распределяется в цитоплазме равномерно (рис. 2С).

*Levinseniella brachisoma* sensu Galaktionov et Dobrovolskij, 2003 (рис. 2D–F). Передние

три пары мукоидных желез становятся заметны на стадии полярного эмбриона. Они лежат очень плотно друг к другу и представлены клетками небольшого размера. Последней, четвертой, пары желез на этой стадии не видно. Она появляется после формирования зачатка ротовой присоски. Передние три пары цитонов сближены, каудальная пара отдалена от остальных. Когда ротовая присоска отделяется *tunica propria*, размеры всех цитонов выравниваются (рис. 2D, E), в них накапливается большое количество муцина. В тегумент выводится сначала секрет передних желез. Из каудальной пары мукоидный секрет транспортируется, когда первые три пары клеток уже исчезают. Виргул и каудальных карманов нет (рис. 2F).

#### Сем. Pleurogenidae

*Cercaria etgesii* Shchenkov, 2012 (рис. 3А–С). Четыре пары мукоидных желез залегают непосредственно у вентральной поверхности тела церкарий (рис. 3А). Цитоны становятся заметны на стадии полярного эмбрио-

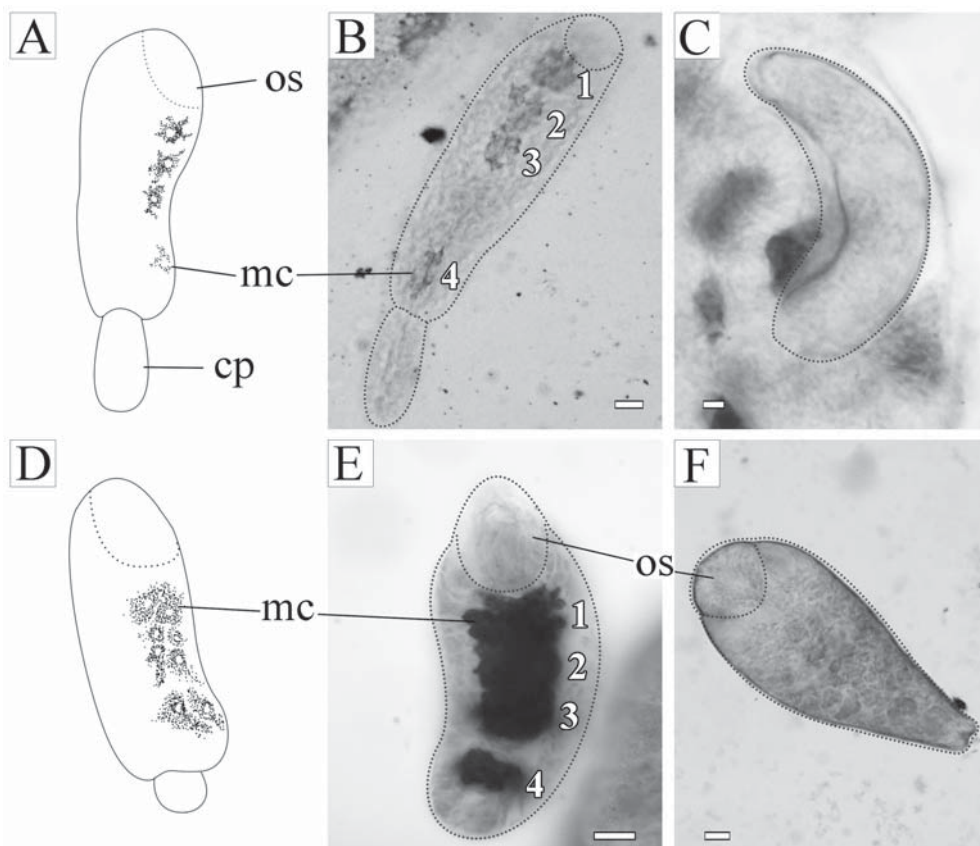


Рис. 2. Мукоидный аппарат церкарий трематод семейства Microphallidae. А–С — *Maritrema subdolum*; D–F — *Levinseniella brachysoma*. А — эмбрион церкарии *M. subdolum* с четырьмя парами мукоидных цитонов (схема, вид сбоку); В — развивающийся эмбрион церкарии *M. subdolum*; С — зрелая церкария *M. subdolum* внутри дочерней спороцисты; D — эмбрион церкарии *L. brachysoma* с четырьмя парами мукоидных цитонов (схема, вид сбоку); E — развивающийся эмбрион церкарии *L. brachysoma*; F — зрелая церкария *L. brachysoma*. Цифрами обозначены порядковые номера цитонов. Обозначения: cp — хвостовая почка; mc — мукоидный цитон; os — ротовая присоска. Масштаб 10 мкм.

Fig. 2. Mucoïd apparatus of microphallid cercariae. А–С — *Maritrema subdolum*; D–F — *Levinseniella brachysoma*. А — an embryo of *M. subdolum* cercaria with 4 pairs of mucoid cytons (scheme, lateral view); В — an embryo of *M. subdolum* cercaria; С — the late stage of *M. subdolum* cercaria development inside daughter sporocyst; D — an embryo of *L. brachysoma* with 4 pairs of mucoid cytons (scheme, lateral view); E — an embryo of *L. brachysoma* cercaria; F — the late stage of *L. brachysoma* cercaria development. Serial numbers of mucoid glands are marked.

Abbreviations: cp — caudal primordium; mc — mucoid cyton; os — oral sucker. Scale bar 10  $\mu$ m.

на. Когда зачаток ротовой присоски уже отделен от окружающих его тканей *tunica propria* и хвостовая почка составляет 1/5 длины всего тела, отчетливо различимы все пары мукоидных желез. Передние три пары клеток одинаковы по размеру и находятся между зачатками ротовой и брюшной при-

сосок. Мукоидные железы дифференцированы: передние три пары одинаковы по размеру и находятся между зачатками присосок; каудальная пара, расположенная позади брюшной присоски, крупнее остальных примерно в 1,5 раза. В дальнейшем развитие идет синхронно, но различия в размерах кле-

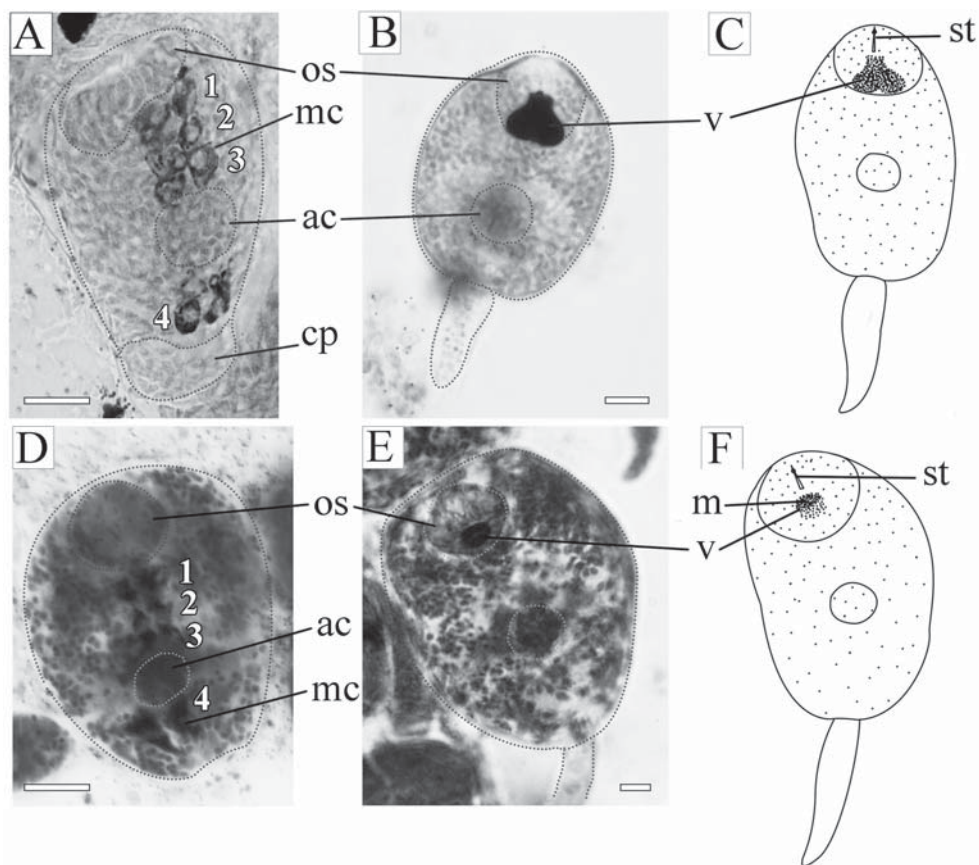


Рис. 3. Мукоидный аппарат церкарий трематод сем. Pleurogenidae. A–C — *Cercaria etgesii*; D–F — *Cercaria cristatella* H. A — эмбрион *C. etgesii* с четырьмя парами мукоидных цитонов; B — поздняя стадия развития *C. etgesii*; C — зрелая *C. etgesii* (схема); D — эмбрион *C. cristatella* H с четырьмя парами мукоидных цитонов; E — поздняя стадия развития *C. cristatella* H; F — зрелая *C. cristatella* H (схема). Цифрами обозначены порядковые номера цитонов.

Обозначения: ac — брюшная присоска; cp — хвостовая почка; m — ротовое отверстие; mc — мукоидный цитон; os — ротовая присоска; st — стилет; v — виргула. Масштаб 10 мкм.

Fig. 3. Mucoid apparatus of pleurogenid cercariae. A–C — *C. etgesii*; D–F — *C. cristatella* H. A — an embryo of *C. etgesii* with 4 pairs of mucoid cytons; B — the late stage of *C. etgesii* development; C — scheme of the fully developed *C. etgesii*; D — an embryo of *C. cristatella* H with 4 pairs of mucoid cytons; E — the late stage of *C. cristatella* H development; F — scheme of the fully developed *C. cristatella* H. Serial numbers of mucoid glands are marked.

Abbreviations: ac — ventral sucker; cp — caudal primordium; m — mouth; mc — mucoid cyton; os — oral sucker; st — stylet; v — virgula. Scale bar 10  $\mu$ m.

ток сохраняются до вывода секрета в пластинку тегумента. Выведение секрета из всех цитонов начинается и заканчивается одновременно. Лишь очень небольшое количество секрета распределяется в пластинке тегумента, основной же его объем сосредотачивается в виргуле (рис. 3B, C).

*Cercaria cristatella* H Shchenkov *et al.*, 2019 (рис. 3D–F). На стадии полярного эмбриона синхронно закладываются все мукоидные железы. В постацетабулярной зоне залегает только одна пара крупных цитонов, все остальные железы располагаются между ротовой и брюшной присосками (рис. 3D).

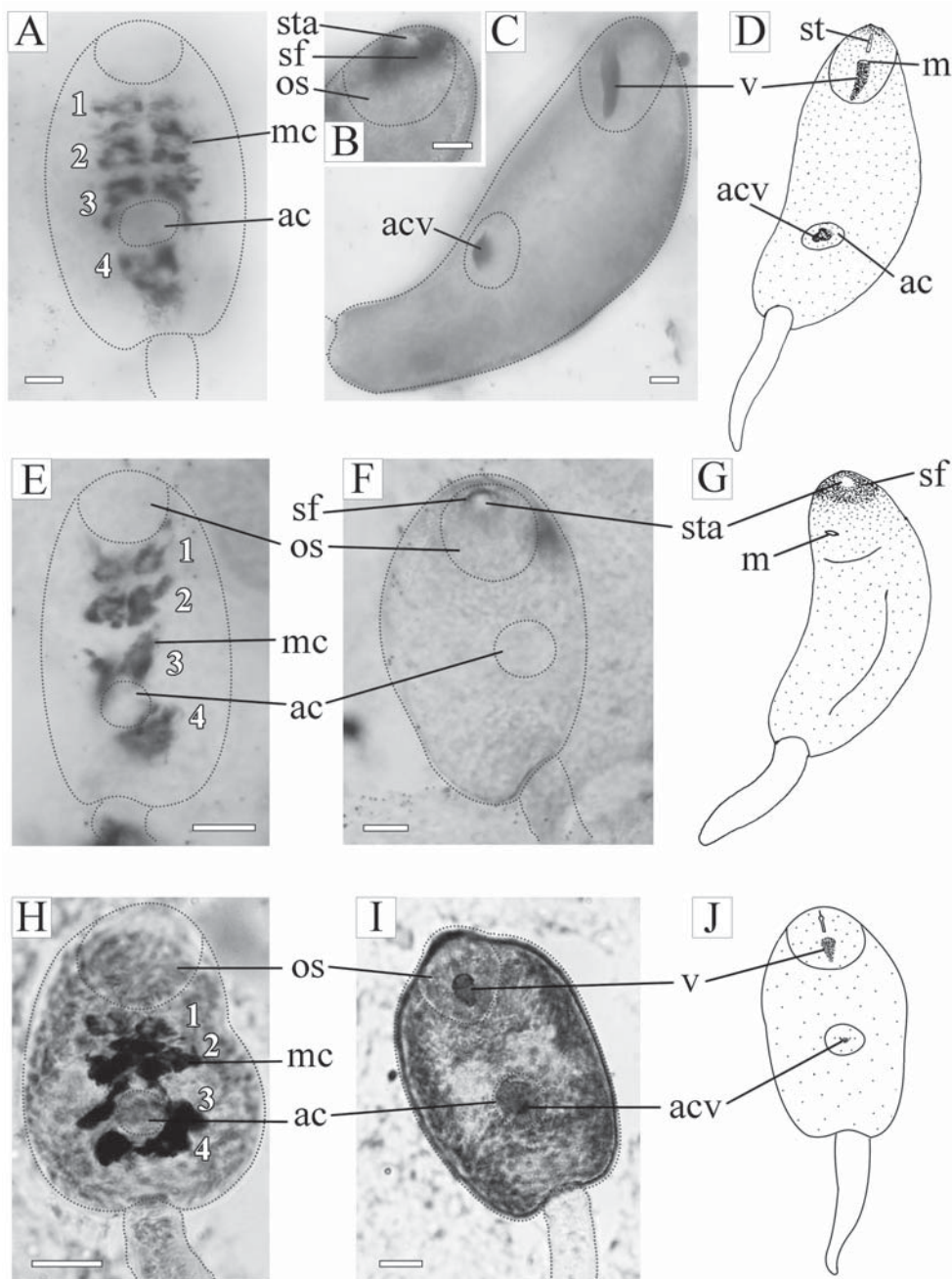


Рис. 4. Мукоидный аппарат церкарий трематод семейства Lecithodendriidae. А–D — *Cercaria cristatella* А; Е–G — *Cercaria vorskla* IV; H–J — *Cercaria vivipara* l. А — эмбрион *C. cristatella* А с четырьмя парами мукоидных цитонов; В — передний конец тела позднего эмбриона *C. cristatella* А; С — поздняя стадия развития *C. cristatella* А; D — зрелая *C. cristatella* А (схема); Е — эмбрион *C. vorskla* IV с четырьмя парами мукоидных цитонов; F — поздняя стадия развития *C. vorskla* IV; G — зрелая *C. vorskla* IV (схема); H — эмбрион *C. vivipara* l с четырьмя парами мукоидных цитонов; I —



Преацетабулярные цитоны меньше постацетабулярных, в них накапливается небольшое количество мукоидного секрета. Выведение муцина начинается с передних трех пар цитонов, в последнюю очередь этот процесс затрагивает заднюю пару мукоидных желез. Муцин распределяется в пластинке тегумента, лишь часть его концентрируется в небольшой нелопастной виргуле (рис. 3Е, F).

#### Сем. Lecithodendriidae

*Cercaria cristatella* A Shchenkov *et al.*, 2019 (рис. 4А–D). Четыре пары мукоидных желез закладываются одновременно на стадии полярного эмбриона. Развитие всех цитонов протекает синхронно. Зачаток брюшной присоски отделяет заднюю пару цитонов от остальных (рис. 4А). За период морфогенеза церкарий в мукоидных железах накапливается большое количество секрета. Когда все основные органы личинки почти сформированы, секрет транспортируется в пластинку тегумента сначала из передней пары цитонов, а когда они почти полностью опустошаются — из остальных. Большое количество муцина остается равномерно распределено в самой пластинке тегумента тела церкарий. При этом в тегументе дорсальной поверхности передней четверти тела появляется своеобразное «поле» муцина, вытянутое в поперечном направлении (рис. 4В). В ротовой присоске личинок этого вида трематод формируется простая нелопастная виргула (рис. 4С, D). Одновременно на дне

брюшной присоски образуется утолщение тегумента, заполненное мукоидным секретом — образуется ацетабулярная виргула (рис. 4С, D). Интенсивность окрашивания тегумента внутри брюшной присоски такая же, как в виргуле.

*Cercaria vorskla* IV Shchenkov *et al.*, 2019 (рис. 4Е–G). Мукоидные железы становятся заметны уже на стадии полярного эмбриона, все одновременно. В преацетабулярной зоне расположены три пары мукоидных желез, одна пара залегает позади зачатка брюшной присоски (рис. 4Е). В них накапливается среднее количество муцина. Выведение секрета начинается синхронно из всех цитонов. Сначала муцин распространяется в сторону участков тегумента, расположенных дорсально. После этой (очень короткой по времени) стадии муцин устремляется в сторону переднего конца туловища. Секрет накапливается в тегументе, покрывающем передний конец тела личинок — здесь он образует «кольцо» вокруг острия стилета (рис. 4F, G). Виргулы, каудальных карманов или иных утолщений тегумента у этого вида церкарий не образуется.

*Cercaria vivipara* 1 Shchenkov *et al.*, 2019 (рис. 4H–J). На стадии полярного эмбриона у вентральной поверхности развивающейся личинки становятся заметны одновременно вторая, третья и четвертая пары цитонов мукоидных желез. Когда зачаток ротовой присоски отделяется *tunica propria*, проявляется муцин в цитонах первой пары. Топография желез аналогична таковой у предыду-

поздняя стадия развития *C. vivipara* 1; J — зрелая *C. vivipara* 1 (схема). Цифрами обозначены порядковые номера цитонов.

Обозначения: ac — брюшная присоска; acv — ацетабулярная виргула; m — ротовое отверстие; mc — мукоидный цитон; os — ротовая присоска; sf — секреторное поле; st — стилет; sta — область расположения острия стилета; v — виргула. Масштаб 10 мкм.

Fig. 4. Mucooid apparatus of lecitodendriid cercariae. A–D — *Cercaria cristatella* A; E–G — *Cercaria vorskla* IV; H–J — *Cercaria vivipara* 1. A — an embryo of *C. cristatella* A with 4 pairs of mucooid cytons; B — anterior end of late embryo body of *C. cristatella* A; C — the late stage of *C. cristatella* A development; D — scheme of the fully developed *C. cristatella* A; E — an embryo of *C. vorskla* IV with 4 pairs of mucooid cytons; F — the late stage of *C. vorskla* IV development; G — scheme of the fully developed *C. vorskla* IV; H — an embryo of *C. vivipara* 1 with 4 pairs of mucooid cytons; I — the late stage of *C. vivipara* 1 development; J — scheme of the fully developed *C. vivipara* 1. Serial numbers of mucooid glands are marked. Abbreviations: ac — ventral sucker; acv — acetabular virgula; m — mouth; mc — mucooid cyton; os — oral sucker; sf — secretory field; st — stylet; sta — stylet tip area; v — virgula. Scale bar 10  $\mu$ m.

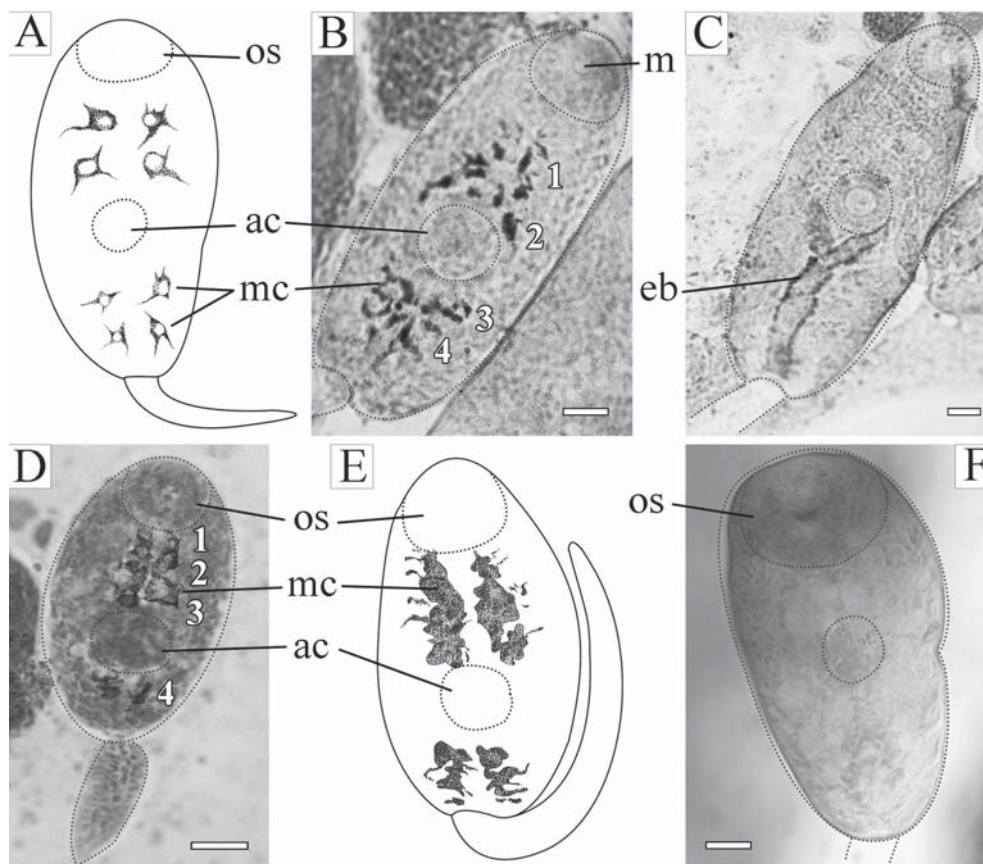


Рис. 5. Мукоидный аппарат церкарий трематод надсемейства Microphalloidea. А–С — *Cercaria parvicaudata*; D–F — *Cercaria nigrospora*. А — эмбрион *C. parvicaudata* с четырьмя парами мукоидных цитонов (схема); В — отростки мукоидных цитонов в теле эмбриона *C. parvicaudata*; С — поздняя стадия развития *C. parvicaudata*; D — эмбрион *C. nigrospora* с четырьмя парами мукоидных цитонов; Е — отростки мукоидных цитонов в теле эмбриона *C. nigrospora* (схема); F — поздняя стадия развития *C. nigrospora*. Цифрами обозначены порядковые номера цитонов.

Обозначения: ac — брюшная присоска; eb — мочевого пузыря; m — ротовое отверстие; mc — мукоидный цитон; os — ротовая присоска. Масштаб: 10 мкм.

Fig. 5. Mucoid apparatus of other microphaloid cercariae. A–C — *Cercaria parvicaudata*; D–F — *Cercaria nigrospora*. A — scheme of *C. parvicaudata* embryo with 4 pairs of mucoid cytons; B — mucoid processes in *C. parvicaudata* embryo body; C — the late stage of *C. parvicaudata* development; D — an embryo of *C. nigrospora* with 4 pairs of mucoid cytons; E — scheme of mucoid processes in *C. nigrospora* embryo body; F — the late stage of *C. nigrospora* development. Serial numbers of mucoid glands are marked.

Abbreviations: ac — ventral sucker; eb — excretory bulb; m — mouth; mc — mucoid cyton; os — oral sucker. Scale bar 10  $\mu$ m.

щего объекта. Во всех цитонах накапливается большое количество секрета. Сначала муцин выводится из самой передней пары цитонов, позднее — из остальных. В теле зрелой личинки мукоидный секрет распре-

деляется в пластинке тегумента, в секреторном поле на дорсальной поверхности передней части тела, в виргуле и в ацетабулярной виргуле на дне брюшной присоски (рис. 4I, J).

## Сем. Rencolidae

*Cercaria parvicaudata* Stunkard et Shaw, 1931 (рис. 5A–C). Мукоидные железы синхронно закладываются на очень поздних этапах морфогенеза личинок, когда все основные зачатки органов и систем органов уже сформированы, а длина развивающегося хвоста превышает 1/2 длины тела церкарий. В преацетабулярной, и в постацетабулярной зонах залегают по две пары мукоидных цитонов (рис. 5A). Накапливается небольшое количество секрета, цитоны за весь период морфогенеза так и не достигают больших размеров. Выведение секрета начинается одновременно из всех пар цитонов (рис. 5B). Муцин распределяется равномерно в пластинке тегумента тела личинок (рис. 5C). Никаких специализированных участков тегумента (виргул, каудальных карманов) у церкарий этого вида трематод нет.

*Microphalloidea insertae sedis*

*Cercaria nigrospora* Wergun, 1957 (рис. 5D–F). Мукоидные железы закладываются на поздних этапах морфогенеза (рис. 5D). Когда зачатки ротовой и брюшной присосок уже изолированы *tunica propria*, а длина хвоста составляет не менее 1/4 от длины тела, становятся заметны передние три пары желез. Они все залегают в преацетабулярной зоне развивающейся личинки. Немного позднее появляется постацетабулярная, четвертая пара. Размеры пре- и постацетабулярных цитонов быстро выравниваются и на всех последующих стадиях не отличаются. В цитонах накапливается большое количество секрета, все железы развиваются синхронно. Выведение муцина начинается одновременно из всех цитонов (рис. 5E). У зрелой личинки секрет мукоидных желез равномерно распределен в пластинке тегумента, не образуется ни виргул, ни каудальных карманов (рис. 5F).

## Сем. Opisthorchiidae

*Metorchis* sp. sensu Vyshkvartseva, 1969 (рис. 6A–D). У церкарий *Metorchis* sp. мукоидные железы становятся видимыми на очень

поздних этапах развития личинок, когда ротовая присоска уже почти полностью сформирована, длина хвоста превышает длину тела примерно в 1,5 раза, и отчетливо читаются железы проникновения. Вдоль вентральной стороны тела церкарий закладываются одновременно все четыре пары цитонов мукоидных желез (рис. 6A). В них накапливается очень небольшое количество муцина. Его синтез полностью завершается, когда вокруг ядер цитонов появляется едва различимая на тотальных препаратах кромка секрета. Почти сразу после выведения секрета в пластинку тегумента на дорсальной стороне ротовой присоски церкарий появляется небольшое утолщение покровов, которое демонстрирует яркое метахроматическое окрашивание — формируется структура, сходная с виргулой стилетных личинок (рис. 6B, C). Она состоит из четырех очень маленьких лопастей, которые плотно примыкают друг к другу, и таким образом выстраиваются в поперечную линию на переднем конце тела церкарии (рис. 6D).

## Сем. Heterophyidae

*Cryptocotyle* sp. sensu Galaktionov et Dobrovolskij, 2003 (рис. 6E–G). Мукоидные железы церкарий *Cryptocotyle* sp. в количестве четырех пар различимы только на поздних этапах развития. Залегают друг за другом с одинаковым интервалом вдоль вентральной стороны тела (рис. 6E, F). Объем секрета настолько мал, что цитоны едва различимы. Мукоидные железы исчезают, так и не накопив большого количества секрета. Он весь переходит в отростки цитонов в виде отдельных капель. Секрета оказывается настолько мало, что он не придает скольконибудь выраженной окраски тегументу церкарий (рис. 6G).

## Сем. Notocotylidae

*Notocotylus* sp. sensu Galaktionov et Dobrovolskij, 2003 (рис. 6H–J). В теле церкарий выявляются звездчатые клетки с зернистой цитоплазмой (рис. 6H). Они становятся заметны довольно поздно, когда все органы и

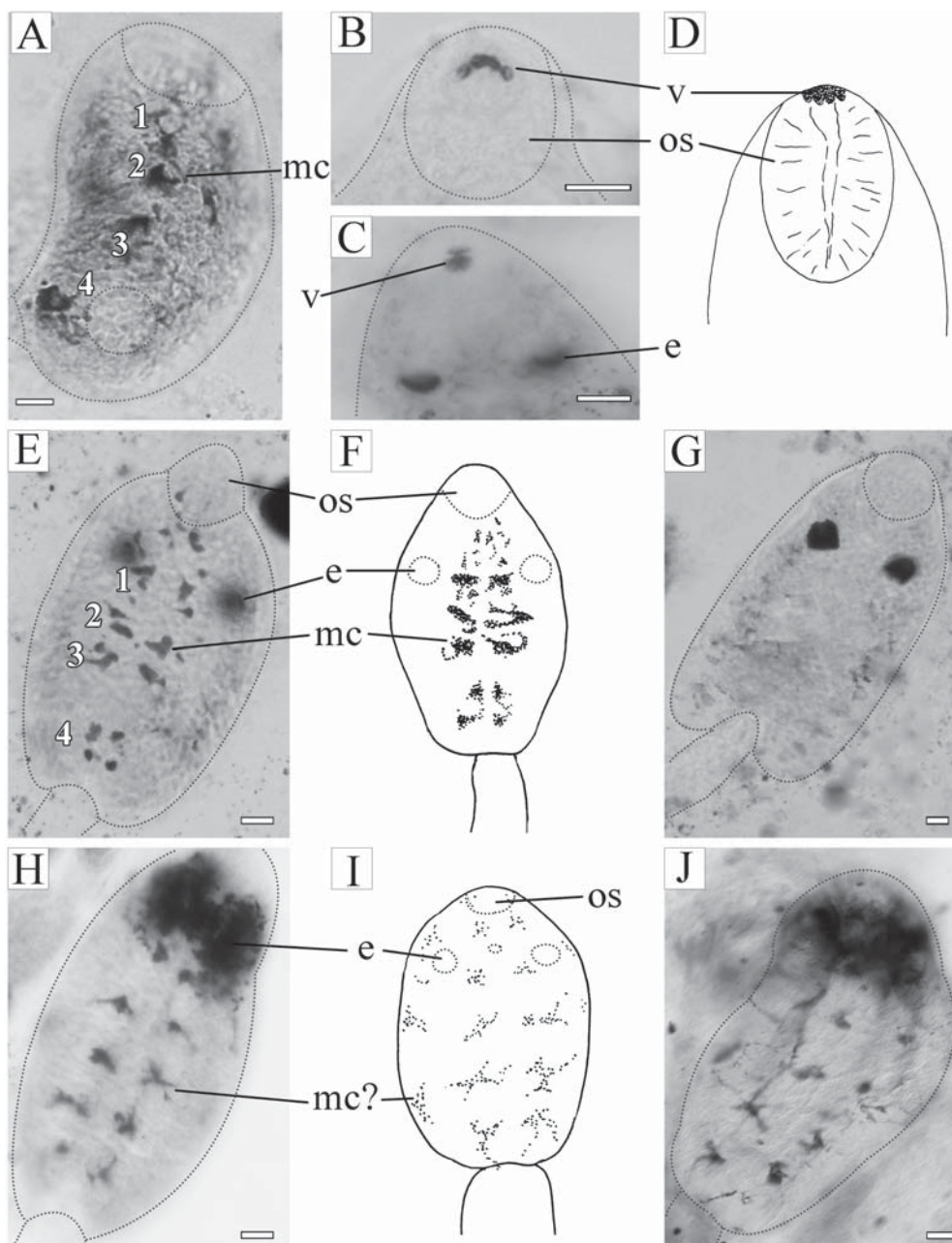


Рис. 6. Мукоидный аппарат церкарий трематод семейств Opistorchiidae, Heterophyidae, Notocotylidae. A–D — *Metorchis* sp.; E–G — *Cryptocotyle* sp.; H–J — *Notocotylus* sp. A — эмбрион церкарии *Metorchis* sp. с четырьмя парами мукоидных цитонов; B — передний конец тела эмбриона церкарии *Metorchis* sp.; C — передний конец тела зрелой церкарии *Metorchis* sp. Вид с дорзальной стороны; D — схематическое изображение «виргулы» церкарии *Metorchis* sp.; E — эмбрион церкарии *Cryptocotyle* sp. с четырьмя парами мукоидных цитонов; F — эмбрион церкарии *Cryptocotyle* sp. с четырьмя парами мукоидных цитонов (схема); G — зрелая церкария *Cryptocotyle* sp.; H — вентральные

системы органов почти сформированы, а длина развивающегося хвоста равна или немного превышает длину тела. Эти клетки в большом количестве попарно залегают близко к пластинке тегумента. Стабильно идентифицируются пять пар цитонов, расположенных вентрально вдоль средней линии тела церкарий, и от двух до четырех пар латеральных цитонов (рис. 6J). Позднее выявляются цитоны и в хвосте личинок. Для содержимого цитонов не характерна метакромазия. Несмотря на относительно небольшой размер, многочисленные цитоны накапливают среднее количество секрета. Его выведение начинается одновременно из вентральных и латеральных пар клеток, а позднее и из клеток хвоста. Никаких следов метакромазии в тегументе зрелых церкарий нет, как и виргул или каудальных карманов.

## Обсуждение

Единственным ученым, посвятившим мукоидным железам полноценную серию работ, был Крюйденьер (Kruidenier, 1947, 1949, 1951, 1953a, b, c). К сожалению, для реконструкции строения и положения мукоидных цитонов он использовал только серии гистологических срезов. Данный метод является не самым удачным, поскольку форма мукоидных желез, особенно в период выведения секрета в пластинку тегумента, очень сложна и не может быть точно прослежена по серии срезов. Так, Крюйденьер утверж-

дал, что количество мукоидных желез у *Cercaria longistyla* McCoy 1929, *C. isocotylea* Cort, 1914 и еще ряда видов ксифидиоцекрарий составляет шесть пар (Kruidenier, 1953c). Методически более точные гистохимические исследования церкарий, относящихся к семействам Telorchiiidae и Plagiorchiidae, дали иные результаты (см. ниже) (Добровольский, 1967, 1971 [Dobrovolskij, 1967, 1971]). Правильно установить количество мукоидных желез удалось, только сменив саму методику окрашивания церкарий. В поздних работах гистохимическими красителями обрабатывали не гистологические срезы, а мазки, приготовленные из гепатопанкреаса зараженных моллюсков. Это дает возможность рассмотреть цитоны мукоидных желез целиком и избавляет от необходимости восстанавливать их сложную форму. Более того, появляется возможность проследить весь морфогенез мукоидного аппарата от закладки цитонов до завершения транспортировки секрета у зрелых церкарий.

Развитие мукоидных желез протекает сходно у представителей изученных семейств. Все церкарии обладают четырьмя парами мукоидных желез, которые всегда располагаются у вентральной поверхности тела личинок. Единственное исключение — церкарии семейства Notocotylidae, однако идентичность выявляемых у них цитонов мукоидным железам не доказана (см. ниже).

Самые маленькие мукоидные железы характерны для представителей семейств

---

звездчатые цитоны эмбриона церкарии *Notocotylus* sp.; I — звездчатые цитоны эмбриона церкарии *Notocotylus* sp. (схема); J — латеральные и вентральные цитоны эмбриона церкарии *Notocotylus* sp. Цифрами обозначены порядковые номера цитонов.

Обозначения: e — глаз; mc — мукоидный цитон; os — ротовая присоска; v — виргула. Масштаб 10 мкм.

Fig. 6. Mucoid apparatus of opistorchiid, heterophyid and notocotylid cercariae. A–D — *Metorchis* sp.; E–G — *Cryptocotyle* sp.; H–J — *Notocotylus* sp. A — an embryo of *Metorchis* sp. cercaria with 4 pairs of mucoid cytons; B — anterior end of *Metorchis* sp. cercaria embryo; C — anterior end of the late stage of *Metorchis* sp. cercaria development. View from the dorsal side; D — scheme of 'virgula' in oral sucker of *Metorchis* sp. cercaria; E — an embryo of *Cryptocotyle* sp. cercaria with 4 pairs of mucoid cytons; F — scheme of mucoid glands in *Cryptocotyle* sp. cercaria embryo; G — the late stage of *Cryptocotyle* sp. cercaria development; H — cytons in *Notocotylus* sp. cercaria embryo; I — scheme of mucoid-like cytons in *Notocotylus* sp. cercaria embryo; J — the ventral and the lateral cytons in *Notocotylus* sp. cercaria embryo. Serial numbers of mucoid glands are marked.

Abbreviations: e — eye-spot; mc — mucoid cyton; os — oral sucker; v — virgula. Scale bar 10 μm.

Heterophyidae и Opisthorchiidae. Ранее, у личинок семейства Heterophyidae описывали пять пар мукоидных желез, в то время как у представителя семейства Opisthorchiidae их вовсе не удавалось идентифицировать (Сохранская, 1994, [Sokhranskaya, 1994]; Ito, Watanabe, 1958). У церкарий *Metorchis* sp. есть уникальная черта — наличие виргулоподобной структуры в ротовой присоске (рис. 6B–D). Пока неизвестно, насколько широко эта особенность строения распространена среди церкарий подотряда Opisthorchiata. Но само ее наличие указывает на независимое формирование функционального аналога виргулы — как на результат накопления мукоидного секрета в тегументе ротовой присоски.

У церкарий семейств Plagiorchiidae и Telorchiidae мукоидные железы закладываются, созревают и выводят секрет синхронно, накапливая очень большое количество муцина (Добровольский, 1967, 1971 [Dobrovolskij, 1967, 1971]). В зависимости от наличия или отсутствия каудальных карманов, мукоидный секрет либо равномерно распределяется в пластинке тегумента, либо, в дополнение к этому, концентрируется и в каудальных карманах. Степень развития каудальных карманов значительно варьирует у разных видов от едва заметных вдавлений тегумента до хорошо оформленных складок. По сути, процесс увеличения каудальных карманов аналогичен увеличению виргул лецитодендриид и плеуроценид (Манаров, 2010 [Manarov, 2010]).

Как и представители семейств Opisthorchiidae и Heterophyidae, церкарии семейства Rencolidae обладают очень слабо развитыми мукоидными железами: в цитонах формируется крайне мало секрета, который выводится в пластинку тегумента синхронно и равномерно распределяется по ее цитоплазме. Выраженное отличие *C. parvicaudata* от остальных изученных церкарий Microphalloidea заключается только в положении желез — две пары цитонов залегают непосредственно позади брюшной присоски (рис. 5A). Во всех остальных случаях

позади брюшной присоски оказывается одна пара клеток.

У *Cercaria baushii* 6 Shchenkov, 2012 (семейство Prosthogonimidae) выражена гетерохрония закладки мукоидных желез (Щенков, 2012 [Shchenkov, 2012]): первой отчетливо выявляется постацетабулярная пара цитонов, она же опережает в развитии остальные. Так же, как у *C. parvicaudata*, у *C. baushii* 6 не образуется ни виргул, ни каудальных карманов — весь секрет равномерно распределен в пластике тегумента.

Мукоидные железы церкарий сем. Pleurogenidae накапливают достаточно большое количество секрета, при этом проявляется асинхронность как в интенсивности синтеза муцина в разных парах цитонов, так и при его выведении в пластинку тегумента. У обоих исследованных видов есть виргула: у *C. cristatella* H она невелика по размеру (рис. 3E), а у *C. etgesii*, напротив, представляет собой крупный двулопастной грушевидный орган (рис. 3B), в котором концентрируется большая часть муцина. Наличие у *C. cristatella* H нелопастной виргулы расширяет представления о вариантах организации мукоидного аппарата у церкарий семейства Pleurogenidae, т.к. до настоящего момента среди представителей этого семейства были известны только личинки с грушевидным органом.

Для церкарий семейства Lecithodendriidae характерна гетерохрония как в закладке цитонов мукоидных желез, так и в порядке выведения их секрета в пластинку тегумента. Широкий спектр типов виргул лецитодендриид не исчерпывает всего многообразия конструкций, используемых представителями этого таксона для депонирования мукоидного секрета. Так личинки *C. cristatella* A и *C. vivipara* 1 обладают утолщением на дне брюшной присоски (рис. 4C–D, I–J) — ацетабулярной виргулой. Подобная конструкция является уникальной.

У двух изученных нами видов церкарий из семейства Microphallidae порядок выведения секрета из цитонов одинаков; большое количество муцина всегда равномерно

распределяется в пластинке тегумента, цитоплазма которой окрашивается очень интенсивно.

Содержимое цитонов, выявленных толлуидиновым синим в теле церкарий семейства *Notocotylidae* (рис. 6H–J), не дает метакроматической окраски, характеризующей мукоидный секрет (Pearse, 1960). Количество этих клеток в несколько раз превышает стабильно выявляемые четыре пары цитонов у остальных церкарий. Цитоны нотокотилид расположены не только вдоль вентральной, но и вдоль латеральных сторон тела и, кроме того, различимы в хвосте личинок (Ito, Watanabe, 1959). Хвосты церкарий остальных видов всегда лишены как самих мукоидных цитонов, так и мукоидного секрета в пластинке тегумента. Все эти особенности ставят под сомнение наличие мукоидного аппарата у церкарий семейства *Notocotylidae*.

Развитие мукоидных желез представляет собой сложный динамичный процесс, который начинается с их закладки и завершается депонированием секрета в пластинке тегумента. К сожалению, процессы закладки, дифференциации и созревания мукоидных желез, а также выведения мукоидного секрета и его перераспределения в пластинке тегумента принято анализировать отдельно. При этом многие особенности развития мукоидных желёз ускользают от внимания исследователей. На наш взгляд, некорректно отдельно рассматривать ранние и поздние этапы созревания мукоидных желез. Только совместное описание перечисленных выше процессов дает полное представление о многообразии путей формирования структур, служащих для накопления муцина у зрелых церкарий. И лишь данные о развитии мукоидных желез могут дать целостное представление о многообразии сложного мукоидного аппарата церкарий.

Церкарии всех изученных таксонов (кроме семейства *Notocotylidae*) обладают четырьмя парами мукоидных желез. До настоящего момента аналогичные результаты были получены только для личинок *Plagi-*

*orchiiidae*, *Telorchiidae*, *Microphallidae* (Галлактионов, Добровольский, 2003 [Galaktionov, Dobrovolskij, 2003]; Добровольский, 1967, 1971 [Dobrovolskij, 1967, 1971]). Мы полагаем, что синхронная закладка мукоидных желёз на поздних этапах морфогенеза личинок, отсутствие дифференциации по размеру, синхронное выведение секрета в пластинку тегумента из всех цитонов мукоидных желез следует рассматривать как плезиоморфные черты, характерные для представителей таксонов, занимающих базальное положение по отношению к плагиорхиидам — согласно данным Соколова и Щенкова, это семейства *Heterophyidae* и *Opisthorchiidae* (Sokolov, Shchenkov, 2017). У представителей эволюционно продвинутой группы *Microphalloidea* (семейства *Renicolidae*, *Microphallidae*, *Prosthogonimidae*) отсутствуют виргулы и каудальные карманы, что, на наш взгляд, является результатом высокой специализации личинок. Однако нельзя исключать, что эта особенность строения личинок отражает наличие плезиоморфных черт, характерных для церкарий базальных по отношению к *Microphalloidea* таксонов.

В то же время, такие особенности, как очень ранняя и асинхронная закладка цитонов желез, накопление разного количества муцина и асинхронное выведение секрета в пластинку тегумента также представляют собой апоморфные черты в организации мукоидного аппарата.

#### Благодарности

Авторы выражают признательность Андрею Александровичу Добровольскому, который принял самое непосредственное участие в подготовке рукописи к печати, но так и не увидел ее изданной. Исследование поддержано грантом РФФИ № 18-34-00632.

#### Список литературы

- Babu J., Hall J.E. 1975. Histochemistry of hydrolytic enzymes of virgulate xiphidocercariae // *J. Parasitol.* Vol.61. No.5. P.877–881.
- Bock D. 1980. Cercarien und Parthenitae aus Süßwasserschnecken des Naturreservates 'Obedska bara' bei

- Belgrad (Jugoslawien). Hamburg: University of Hamburg. 139 S.
- Dobrovolskij A.A. 1967. [The life-cycle of *Macrodera longicollis* Abildgaard, 1788, Luhe, 1909 (Trematoda, Ochetsomatoidea)] // Vestnik Len. Gos. Univers. Vol.15. P.9–20 [in Russian].
- Dobrovolskij A.A. 1968. [The life-cycle of *Paralepoderma cloacicola* Lühe, 1909, Dollfus, 1950 (Trematoda: Plagiorchiidae)] // Vestnik Len. Gos. Univers. Vol.24. No.9. P.28–38 [in Russian].
- Dobrovolskij A.A. 1971. [The life-cycles of some species of trematodes of family Telorchidae and Plagiorchiidae]. Doctoral Dissertation. Leningrad. 192 p. [In Russian]
- Galaktionov K.V. 1993. [Life cycles of trematodes as components of ecosystems (an attempt of analysis by example of representatives of family Microphallidae)]. Kola Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences Publ. Apatity. 190 p. [In Russian]
- Galaktionov K.V., Dobrovolskij A.A. 1998. [The origin and evolution of trematode life cycles]. Sankt-Petersburg: Nauka. 404 p. [In Russian]
- Galaktionov K.V., Dobrovolskij A.A. 2003. The biology and evolution of trematodes: an essay on the biology, morphology, life cycles, transmissions, and evolution of digenetic trematodes. Kluwer Academic Publishing. London. 594 p.
- Galaktionov K.V., Malkova I.I. 1994. The gland of trematode cercariae of family Microphallidae Travassos, 1920 // Intern. J. Parasitol. Vol.24. No.4. P.595–604.
- Ginetzinskaja T.A., Bhutta M.Sh. 1976. [Glands of cercariae and the main trends of their evolution] // Parazitologiya. Vol.10. No.4. P.338–345 [in Russian].
- Ito J., Watanabe K. 1958. On the cercaria of *Centrotestus armatus* (Tanabe, 1922) Yamaguti, 1933, especially on its mucoid gland (Heterophyidae, Trematoda) // Jpn. J. Med. Sci. Biol. Vol.11. P.21–29.
- Ito J., Watanabe K. 1959. Studies on mucoid glands in the cercaria of *Notocotylus magniovatus* Yamaguti, 1934 (Notocotylidae, Trematoda) // Jpn. J. Med. Sci. Biol. Vol.12. No.3. P.139–143.
- Krasnolobova T.A. 1987. [Trematodes of the fauna of the USSR. Genus *Plagiorchis*]. Moscow: Nauka. 164 p. [In Russian]
- Kruidenier F.J. 1947. Mucin in developing digenetic Trematodes // J. Parasitol. Vol.33. No.6. P.12–13.
- Kruidenier F.J. 1949. Mucoid glands in *Fasciola hepatica* L., 1758 cercariae // J. Parasitol. Vol.35. No.6. P.20–21.
- Kruidenier F.J. 1951. The formation and function of mucoids in virgulate cercariae, including a study of the virgula organ // Amer. Midl. Nat. Vol.46. No.3. P.660–683.
- Kruidenier F.J. 1953a. The formation and function of mucoids in cercariae: Monostome cercariae // Trans. Amer. Micr. Vol.72. No.1. P.57–67.
- Kruidenier F.J. 1953b. Studies on the formation and function of mucoid glands in cercariae: Opisthorchoid cercariae // J. Parasitol. Vol.39. No.4. P.385–391.
- Kruidenier F.J. 1953c. Studies on the formation and function of mucoids in cercariae: Non-virgulate Xiphidiocercariae // Amer. Midl. Natur. Vol.50. No.2. P.382–396.
- Manafov A.A. 1990. [Fauna of parthenitae and cercariae of the mollusc *Melanopsis praemorza* L., 1758 from northern Azerbaijan]. Dep. VINITI. Moscow. No.4360–B90. 168 p. [In Russian]
- Manafov A.A. 2010. [Parthenites and cercariae of trematodes of the mollusc *Melanopsis praemorza* L., 1758 in the Middle Kura river in Azerbaijan]. NURLAR. Baku. 260 p. [In Russian]
- Ortigoza R.O., Hall J.E. 1963. Studies on the glandular apparatus and secretions of virgulate xiphidiocercariae. I. Intravital and histochemical data // Exp. Parasitol. Vol.14. No.2. P.160–177.
- Pearse A.G.E. 1960. Histochemistry: theoretical and applied. London: Churchill, Ltd. 998 p.
- Sewell R.B.S. 1922. *Cercariae Indica* // Indian J. Med. Res. Vol.10. No.1. P.1–370.
- Shchenkov S.V. 2012. [Morphology and taxonomy of two new cercariae of the group microcotylae] // Parazitologiya. Vol.46. No.1. P.16–26 [in Russian].
- Sokhranskaya J. 1994. [The gland cells of cercariae of some species of trematodes from the order Heterophyata and Plagiorchiata] // Parazitologiya. Vol.28. No.5. P.79–94 [in Russian].
- Sokolov S.G., Shchenkov S.V. 2017. Phylogenetic position of the family Orientocreadiidae within the superfamily Plagiorchioidea (Trematoda) based on partial 28S rDNA sequence // Parasitol. Res. Vol.116. No.10. P.2831–2844.

Отв. редакторы Н.М. Бисерова, Е.Н. Темерева