

**ПРЕСНОВОДНЫЕ ТРЕМАТОДЫ РОДА *Sanguinicola* (Digenea: Apogocotylidae)
В ЕВРОПЕ: РАСПРОСТРАНЕНИЕ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО ХОЗЯЕВАМ,
ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗАРАЖЕННОСТИ РЫБ
И МОЛЛЮСКОВ (ОБЗОР)**

© 2021 г. А. Е. Жохов^{a, b, *}, М. Н. Пугачева^a, Л. Г. Поддубная^a

^aИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, Россия

^bТюменский государственный университет Лаборатория AquaBioSafe,
Тюмень, Россия

*e-mail: zhokhov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 31.08.2020 г.

После доработки 30.09.2020 г.

Принята к публикации 14.10.2020 г.

Приведены данные о жизненных циклах, распределении по хозяевам, распространении, а также о зараженности рыб и моллюсков трематодами. Европейские пресноводные трематоды рода *Sanguinicola* (Apogocotylidae) — одна из самых слабо изученных групп трематод. У пресноводных рыб Европы описаны пять видов апорокотилид (*Sanguinicola armata*, *S. inermis*, *S. intermedia*, *S. volgensis*, *S. rutili*), которых находили также в водоемах Средней Азии и Западной Сибири (Обь-Иртышский бассейн). Жизненный цикл, позволяющий соотнести принадлежность церкарии и взрослой стадии к конкретному виду, известен только для *S. armata*, *S. inermis* и *S. rutili*. Трематоды рода *Sanguinicola* найдены у 26 видов рыб, относящихся к 7 семействам и 4 отрядам и у 24 видов брюхоногих моллюсков, относящихся к 7 семействам. В естественных водоемах зараженность рыб и моллюсков сангвиниколами, за редким исключением, низкая.

Ключевые слова: трематоды, *Sanguinicola*, пресноводные рыбы, моллюски

DOI: 10.31857/S0320965221020170

Кровяные трематоды “blood flukes” (Digenea: Schistosomatoidea), паразитирующие в крови позвоночных животных, разделены на три семейства, каждое из которых соответствует определенной группе окончательных хозяев. Шистосомы (Schistosomatidae) заражают птиц и млекопитающих и считаются наиболее изученной группой трематод (Brant et al., 2006), спироспорииды (Spigocotylidae) — паразиты морских и пресноводных черепах. У морских и пресноводных рыб паразитируют трематоды сем. Apogocotylidae Odhner, 1900. Кровяные трематоды рыб развиваются с участием одного промежуточного хозяина, которым могут быть брюхоногие и двустворчатые моллюски, а также полихеты (Peoples, 2013). Они паразитируют у хрящевых и костистых морских, эстуарных и пресноводных рыб по всему миру, локализуясь в крови, полости тела и редко в других органах (Alama-Bermejo et al., 2011). В настоящее время апорокотилиды объединяют 165 видов,

относящихся к 39 родам (Oréllis-Ribeiro et al., 2014; Warren, Bullard, 2019). Скорость открытия новых родов и видов этого семейства относительно высока по сравнению с другими семействами рыбных трематод и разнообразие в нем явно недооценено (Cribb, Bray, 2011). Тем не менее, это семейство остается одним из самых слабо изученных среди трематод. Кровяные трематоды пресноводных рыб недостаточно изучены по сравнению с трематодами морских рыб: только шесть из 39 родов апорокотилид являются паразитами крови пресноводных рыб. Род *Acipensericola* Bullard, Snyder, Jensen et Overstreet, 2008 паразитируют у пресноводных осетровых в Северной Америке (Warren et al., 2017). Представители родов *Plehnella* Szidat, 1951, *Cladocaecum* Oréllis-Ribeiro & Bullard, 2016, *Kritsky* Oréllis-Ribeiro & Bullard, 2016 и *Nomasanguinicola* Truong & Bullard, 2013 заражают сомо-вых рыб (Siluriformes) в Южной Америке, Западной и Юго-Восточной Азии (Truong, Bullard, 2013; Oréllis-Ribeiro, Bullard, 2015). Самый большой род *Sanguinicola* Plehn, 1907 включает пресноводные, морские и эстуарные виды. Пресно-

Сокращения: ИИ — интенсивность инвазии, ЭИ — экстенсивность инвазии.

водные виды зарегистрированы у рыб на всех континентах, кроме Австралии. У пресноводных рыб Европы описаны пять видов апорокотилид: *Sanguinicola armata* Plehn, 1905, *S. inermis* Plehn, 1905, *S. intermedia* Ejsmont, 1926, *S. volgensis* (Rasin, 1929) McIntosh, 1934, *S. rutili* Simon-Martin, Rojo-Vazquez & Simon-Vicente, 1987. Кроме Европы, некоторые из этих трематод найдены у рыб и моллюсков в водоемах Средней Азии и Западной Сибири (Обь-Иртышский бассейн). Молекулярно-генетический анализ ни для одного из этих видов не проводили.

В настоящей работе представлены данные о распространении, распределении по хозяевам и зараженности рыб пресноводными апорокотилидами, а также о разнообразии и зараженности моллюсков церкариями.

Дефицит информации о трематодах рода *Sanguinicola* объясняется тем, что сангвиниколы — мелкие прозрачные черви длиной 1–2 мм, локализируются в сердце, сосудах жабр и почек рыб. Эти органы сложно аккуратно извлечь. При разрыве сосудов трематоды выходят из них и теряются, поэтому их довольно трудно обнаружить, особенно при низкой интенсивности инвазии. Часто исследователи не могут обнаружить самих трематод, но указывают на наличие яиц в сосудах жаберных лепестков рыб. Возможно, находки сангвиникол редки, потому что кровеносные сосуды и сердце редко изучают при рутинных паразитологических исследованиях рыб. Не исключено, что большая часть находок сангвиникол сделана случайно. Сказанное выше подтверждается тем, что в некоторых водоемах сангвиникол находили у моллюсков и мальков рыб, но не обнаруживали у взрослых рыб. Так, в оз. Селигер сангвиниколами были заражены мальки плотвы, язя и судака (Кулемина, 1969), но у взрослых рыб сангвиниколы не зарегистрированы (Шульман, Кулемина, 1969). Р.П. Стенько (1979) сообщает об очень высокой зараженности моллюсков *Lymnaea auricularia* L., 1758 церкариями сангвиникол в различных водоемах Крыма, но у рыб на полуострове эти трематоды не найдены (Мирошниченко, 2008). Примеры можно продолжить.

Распространение

Литературные данные по зараженности рыб и моллюсков показывают, что европейские *Sanguinicola* широко распространены на территории Европы, а также стран Средней Азии (Казахстан, Узбекистан, Киргизия). Встречаются они, кроме того, в южной части Западной Сибири (бассейн р. Обь) и на Кавказе (рис. 1). Северная граница их распространения немного не доходит до полярного круга (реки Мезень, Печора) (Екимова, 1962, 1976; Доровских, 1997). Сообщается о находке *S. inermis* у сазана в р. Зeya, бассейн р. Амур

(Стрелков, 1971). Самое ограниченное распространение имеет недавно описанная *Sanguinicola rutili*, известная пока только из Испании (Simon-Martin et al., 1987). В Англии у рыб встречаются три вида сангвиникол (*S. armata*, *S. inermis* и *S. volgensis*), из них *S. inermis* — интродуцент (Kirk, Lewis, 1994).

Сравнение регистрации находок трематод у рыб и моллюсков (рис. 1) показывает значительное несоответствие в распространении у тех и других. Так, моллюски пяти видов, зараженные личинками сангвиникол, обнаружены в различных водоемах на всей территории Казахстана (Бутенко, 1967; Смирнова, Ирбашева, 1967; Белякова, 1975, 1981; Белякова, Мазина, 1990). Взрослые трематоды *S. inermis* на территории Казахстана найдены только в рыбхозе вблизи г. Алма-Аты у карпа (Агапова, 1966) и у сазана и язя в Бухтарминском водохранилище (Брагина, 1972). На Крымском п-ове зараженные церкариями моллюски найдены в пяти различных водоемах с высокой зараженностью до 71.4% (Стенько, 1979). Однако у рыб в Крыму сангвиниколы не обнаружены (Мирошниченко, 2008). Сангвиниколы у рыб и моллюсков встречаются в разнотипных водоемах и водотоках: лиманах (Догель, Петрушевский, 1933; Мехралиев, Микаилов, 1982), озерах, равнинных и горных реках (Белякова, 1975; Оленев, 1979; Ермоленко и др., 1998).

Жизненные циклы

Жизненные циклы европейских *Sanguinicola*, изученность которых позволяет соотнести принадлежность церкарии и взрослой стадии к конкретному виду, известны для ограниченного числа видов. Описаны церкария и спороцисты *S. armata* из моллюска *Lymnaea stagnalis* (L., 1758) (Сендерский и др., 2002; Сендерский, Добровольский, 2004). Авторы обнаружили зараженных моллюсков *L. stagnalis* в пруду, где из рыб обитал только карась *Carassius carassius* (L., 1758). Найденные у карася трематоды определены как *S. armata*. Изучен жизненный цикл и морфология церкарий и марит *Sanguinicola inermis* у экспериментально зараженных *Cyprinus carpio* (L.) и *Lymnaea peregra* (O.F. Müller, 1774) (Kirk, Lewis, 1993). Жизненный цикл изучен для *Sanguinicola rutili* (Simon-Martin et al., 1987). В работе приводится описание церкарии, спороцисты и мариты из моллюска *Ancylus fluviatilis* (O.F. Müller, 1774) и рыбы *Achondrostoma arcasii* Steindachner, 1866.

Распределение по хозяевам

Традиционно считалось, что европейские *Sanguinicola* паразитируют в основном у карповых рыб. Анализ литературных данных показал (табл. 1), что это справедливо лишь отчасти. Широкий круг хо-



Рис. 1. Карта-схема мест находок трематод (●), церкарий трематод (■) рода *Sanguinicola* у пресноводных рыб на территории Европы и некоторых стран Азии.

зьев имеет *S. volgensis* (12 видов), чаще этот вид регистрируют у щуки. Кроме щуки, *S. volgensis* найдена у окуневых (ерша, окуня, судака) и у восьми видов карповых. Широкий круг хозяев (13 видов) имеет *S. inermis*, за редким исключением это карповые рыбы (чаще всего сазан). Типично “карповым” видом можно назвать *S. armata*, паразитирующего у 10 видов рыб, в основном у линя. Такой же “карповый” вид – *S. intermedia*, встречающаяся наиболее часто у карасей и найденная только у четырех видов рыб. Эндемичный вид *S. rutili* пока обнаружен лишь у испанской плотвы *Achondrostoma arcasii* (Steindachner, 1866) в Испании. В табл. 1 приведен список рыб, у которых найденные трематоды указаны как *Sanguinicola* sp. Среди этих хозяев упоминаются сом *Silurus glanis* L., 1758 (обнаружены фрагменты трематоды), усатый голец *Barbatula barbatula* L., 1758 и пелядь *Coregonus peled* Gmelin, 1789. Анализ находок европейских *Sanguinicola* показывает, что они паразитируют у рыб семи семейств: Cyprinidae (18 видов), Esocidae (щука), Balitoridae (усатый голец), Cobitidae (вьюн), Percidae (окунь, ерш, судак), Siluridae (сом), Coregonidae (пелядь) – всего у 26 видов рыб.

Сообщается о находке *Sanguinicola* sp. у пеляди в р. Печора (Екимова, 1976), однако по данным ихтиологов пелядь в р. Печора не встречается (Решетников, 2003). Если рыба была определена ошибочно, то это мог быть чир *Coregonus nasus* Pallas, 1776, который обитает в р. Печора. Находку *Sanguinicola* sp. у сига в р. Печора, веро-

ятно, можно признать случайной, поскольку у других европейских и североазиатских лососевидных рыб эти трематоды не встречаются. Однако лососевидные (таймень и ленок) отмечены как хозяева сангвиникол в бассейне р. Амур (Стрелков, 1971; Ермоленко и др., 1998). В Северной Америке известно пять видов *Sanguinicola*, паразитирующих у лососевидных (Warren et al., 2017).

Усатый голец *Barbatula barbatula* L., 1758 служит, по-видимому, неслучайным хозяином *Sanguinicola* sp., хотя это единственная находка в Европе (Шевченко, 1956). Сангвиниколы найдены у сибирского гольца *B. toni* Dybowski, 1869 в Приморье (*Sanguinicola* sp.) (Ермоленко, 2004) и Японии (*S. hasegawai* Shimazu, 2013) (Shimazu, 2013), у тибетского гольца *Triplophysa stoliczkae* Steindachner, 1866 в Узбекистане (*S. inermis*) (Быховская, Кулакова, 1987). Единственная находка *Sanguinicola* sp. у сома в дельте р. Волга (Курочкин, 1968) также не кажется случайной, поскольку у сомовых рыб апорокотилиды встречаются в Африке, Западной и Юго-Восточной Азии (Truong, Bullard, 2013).

Более конкретную информацию о специфичности сангвиникол дают экспериментальные данные по жизненному циклу. При культивировании *S. inermis* в лабораторных условиях установлено, что специфичным хозяином этого вида является карп (сазан). У линя трематоды прижились только при заражении высокой дозой церкарий. Обыкновенный карась оказался невос-

Таблица 1. Распространение и зараженность рыб пресноводными трематодами рода *Sanguinicola*

Рыба-хозяин	N	ЭИ, %	ИИ (ИО)	Водоем/регион	Литературный источник	
<i>Sanguinicola volgensis</i>						
Щука	50	13	1–2	Рыбинское вдхр. (р. Волга)	Изымова, 1960	
	12	7.6	1	То же	Бабушкин, Тихомирова, 1964	
	57	1.75	1	Верхняя Волга	Соколов, 2000	
	–	6.6	–	р. Вятка (бассейн р. Волги)	Гревцева, 1976	
	–	–	–	Невская Губа (Балтийское море)	Догель, Петрушевский, 1933	
	–	–	1–2	р. Дунай, р. Тиса, оз. Балатон (Венгрия)	Molnar, 1969	
	–	–	–	Водоемы Англии	Kirk, Lewis, 1994	
	–	–	1	оз. Якты-Куль. Башкирия	Дьяченко и др., 2006	
Плотва	58	1.7	2	р. Сухона	Кудрявцева, 1959	
	595	0.5	0.02	оз. Кубенское	Радченко, 2002	
	–	–	–	Верхняя Волга	Соколов, 2000	
	–	–	–	Иваньковское вдхр. (р. Волга)	Стрижак, 1972	
Уклейка	–	–	–	Водоемы Англии	Kirk, Lewis, 1994	
	–	–	1–2	р. Дунай, р. Тиса, оз. Балатон (Венгрия)	Molnar, 1969	
Язь	110	0.91	1	оз. Даби, Польша	Sobecka et al., 2004	
	15	1.3	8–12	р. Кама (бассейн р. Волга)	Кашковский, 1971	
	7	14.8	5	Рыбинское вдхр. (р. Волга)	Изымова, Шигин, 1958	
Елец	–	–	–	Водоемы Англии	Kirk, Lewis, 1994	
Голавль	–	–	–	То же	То же	
Сазан	33	6.1	2–6	Дельта р. Волга	Иванов, 2002	
Густера	34	3.2	0.03	оз. Кубенское	Радченко, 2002	
Чехонь	17	11.8	1–4	Рыбинское вдхр. (р. Волга)	Изымова, Шигин, 1958	
	27	3.7	1	Горьковское вдхр. (р. Волга)	То же	
	–	20	1–3	р. Волга у г. Саратова	Rašín, 1929	
Ерш	19	5.2	1	Рыбинское вдхр. (р. Волга)	Жохов, 2000	
	66	1.5	0.01	оз. Белое (бассейн р. Волги)	Радченко, 1999	
Судак	521	–	Ед.	оз. Кубенское	То же	
Окунь	–	–	–	Водоемы Англии	Kirk, Lewis, 1994	
–	–	–	–	р. Дон	Красильникова, 1966	
<i>S. armata</i>						
Линь	223	14.8	1–11(3.4)	р. Белая (бассейн р. Волги)	Казадаев, 1957	
	–	–	–	Озера Литвы	Рауцкис, 1988	
	1/1	–	2	Каховское вдхр. (р. Днепр)	Малевицкая, Лопухина, 1955	
	–	–	–	оз. Дружно (Польша)	Kozicka, 1959	
	15	93.3	Яйца	оз. Жувинтас (Литва)	Кротас, 1968	
	–	–	–	Водоемы Литвы	Хуссейн, 1983	
	–	–	–	р. Москва	Васильков и др., 1965	
	11	29.2	4	То же	Каменский, Пономарева, 1964	
	–	–	–	Водоемы Германии	Plehn, 1905	
	–	–	1–3	р. Дунай, р. Тиса, оз. Балатон (Венгрия)	Molnar, 1969	
	–	–	–	Водоемы Англии	Kirk, Lewis, 1994	
	Плотва	–	–	1–3	р. Дунай, р. Тиса, оз. Балатон (Венгрия)	Molnar, 1969
	Тот же	–	3.13	2	оз. Глубокое, Москва	Никитина, 1991
–		–	–	р. Мезень	Доровских, 1997	
Голавль	–	–	1–3	р. Дунай, р. Тиса, оз. Балатон (Венгрия)	Molnar, 1969	
Язь	–	–	1–3	То же	То же	
Сазан	317	0.63	1	оз. Ахгель (Дагестан)	Астахова и др., 1972	
	–	–	–	Водоемы Дагестана	Алигаджиев, 1969	
Подуст	–	–	–	р. Дия (Чехия)	Moravec, 2001	
Усач	108	35	Яйца	р. Дунай (Венгрия)	Moravec et al., 1997	

Таблица 1. Продолжение

Рыба-хозяин	N	ЭИ, %	ИИ (ИО)	Водоем/регион	Литературный источник
Обыкновенный карась				р. Обь	Скрипченко и др., 1971; Соусь, 1975
Вьюн	10	20	1	р. Дунай	Кулаковская, Коваль, 1973
Вьюн	—	—	—	р. Дия (Чехия)	Mogavac, 2001
Щука	—	—	—	Водоемы Англии	Kirk, Lewis, 1994
<i>S. intermedia</i>					
Серебряный карась	29	33	1–3	Волгоградское вдхр. (р. Волга)	Богданова, 1962
Обыкновенный карась	10	—	—	р. Печора	Екимова, 1962
	—	—	—	р. Вычегда (бассейн р. Северная Двина)	Доровских, 1986
	—	—	—	Озера Литвы	Рауцкис, 1988
	41	2.4	2	р. Северский Донец (бассейн р. Дон)	Шевченко, 1956
	15	20	Яйца	оз. Жувинтас (Литва)	Кротас, 1968
	14	7.1	5	р. Москва (бассейн р. Волги)	Каменский, Пономарева, 1964
	—	—	—	То же	Васильков и др., 1965
	—	—	—	Водоемы Литвы, Белоруссии	Хуссейн, 1983
Сазан	—	—	—	То же	То же
Вьюн	—	—	—	р. Дия (Чехия)	Mogavac, 2001
<i>S. inermis</i>					
Сазан	—	5.9	7	Волгоградское вдхр. (р. Волга)	Богданова, 1961
	50	6	3–5	Дельта р. Волга	Курочкин, 1968
	—	1.6	—	р. Заравшан (бассейн Аральского моря, Узбекистан)	Османов, 1971
	15	35.7	1–8	оз. Дауткуль (бассейн Аральского моря, Узбекистан)	Юсупов, 1980
	9	100	2	Каховское вдхр. (Украина)	Исков, Коваль, 1965
	—	—	—	оз. Шильян (Грузия)	Курашвили и др., 1980
	—	—	—	Водоемы Германии	Plehn, 1905
	157	4.3	1–3	р. Кашкадарья (бассейн Аральского моря, Узбекистан)	Караев, Коваль, 1978
	9	44.4	1–3	оз. Маха (Чехия)	Mogavac, 1978
	124	15	1–4	То же	Mogavac, 1983
	—	—	—	Рыбхоз (Казахстан)	Агапова, 1966
	4	26.7	Яйца	Батак вдхр. (Болгария)	Маргаритов, 1964
	—	50.7	—	Кременчугское вдхр. (Украина)	Титар, 1989
	—	10	—	Каховское вдхр. (Украина)	То же
	2/2	—	4–24	То же	Малевицкая, Лопухина, 1955
	—	—	—	Водоемы Англии	Kirk, Lewis, 1994
	—	—	1–17	р. Тисса (Венгрия)	Molnar, 1969
	—	—	—	Бухтарминское вдхр. (р. Черный Иртыш)	Брагина, 1972
	—	—	—	Реки Дия, Тиса, Эльба, Одер (Чехия)	Mogavac, 2001
Обыкновенный карась	—	—	—	Водоемы Англии	Kirk, Lewis, 1994
	—	—	1–17	р. Тисса (Венгрия)	Molnar, 1969
	—	—	—	Водоемы Дагестана	Алигаджиев, 1969
	—	20	1–2	оз. Горюново (Западная Сибирь)	Размашкин и др., 1984
	22	4.5	2	Дельта р. Волги	Иванов, 2002
	214	4.7	1–3	То же	Калмыков и др., 2013
	—	—	—	р. Обь	Размашкин, Ширшов, 1981
	—	6.6	1–2	оз. Чихово (Западная Сибирь)	Размашкин и др., 1984
Язь	—	—	—	Бухтарминское вдхр. (р. Черный Иртыш)	Брагина, 1972
	—	—	—	р. Вятка (бассейн р. Волги)	Гревцева, 1976

Таблица 1. Окончание

Рыба-хозяин	N	ЭИ, %	ИИ (ИО)	Водоем/регион	Литературный источник
Линь	12	8.3	2	оз. Сямозеро (Карелия)	Шульман, 1961
Лещ	—	—	—	Водоемы Англии	Kirk, Lewis, 1994
Красноперка	15	6.6	1	оз. Галстас (Литва)	Рауцкис, 1977
	—	—	—	Озера Литвы	Рауцкис, 1988
	15	33.3	Яйца	оз. Жувинтас (Литва)	Кротас, 1968
Густера	—	—	—	Реки Дия, Тиса, Эльба, Одер (Чехия)	Moravec, 2001
	—	—	—	Озера Литвы	Рауцкис, 1988
	—	—	—	То же	То же
Жерех	—	—	—	р. Вятка (бассейн р. Волги)	Гревцева, 1976
Уклейка	15	—	—	оз. Нобель (Украина)	Ивасик, Кулаковская, 1958
Вьюн	—	—	—	Реки Дия, Тиса, Эльба, Одер (Чехия)	Moravec, 2001
Щука	12	6.6	1	Горьковское вдхр. (р. Волга)	Изьмова и др., 1982
Плотва	15	6.6	1	оз. Врево (г. С.-Петербург)	Гуркина, 1983
				<i>Sanguinicola rutili</i>	
Испанская плотва	—	—	—	Испания (river Cilloruelo)	Simon-Martin et al., 1987
				<i>Sanguinicola sp.</i>	
Жерех	—	—	—	Дельта р. Волги	Курочкин, 1968
Красноперка	—	—	—	То же	То же
Сом	—	—	—	» »	» »
Красноперка	—	—	—	» »	Заблоцкая, 1967
Пелядь	21	—	—	р. Печора	Екимова, 1962
Лещ	60	1.7	—	оз. Кортовское (Польша)	Dzika et al., 2008
Усач	—	—	—	р. Жихлава (Jihlava, Чехия)	Moravec, 2001
Линь	—	7.7	—	Алольские озера (г. Псков)	Ха-Ки, 1964
	2/2	—	1	Каневское вдхр. (Украина)	Серегина, 1978
Уклейка	1/1	—	1	Каховское вдхр. (Украина)	Малевицкая, Лопухина, 1955
Усатый голец	17	11.8	1–1	р. Северский Донец (Украина)	Шевченко, 1956
Сазан	111	0.9	1	Болгария	Какачева-Аврамова, 1965
Плотва	40	17.5	1–10	оз. Верхнее Врево (г. С.-Петербург)	Лопухина, Стрелков, 1972a
Язь	16	6.3	1	То же	То же
Линь	10	10	1	» »	» »
Окунь	27	3.7	Яйца	» »	» »
Уклейка (мальки)	—	4	1	» »	Лопухина, Стрелков, 1972б; Юнчис, 1972
Язь (мальки)	—	6.3–26.6	1–2	» »	То же
Плотва (мальки)	—	6.3–20	1–2	» »	» »
Язь (мальки)				оз. Селигер (р. Волга)	Кулемина, 1969
Судак (мальки)				То же	То же
				» »	» »
Синец	12	16.7	1	Рыбинское вдхр. (р. Волга)	Данные авторов
Густера	54	1.9	1	То же	То же
Язь	36	16.7	1–2	» »	» »
	—	—	—	р. Дон	Красильникова, 1966

Примечание. N – количество исследованных рыб; ИИ – интенсивность инвазии, ИО – индекс обилия; “—” – данные отсутствуют.

приимчив к инвазии церкариями *S. inermis* (Kirk, Lewis, 1992).

Характеристики зараженности рыб

Оценить количественные показатели зараженности сложно, поскольку на них влияет размер выборки, который часто бывает низок. Анализ данных показывает, что ЭИ рыб сангвиниколами, как правило, низкая (табл. 1). Редкие примеры, когда ЭИ превышает 30%, связаны с малой выборкой или авторы оценивали ЭИ рыб по обнаружению яиц трематод в жабрах. При этом высокая ЭИ почти всегда отмечалась в озерах и водохранилищах у лимнофильных рыб (карася, линя, сазана). ИИ также низкая, как правило, не превышающая нескольких единиц, редко >10 червей на рыбу (табл. 1). Очень высокая ИИ (>100 экз. на рыбу) отмечена только у карпов и, вероятно, крупных размеров (Стрелков, 1971; Kirk, Lewis, 1994). Принято считать, что сангвиниколы чаще встречаются у рыб в южных районах. Для *S. volgensis* такое мнение не подтверждается данными табл. 1. Отчасти это справедливо для зараженности сазана *S. inermis*, но сам сазан — рыба теплолюбивая и чаще встречается в южных регионах.

В литературе почти нет данных о связи зараженности рыб с возрастом. При изучении большого объема данных по зараженности сазана *S. inermis* зависимость от возраста не установлена (Kirk, Lewis, 1994). Высокая зараженность наблюдалась и у молодых, и у старых (10+) рыб. Эти же авторы обнаружили, что у рыб могут одновременно паразитировать два вида сангвиникол (*S. volgensis* и *S. inermis*). По другим данным (Scheuring, 1922), *S. inermis* в больших количествах встречается у молодых карпов, чем у старых. Сангвиниколы заражают рыб в очень раннем возрасте. Молодые трематоды *Sanguinicola* sp. найдены в жаберной артерии у личинок плотвы в возрасте 59 сут, у личинок язя в возрасте 34–45 сут (Лопухина, Стрелков, 1972; Юнчис, 1972). По другим данным, личинки плотвы заражаются сангвиниколами в возрасте 10 сут при длине тела 8–11 мм, личинки язя — 25 сут при длине 18–22 мм, личинки судака — 15–20 сут при длине 7–12.5 мм (Кулемина, 1969). Личинки карпа в прудовых хозяйствах заражаются *S. inermis* на 29–30 сут (Чечина, 1959).

Моллюски как хозяева

Первыми промежуточными хозяевами европейских сангвиникол зарегистрированы брюхоногие легочные и переднежаберные моллюски семейств Lymnaeidae, Planorbidae, Valvatidae, Neritidae, Lithoglyphidae, Bithyniidae и Melanopsidae — всего

~24 вида (с учетом изменений в систематике моллюсков количество видов может быть меньше) (табл. 2). Среди моллюсков перечисленных семейств спороцисты и церкарии сангвиникол чаще всего встречались у лимнеид (*Lymnaea stagnalis*, *L. pereger*, *L. palustris*, *L. corvus* Gmelin, 1791, *Radix ovata*, *R. auricularia*, *R. auricularia m. lagotis*) и меланопсид (*Melanopsis premorsa* L., 1758, *Fagotia acicularis* Férussac, 1823, *F. esperi* Férussac, 1823, *Microcolpia ucrainica* Starobogatov, Alexenko & Levina, 1992, *M. canaliculata* Bourguignat, 1884, *M. potamoctebia* Bourguignat, 1870). Среди вальватид и битиниид в качестве хозяев сангвиникол отмечены три (*Valvata piscinalis* O.F. Müller, 1774, *V. macrostoma* Mörch, 1864, *V. pulchella* Studer, 1789) и два вида (*Bithynia tentaculata* L., 1758, *B. leachii* Sheppard, 1823), соответственно, и по одному виду среди литоглифид (*Lithoglyphus naticoides* C. Pfeiffer, 1828), неритид (*Theodoxus fluviatilis* L., 1758) и планорбид (*Ancylus fluviatilis*).

Найденные у моллюсков церкарии определены авторами как *S. inermis*, *S. armata* и *S. intermedia*, остальным даны временные или условные названия (табл. 2). Морфология церкарий изучена очень слабо, большинство найденных личинок не идентифицированы до вида. Так, М.Н. Черногоренко (1976) выделяет в р. Днепр 5 видов церкарий у 7 видов моллюсков, различающихся по морфологии и размерам тела. Статьи, в которых приводятся рисунки и размеры церкарий (Ejsmont, 1926; Khan, 1961; Бутенко, 1967; Оленев, 1979; Simon-Martin et al., 1987; Белякова, Мазина, 1990; Kirk, Lewis, 1993; Сендерский, Добровольский, 2004; Faltynkova et al., 2007), относятся к моллюскам лишь небольшого числа видов из исследованных (*Lymnaea stagnalis*, *L. peregra*, *Radix ovata*, *R. auricularia*, *Valvata macrostoma*, *V. piscinalis*, *Melanopsis premorsa*, *Ancylus fluviatilis*, *Bithynia leachi*). Морфология сангвиниколлидных церкарий из остальных видов моллюсков не изучена. Поэтому истинное разнообразие церкарий *Sanguinicola*, паразитирующих у моллюсков, остается неизвестным.

Количественная зараженность моллюсков личиночными стадиями сангвиникол в целом невысокая (табл. 2). Зараженность мелких видов семейств Valvatidae, Neritidae, Lithoglyphidae, Bithyniidae и Melanopsidae не превышает 10%, несмотря на большие размеры исследованных выборок. Крупные виды лимнеид заражены еще слабее. Стенько (1979) сообщает об очень высокой зараженности (71.4%) *Lymnaea auricularia* в водоемах Крыма, но в статье не приводит данные о количестве исследованных моллюсков.

Очень трудно что-либо определенное сказать о специфичности спороцист и церкарий к моллюскам на основе фаунистических данных. Так, цер-

Таблица 2. Распространение и зараженность моллюсков церкариями пресноводных трематод рода *Sanguinicola*

Название вида из первоисточника	Вид/название церкарии	ЭИ, %	Водоем/регион	Литературный источник
<i>Lymnaea stagnalis</i>	<i>Sanguinicola</i> sp.	—	Дельта р. Волга	Курочкин, 1968
	<i>S. inermis</i>	—	Литва	Киселене, 1984
	То же	0.5	Озера Султан-Кельды и оз. Ессей (Казахстан)	Белякова, 1981
	» »	2	Польша	Żbikowska, 2007
	» »	—	Германия	Lühe, 1909
	» »	—	Западный Казахстан	Белякова, 1975
	» »	—	Польша	Wisniewski, 1958
	» »	—	Германия	Scheuring, 1922
	» »	—	То же	Odening, 1965
	» »	—	Чехия	Gelnar, 1980
	» »	—	Польша, Германия, Украина, Дания	Sichy et al., 2011
	<i>S. armata</i>	—	г. С.-Петербург	Сендерский и др., 2002
	<i>Cercaria cristata</i>	0.71	оз. Жалтырколь (Зап. Казахстан)	Смирнова, Ирбашева, 1967
<i>S. sp.</i>	—	Украина	Стадниченко, 1976	
То же	0.09–0.23	р. Днепр (Украина)	Черногоренко, 1983	
<i>L. auricularia</i>	<i>S. inermis</i>	—	Южный, Юго-Восточный, Восточный, Западный Казахстан	Белякова, 1975
	То же	2.8	оз. Иссык-Куль (Киргизия)	Токобаев, Чибиченко, 1978
	<i>S. sp.</i>	71.4	п-ов Крым	Стенько, 1979
	<i>S. sp. I</i>	0.04	оз. Дауткуль, дельта р. Аму-Дарья (Узбекистан)	Арыстанов, 1968
	<i>S. sp. II</i>	0.08	р. Куня-Дарья, дельта р. Аму-Дарья (Узбекистан)	То же
<i>Radix auricularia</i>	<i>S. inermis</i>	3.0–11.6	р. Днепр (Украина)	Черногоренко, 1989
	То же	6.8	оз. Бийликоль, р. Чу (Казахстан)	Бутенко, 1967
	» »	—	Польша, Германия, Украина, Дания	Sichy et al., 2011
<i>Cercaria cristata</i>	2.56	оз. Жалтырколь (Зап. Казахстан)	Смирнова, Ирбашева, 1967	
<i>R. auricularia m. lagotis</i>	<i>Sanguinicola</i> sp.	—	Дивичинский лиман (Каспийское море) (Азербайджан)	Мехралиев, Микаилов, 1982
<i>Lymnaea pereger</i>	<i>S. inermis</i>	—	Западный и Центральный Казахстан	Белякова, 1975
<i>L. palustris</i>	То же	—	Центральный Казахстан	» »
<i>L. pereger</i>	» »	—	Северный Казахстан	» »
	» »	0.4	оз. Султан-Кельды, оз. Ессей (Казахстан)	Белякова, 1981
	<i>S. sp.</i>	—	Южный Казахстан	Белякова, 1975
	То же	—	р. Тургай (Казахстан)	Белякова, Мазина, 1990
	<i>Cercaria cristata</i>	—	Германия	Bursian-Hartung, 1965
	<i>Cercaria kentensis</i>	—	Англия	Khan, 1961
	<i>Cercaria cristata</i>	4	оз. Жалтырколь (Зап. Казахстан)	Смирнова, Ирбашева, 1967
<i>Galba palustris</i>	<i>Sanguinicola</i> sp.	0.11–1.0	р. Днепр (Украина)	Черногоренко, 1989
	То же	—	Дельта р. Волги	Курочкин, 1968
<i>Stagnicola palustris</i>	<i>S. inermis</i>	—	Польша, Германия, Украина, Дания	Sichy et al., 2011
<i>Lymnaea corvus</i>	<i>S. sp.</i>	—	Украина	Стадниченко, 1976
<i>Radix ovate</i>	<i>S. inermis</i>	1.1	оз. Бийликоль, р. Чу (Казахстан)	Бутенко, 1967
	<i>S. sp.</i>	0.1	оз. Бийликоль (Казахстан)	Бутенко, 1967
	» »	—	Горьковское вдхр. (р. Волга)	Куприянова-Шахматова, 1964

Таблица 2. Окончание

Название вида из первоисточника	Вид/название церкарии	ЭИ, %	Водоем/регион	Литературный источник
<i>R. ovate</i>	» »	—	Дельта р. Волги	Курочкин, 1968
<i>Valvata piscinalis</i>	» »	—	Северный и Западный Казахстан	Белякова, 1975
	» »	—	Литва	Спирин и др., 1986
	» »	1.8–10.1	р. Днепр и его вдхр. (Украина)	Черногоренко, 1989
	» »	0.46	Рыбинское вдхр. (р. Волга)	Гинецинская, 1959
	<i>Cercaria cristata</i>	3.67	оз. Жалтырколь (Зап. Казахстан)	Смирнова, Ирбашева, 1967
	То же		р. Ордеж	Суханова, 1958
<i>V. macrostoma</i>	<i>Sanguinicola</i> sp.	3.2	Финляндия	Faltynkova et al., 2007
<i>V. pulchella</i>	То же	1.07	Рыбинское вдхр. (р. Волга)	Гинецинская, 1959
<i>Bithynia tentaculata</i>	» »	0.71–5.20	р. Днепр (Украина)	Черногоренко, 1989
	» »	—	Литва	Спирин и др., 1986
	<i>S. inermis</i>	—	То же	Киселене, 1984
<i>Bithynia leachi</i>	<i>S. intermedia</i>	0.20–0.37	р. Днепр (Украина)	Черногоренко, 1989
	<i>Cercaria cristata</i>	—	р. Северский Донец (Украина)	Вергун, 1957
	<i>Sanguinicola armata</i>	—	Польша	Ejsmont, 1926
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	<i>S.</i> sp.	3.9–6.0	р. Днепр (Украина)	Черногоренко, 1989
	То же	5.8	То же	Черногоренко, 1965
	» »	2.81	Литва	Stanevičiūtė et al., 2008
	» »	—	р. Днестр (Украина)	Стадниченко, 1976
	» »	1.10	Рыбинское вдхр.	Перова и др., 2018
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	» »	1.25	р. Днепр (Украина)	Черногоренко, 1965
	» »	0.76–10.0	То же	Черногоренко, 1989
<i>Fagotia acicularis</i>	» »	2.2–3.8	»	То же
	» »	0.83	Дельта р. Дунай (Украина)	Черногоренко, 1969
	» »	2.5–7.0	р. Днепр (Украина)	То же
<i>F. esperi</i>				
<i>F. berlani</i>	<i>Cercaria cristata</i>	3.4–3.8	Украина	Градовский, 1999
<i>F. dneprens</i>	То же	4.7–5.6	То же	То же
<i>F. danubialis</i>	» »	4.5–5.2	» »	» »
<i>Microcolpia ucrainica</i>	» »	7.3–9.1	» »	» »
<i>M. canaliculata</i>	» »	6.3–6.9	» »	» »
<i>M. potamoctebia</i>	» »	2.6	» »	» »
<i>Ancylus fluviatilis</i>	<i>Sanguinicola rutili</i>	—	Испания	Simon-Martin et al., 1987
<i>Melanopsis premorsa</i>	<i>Cercaria sanguinicola</i> sp.	0.2–1.0	Грузия	Оленев, 1979

Примечание. Даны средние или min–max значения ЭИ (экстенсивность инвазии) при исследовании нескольких выборок.

церкарии с названием “*Sanguinicola inermis*” найдены у нескольких видов лимнеид и у *Bithynia tentaculata*, церкарии с названием “*S. armata*” найдены у *Lymnaea stagnalis* и *Bithynia leachi* (табл. 2). Ограниченные данные по жизненным циклам свидетельствуют, что *Sanguinicola inermis* может развиваться только у *Lymnaea peregra* и *L. auricularia*, тогда как *L. stagnalis* к инвазии *Sanguinicola inermis* не восприимчива (Kirk, Lewis, 1992). Принимая во внимание специфичность *S. inermis* к сазану и данные табл. 2, становится понятно, почему мол-

люски *Lymnaea peregra* и у *L. auricularia*, зараженные *Sanguinicola* (вероятно, *S. inermis*), встречаются только в южных регионах, где сазан обитает в естественных условиях.

Молекулярно-генетические данные по личиночным стадиям сангвиникол из моллюсков единичны. Начаты исследования по генотипированию сангвиникол, инвазирующих различные виды пресноводных моллюсков (Хрисанфова и др., 2013, 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Европейские пресноводные трематоды рода *Sanguinicola* — одна из самых мало изученных групп трематод. Исследование этих трематод как будто застыло на месте. Считается устоявшимся мнение, что у европейских рыб паразитируют только пять видов сангвиникол. Исследования последних 20 лет только подтверждают факты регистрации известных видов у того или иного вида рыб или моллюсков в различных водоемах. В нашем обзоре мы старались собрать как можно больше данных о распространении и биологии этих трематод. Самая большая проблема, связанная с изучением пресноводных сангвиникол, состоит в том, что мы не знаем истинного разнообразия этой группы. Судя по опубликованным данным, количество видов церкарий сангвиникол, найденных у моллюсков, больше, чем количество описанных взрослых видов трематод. При этом морфологическое описание почти всех известных церкарий нельзя признать удовлетворительным. Учитывая то, что партеногенетическое поколение трематод, за редким исключением, узко специфично по отношению к хозяину, можно предположить, что у 24 видов моллюсков, отмеченных как хозяева сангвиникол, паразитирует большее число видов сангвиникол, чем известно на данный момент. В качестве хозяев европейских сангвиникол выявлено 26 видов рыб, принадлежащих к семи семействам и четырем отрядам. У такого разнообразия хозяев можно ожидать большего, чем пять известных видов, разнообразия кровяных трематод. Все имеющиеся в литературе сведения о распределении сангвиникол по хозяевам, основанные на фаунистических данных, показывают, что каждый из них, за исключением *Sanguinicola rutili*, паразитирует у нескольких или многих видов рыб. Однако описанный выше пример по культивированию *S. inermis* доказывает, что этот вид узко специфичен и паразитирует у одного—двух видов рыб. Вероятно, это справедливо и по отношению к остальным известным и еще неописанным видам сангвиникол.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 20-04-00086.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агапова А.И. 1966. Паразиты рыб водоемов Казахстана. Алма-Ата: Изд-во “Наука” КазССР.
- Алигаджиев А.Д. 1969. Паразиты и паразитарные болезни рыб внутренних водоемов Дагестана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград: гос. НИИ озер. и рыб. хоз-ва.
- Арыстанов Е. 1968. Фуркоцеркарии из пресноводных моллюсков дельты Аму-Дарьи. II // Вестник Ленинградского государственного университета. № 21. С. 7.
- Астахова Т.В., Алигаджиев А.А., Степанова Г.А. 1972. Изучение болезней и паразитов рыб Каспийского моря // Паразиты и болезни рыб и водных беспозвоночных. Москва: Наука. С. 143.
- Бабушкин Г.М., Тихомирова В.А. 1964. О паразитофауне рыб Рыбинского водохранилища // Учебные записки Калининского государственного педагогического института. Т. 31. С. 322.
- Белякова Ю.В. 1975. Зараженность пресноводных моллюсков Казахстана личинками трематод, паразитирующих у рыб // Экология паразитов водных животных. Алма-Ата: Изд-во “Наука” КазССР. С. 173.
- Белякова Ю.В. 1981. Церкарии Кургальджинских озер // Паразиты — компоненты водных и наземных биоценозов Казахстана. Алма-Ата: Изд-во “Наука” КазССР. С. 28.
- Белякова Ю.В., Мазина В.В. 1990. Морфология и биология церкарий *Sanguinicola* sp. из моллюсков водоемов Иргиз-Тургай // Экология и морфология гельминтов животных Казахстана. Алма-Ата: Изд-во “Наука” Казахской ССР. С. 53.
- Богданова Е.А. 1961. Паразитофауна некоторых промысловых видов рыб Волги до образования Сталинградского водохранилища // Тр. совещ. Ихтиол. комиссии АН СССР. Вып. 10. С. 169.
- Богданова Е.А. 1962. Паразитофауна волжских рыб в зоне Волгоградского водохранилища и ее общая характеристика // Тр. Саратов. отд. гос. НИИ озер. рыб. хоз-ва. Т. 7. С. 260.
- Брагина Е.В. 1972. Паразиты молоди некоторых промысловых рыб Бухтарминского водохранилища и нерестово-выростного хозяйства: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата.
- Бутенко Ю.В. 1967. Зараженность моллюсков Южного Казахстана личинками трематод // Гельминты и гельминтозы животных Казахстана. Тр. ин-та зоологии АН КазССР. Т. 27. С. 22.
- Быховская И.Е., Кулакова А.П. 1987. Класс Трематоды. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Ч. 2. Ленинград: Наука. С. 77.
- Васильков Г.В., Каменский И.В., Бирюкова Л.П., Пономарева Э.В. 1965. Гельминтофауна рыб подмосковных водохранилищ // Матер. к науч. конф. ВОГ. Ч. 1. Москва. С. 35.
- Вергун Г.И. 1957. О фауне личинок трематод в моллюсках р. Сев. Донца и его пойменных водоемах в районе среднего течения // Тр. ин-та биологии и биофака Харьковского гос. ун-та. Т. 30. С. 147.
- Гинецинская Т.А. 1959. К фауне церкарий моллюсков Рыбинского водохранилища // Экологическая паразитология. Ленинград: Изд-во Ленинград. гос. ун-та. С. 96.
- Градовский В.М. 1999. Трематоды моллюсков семейства Melanopsidae (Gastropoda, Pectinibranchia, Cerithiiformes) из Западного Полесья с описанием ранее не-

- известной церкарии // Вестник зоологии. Т. 33 (1–2). С. 83.
- Гревцева М.А.* 1976. Систематический обзор гельминтов рыб бассейна реки Вятки // Тр. Кировского с.-х. ин-та. Т. 12. Пермь. С. 64.
- Гуркина Р.А.* 1983. Сезонные изменения паразитофауны плотвы озера Врево // Проблемы экологии паразитов рыб. С. 85.
- Догель В.А., Петрушевский Г.К.* 1933. Паразитофауна рыб Невской губы // Тр. Ленинградского общества естествоиспытателей. Т. 62(3). С. 366.
- Доровских Г.Н.* 1986. Морфологическое и эколого-фаунистическое изучение моногеней и кровепаразитов рыб Средней Вычегды // Фауна и экология животных подзоны средней тайги Коми АССР. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского гос. ун-та. С. 19.
- Доровских Г.Н.* 1997. Итоги изучения видового состава паразитов рыб бассейнов рек северо-востока Европейской России. Трематоды (Trematoda) // Паразитология. Т. 31. Вып. 6. С. 551.
- Дьяченко И.П., Биккинин Р.Ф., Биккинин А.Р.* 2006. Эпизоотическое состояние озера Якты-Куль // Вестник Башкирского университета. № 3. С. 59.
- Екимова И.В.* 1962. Материалы по паразитофауне рыб р. Печоры // Вопр. ихтиол. Т. 2. Вып. 3/24. С. 542.
- Екимова И.В.* 1976. Эколого-географический анализ паразитов рыб р. Печоры // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск: Средне-Уральское кн. изд-во. С. 50.
- Ермоленко А.В.* 2004. Фауна паразитов вьюновых рыб (сем. Sobitidae) водоемов Приморского края // Паразитология. Т. 38. № 1. С. 53.
- Ермоленко А.В., Беспрозванных В.В., Шедько С.В.* 1998. Паразиты лососевых рыб (Salmonidae, Salmoniformes) Приморского края. Владивосток: Дальнаука.
- Жохов А.Е.* 2000. Список паразитов рыб водоемов бассейна Верхней Волги // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та. С. 278.
- Заблоцкая Л.И.* 1967. Гельминтофауна красноперки низовьев дельты Волги // Матер. 3-й зоол. конф. пед. ин-тов РСФСР. Волгоград: Изд-во Волгоградского гос. пед. ин-та. С. 172.
- Иванов В.М.* 2002. Мониторинг, структурные изменения и экологические особенности трематодофауны позвоночных животных дельты Волги и Северного Каспия (фауна, систематика, биология, экология, патогенное значение) // Дис. докт. биол. наук. Астрахань.
- Ивасик В.М., Кулаковская О.П.* 1958. Паразитофауна рыб озер Нобель, Островское, Дубновское, Иванье, Крымно, Перекальская группа, Черное Большое // Труды НИИ рыбного хозяйства УАСХН. № 11. С. 175.
- Изюмова Н.А.* 1960. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (щука, синец, густера) // Тр. Инст. биол. водохранилищ. Москва: Изд-во АН СССР. Вып. 3(6). С. 284.
- Изюмова Н.А., Шигин А.А.* 1958. Паразитофауна рыб Волги в районах Горьковского и Куйбышевского водохранилищ // Тр. биол. станции “Борок”. Вып. 3. Москва: Изд-во АН СССР. С. 364.
- Изюмова Н.А., Маштаков А.В., Степанова М.А.* 1982. Гельминты щуки, леща и судака в зоне сброса теплых вод Костромской ГРЭС Горьковского водохранилища // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 46(49). Ленинград: Наука. С. 101.
- Исков М.П., Коваль В.Р.* 1965. Паразитофауна рыб Каховского водохранилища через 8 лет после его наполнения // Паразиты и паразитозы человека и животных. Киев: Наук. думка. С. 192.
- Казадаев В.И.* 1957. К вопросу о паразитофауне линя водоемов Башкирии // Записки Башкирск. филиала Геогр. о-ва СССР. Вып. 1. С. 163.
- Какачева-Аврамова Д.* 1965. Хельминтологично проучване на риби от някоя водоеми на Тракия // Изв. на Зоол. ин-т с музей при БАН. Т. 16. С. 83.
- Калмыков А.П., Литвинов К.В., Иванов В.М.* 2013. Видовой состав трематод серебряного карася *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) в дельте Волги // Астраханский Вестник Экологического Образования. № 4(26). С. 113.
- Каменский И.В., Пономарева Э.В.* 1964. К изучению гельминтофауны рыб Истринского водохранилища // Тр. Всесоюзного научно-исследовательского института гельминтологии им. К.И. Скрябина. Т. 11. С. 71.
- Караев Р.М., Коваль В.П.* 1978. Трематоды рыб бассейна реки Кашкадарья (бассейн Аральского моря) // Проблемы гидропаразитологии. Киев: Наук. думка. С. 74.
- Кашковский В.В.* 1971. Материалы по паразитофауне рыб Верхней Камы // Тр. Уральск. отд. Сиб. НИИ рыб. хоз-ва. Свердловск: Средне-Уральское книжное изд-во. Т. 8. С. 205.
- Киселене В.* 1984. Паразитологическая ситуация в охладителе Литовской ГРЭС // Функционирование популяций и сообществ водных животных в охладителе Литовской ГРЭС (Теплоэнергетика и окружающая среда). Т. 4. Вильнюс: Мокслас. С. 45.
- Красильникова Н.И.* 1966. Паразиты рыб Верхнего Дона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград: Гос. НИИ озер. рыбн. хоз-ва.
- Кротас Р.* 1968. Паразитофауна рыб озера Жувинтас // Заповедник “Жувинтас”. Вильнюс: Изд-во “Минтис”. С. 179.
- Кудрявцева Е.С.* 1959. Фаунистический обзор паразитов рыб р. Сухоны и Кубенского озера. Сообщ. 1 // Учебные записки Вологодского педагогического института. Т. 24. С. 175.
- Кулаковская О.П., Коваль В.П.* 1973. Паразитофауна рыб бассейна Дуная. Киев: Наук. думка.
- Кулемина И.В.* 1969. Возрастные изменения паразитофауны некоторых рыб озера Селигер // Эколого-

- паразитологические исследования на озере Селигер. Ленинград: Изд-во Ленинградского гос. ун-та. С. 87.
- Курашвили Б.Е., Микаилов Т.К., Гогобашили И.В. 1980. Паразитофауна рыб бассейна реки Куры в пределах СССР. Тбилиси: Мецниереба.
- Курочкин Ю.В. 1968. О новых паразитологических находках на Каспии и в районе дельты Волги // Тр. Астраханского заповедника. Вып. 11. С. 187.
- Лопухина А.М., Стрелков Ю.А. 1972а. Экологический анализ паразитофауны взрослых промысловых рыб озера Верхнее Врево // Паразиты и болезни рыб в озерах Северо-Запада РСФСР. Ленинград: Изв. Гос. НИИ озер. рыб. хоз-ва. Т. 80. С. 5.
- Лопухина А.М., Стрелков Ю.А. 1972б. Формирование паразитофауны плотвы, уклеи и язя озера Верхнее Врево в первый год жизни // Паразиты и болезни рыб в озерах Северо-запада РСФСР. Ленинград: Изв. Гос. НИИ озер. рыб. хоз-ва. Т. 80. С. 26.
- Малевицкая М.А., Лопухина А.М. 1955. Материалы к изучению паразитов рыб Нижнего Днепра // Тр. научно-исследовательского института прудового рыбного хозяйства. № 10. С. 40.
- Маргаритов Н.М. 1964. Ихтиопаразитофауна на язвир "Батак" // Годишник на Софийския Университет. Т. 56. Кн. 1. 1961/1962. С. 105.
- Мехралиев А.А., Микаилов Т.К. 1982. О зараженности моллюсков трематодами в Дивичинском лимане Каспийского моря // Паразитология. Т. 16. № 4. С. 280.
- Мирошниченко А.И. 2008. Списки паразитов рыб Крыма по хозяевам (с указанием водоемов и фаунистических комплексов) // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. География. Геология. № 3. С. 210.
- Никитина Е.Н. 1991. Паразиты рыб оз. Глубокого // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. Биологии. Т. 96. Вып. 2. С. 90.
- Оленев А.В. 1979. Фауна церкарий пресноводного моллюска *Melanopsis premorsa* (L.) из Западной Грузии. II. Экологическая и экспериментальная паразитология. Вып. 2. Ленинград: Изд-во Ленинградского гос. ун-та. С. 30.
- Османов С.О. 1971. Паразиты рыб Узбекистана. Ташкент: Изд-во "Фан" Узбекской ССР.
- Перова С.Н., Пряничникова Е. Г., Тютин А. В. 2018. О расширении ареала обитания причерноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) и ассоциированных с ним видов трематод в бассейне Верхней Волги // Биол. внутр. вод. № 2. С. 91–93. <https://doi.org/10.7868/S0320965218020122>
- Радченко Н.М. 1999. Паразиты рыб Белого озера. Вологда: Изд-во Вологодского ин-та развития образования.
- Радченко Н.М. 2002. Эколого-паразитологические исследования рыб Кубенского озера. Вологда: Вологодский институт развития образования.
- Размашкин Д.А., Ширинов В.Я. 1981. Паразитофауна и болезни рыб в озерных хозяйствах юга Тюменской области // Эколого-фаунистические исследования Сибири. Томск: Изд-во Томского ун-та. С. 156.
- Размашкин Д.А., Ширинов В.Я., Осипов А.С. 1984. Паразитофауна карася серебряного и карася золотого озер Тюменской области // Сб. научн. тр. Гос. НИИ озер. рыб. хоз-ва. Т. 226. С. 36.
- Рауцкис Э. 1977. Сравнительная характеристика паразитофауны основных промысловых рыб // Гидробиологические исследования озер Дуся, Гастас, Шлавантас, Обялия. Вильнюс: Изд-во "Москлас". С. 247.
- Рауцкис Э. 1988. Паразиты рыб водоемов Литвы. Вильнюс: Москлас.
- Решетников Ю.С. 2003. *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) – чир. *Coregonus peled* (Gmelin, 1789) – пелядь // Атлас пресноводных рыб России. Т. 1. Москва: Наука. С. 147.
- Сендерский И.В., Курбатов И.В., Добровольский А.А. 2002. Партегенетические поколения *Sanguinicola armata* (Trematoda: Sanguinicolidae) // Паразитология. Т. 36. № 6. С. 469.
- Сендерский И.В., Добровольский А.А. 2004. Морфология и хетотаксия церкарии *Sanguinicola armata* (Trematoda: Sanguinicolidae) // Паразитология. Т. 38. № 4. С. 310.
- Серегина Л.Я. 1978. Материалы по гельминтофауне рыб р. Днепра в зоне Каневского водохранилища // Проблемы гидропаразитологии. Киев: Наук. думка. С. 131.
- Скрипченко Э.Г., Соусь С.М., Никулина В.Н. 1971. Малоизвестные виды паразитов рыб водоемов лесостепной и степной зон Западной Сибири // Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. Новосибирск: Изд-во "Наука". Т. 5. С. 121.
- Смирнова В.А., Ирбашева С.И. 1967. Личинки трематод из пресноводных моллюсков Западного Казахстана // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. Т. 27. С. 53.
- Соколов С.Г. 2000. Паразиты рыб бассейна Верхней Волги (таксономическое и экологическое разнообразие, зоогеография) // Дис. ... канд. биол. наук. Москва: Ин-т паразитологии РАН.
- Соусь С.М. 1975. Фауна паразитов озер и прудов юга Западной Сибири // Паразиты в природных комплексах Северной Кулунды. Новосибирск: Изд-во "Наука". Т. 17. С. 183.
- Спирин С.Л., Затравкин М.Н., Константинов О.К. 1986. Влияние распределения моллюсков на их зараженность партенитами трематод // Бюллетень Всесоюз. Ин-та гельминтологии им. К.И. Скрябина. Вып. 43. С. 87.
- Стадниченко А.П. 1976. Множественные инвазии пресноводных моллюсков партенитами и личинками трематод // Вестник зоологии. № 5. С. 47.
- Стенько Р.П. 1979. Особенности фауны личинок трематод – паразитов пресноводных моллюсков Крыма // Вестник зоологии. № 3. С. 19.

- Стрелков Ю.А. 1971. Дигенетические сосальщики рыб бассейна Амура // Паразитологический сборник. Т. 25. С. 120.
- Стрижак О.И. 1972. Влияние подогретых вод ГРЭС на паразитов рыб Ивановского водохранилища // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Ленинград: Гос. НИИ озер. рыб. хоз-ва. № 8. С. 42.
- Суханова К.М. 1958. Материалы к фауне личинок и партенит дигенетических сосальщиков реки Онеж и Вырицкого водохранилища // Уч. записки Ленингр. гос. пед. ин-та. Каф. зоологии. Т. 143. С. 167.
- Титар В.М. 1989. Паразиты рыб // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. Киев: Наук. думка. С. 210.
- Токобаев М.М., Чибиченко Н.Т. 1978. К фауне личинок трематод в пресноводных моллюсках Киргизии // Известия АН Киргизской ССР. № 5. С. 58.
- Хрисанфова Г.Г., Арнацкая А.А., Акимова Л.Н. и др. 2013. Молекулярно-генетическая дифференциация церкарий *Sanguinicola* sp. (Trematoda, Sanguinicolidae), паразитирующих на различных видах моллюсков // Паразитология в изменяющемся мире: Матер. V Съезда Паразитол. об-ва. Новосибирск: Гарамонд. С. 209.
- Хрисанфова Г.Г., Акимова Л.Н., Жохов А.Е., Семенова С.К. 2019. Генетическое разнообразие трематод сем. Sanguinicolidae, паразитирующих на моллюсках *Valvata* spp. // Современные аспекты патогенеза, клиники, диагностики, лечения и профилактики паразитарных заболеваний: Тр. X Республиканской научно-практической конференции с международным участием. Витебск: Витебский гос. мед. ун-т. С. 185.
- Хуссейн Д.Х. 1983. Трематоды и цестоды карповых рыб малых и средних озер Литвы и Белоруссии (фауна, экология): Автореф. канд. ... биол. наук. Москва.
- Черногоренко М.И. 1965. К фауне и экологии церкарий моллюсков Верхнего Днепра // Паразиты и паразитозы человека и животных. Киев: Наук. думка. С. 236.
- Черногоренко М.И. 1969. Эколого-паразитологическая характеристика моллюсков водоемов Килийской дельты Дуная // Вестник зоологии. № 1. С. 71.
- Черногоренко М.И. 1976. Особенности развития церкарий сем. Sanguinicolidae в водохранилищах Днепровского каскада // II Всес. симпоз. по болезням и паразитам водных беспозвоночных: Тез. докл. Ленинград: Изд-во "Наука". С. 72.
- Черногоренко М.И. 1983. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ (фауна, биология, закономерности формирования). Киев: Наук. думка.
- Черногоренко М.И. 1989. Паразиты моллюсков // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. Киев: Наук. думка. С. 174.
- Чечина А.С. 1959. Сангвиникоз и меры борьбы с ним в прудовых хозяйствах Белорусской ССР // Тр. совещаний Ихтиологической комиссии АН СССР. Вып. 9. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР. С. 57.
- Шевченко Н.Н. 1956. Паразиты рыб реки Северского Донца в среднем течении // Тр. НИИ биологии и биол. ф-та Харьковского гос. ун-та. Т. 23. С. 269.
- Шульман С.С. 1961. Паразитофауна рыб Сязозерской группы озер // Тр. Сязозерской комплексной экспедиции. Т. 2. С. 173.
- Шульман Р.Е., Кулемина И.В. 1969. Обзор паразитов рыб озера Селигер // Эколого-паразитологические исследования на озера Селигер. Ленинград: Изд-во Ленинград. гос. ун-та. С. 13.
- Юнчис О.Н. 1972. Формирование паразитофауны плотвы, уклей и язя озера Врево в первый год жизни // Изв. НИИ озер. рыб. хоз-ва. Т. 80. С. 26.
- Юсупов О. 1980. Паразиты рыб озера-водохранилища Дауткуль // Паразиты рыб и водных беспозвоночных низовьев Амударьи. Ташкент: Изд-во "ФАН" Узбекской ССР. С. 62.
- Ха-Ки. 1964. Паразиты некоторых рыб Алольской группы озер // Паразитол. сборник. Москва: Изд-во "Наука". С. 196.
- Alama-Bermejo G., Montero F.E., Raga J.A., Holzer A.S. 2011. *Skoulekia meningialis* n. gen., n. sp. (Digenea: Aporocotylidae Odhner, 1912) a parasite surrounding the brain of the Mediterranean common two-banded seabream *Diplodus vulgaris* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1817) (Teleostei: Sparidae): description, molecular phylogeny, habitat and pathology // Parasitol. Int. V. 60. P. 34.
<https://doi.org/10.1016/j.parint.2010.10.001>
- Brant S.V., Morgan J.A., Mkoji G.M. et al. 2006. An approach to revealing blood fluke life cycles, taxonomy, and diversity: provision of key reference data including DNA sequence from single life cycle stages // J. Parasitol. V. 92. P. 77.
<https://doi.org/10.1645/GE-3515.1>
- Bursian-Hartung G. 1965. Untersuchungen über die Cercarienfauna des Diskauer Teichgebietes bei Halle // Hercynia. V. 2. P. 63.
- Cichy A., Faltynkova A., Zbikowska E. 2011. Cercariae (Trematoda, Digenea) in European freshwater snails – a checklist of records from over one hundred years // Folia Malacologica. V. 19(3). P. 165.
<https://doi.org/10.2478/v10125-011-0023-6>
- Cribb T.H., Bray R.A. 2011. Trematode families and genera: have we found them all? // Trends in Parasitology. V. 27(4). P. 149.
<https://doi.org/10.1016/j.pt.2010.12.008>
- Dzika E., Kusztala M., Kozłowski J. 2008. Metazoan parasite fauna of fish species from Lake Kortowskie // Arch. Pol. Fish. V. 16. Fasc. 1. P. 75.
- Ejmont L. 1926. Morphologische, systematische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Arten des Genus *Sanguinicola* Plehn // Bull. Int. L'Acad. Polon. Sci. et Let. Cl. Sci. Math. Nat., Ser. B. V. 9–10. P. 877.
- Faltynkova A., Niewiadomska K., Santos M.J., Valtonen E.T. 2007. Furcocercous cercariae (Trematoda) from freshwater snails in Central Finland // Acta Parasitologica.

- V. 52(4). P. 310.
<https://doi.org/10.2478/s11686-007-0050-z>
- Gelnar M. 1980. Taxonomy and morphology of developmental stages of trematodes. Msc Thesis, Faculty of Sciences, University of J.E. Purkyne in Brno. (in Czech).
- Kirk R.S., Lewis J.W. 1992. The laboratory maintenance of *Sanguinicola inermis* Plehn, 1905 (Digenea: Sanguinicolidae) // Parasitology. V. 104. P. 121.
- Kirk R.S., Lewis J.W. 1993. The life-cycle and morphology of *Sanguinicola inermis* Plehn, 1905 (Digenea: Sanguinicolidae) // Syst. Parasitol. V. 25. P. 125.
- Kirk R.S., Lewis J.W. 1994. The distribution and host range of species of the blood fluke *Sanguinicola* in British freshwater fish // J. Helminthol. V. 68. P. 315.
<https://doi.org/10.1017/s0022149x00001553>
- Khan D. 1961. Studies on larval trematodes infecting freshwater snails in London (U.K.) and some adjoining areas. Part III. "Lophocercous" cercariae // J. Helminthol. V. 35(1-2). P. 133.
- Kozicka J. 1959. Parasites of fishes of Druzno Lake // Acta Parasitol. Polon. № 7, fasc. 1. P. 1.
- Lühe M. 1909. Parasitische Plattwürmer. 1: Trematodes // Die Süßwasserfauna Deutschlands. H. 17. Jena: Gustav Fisher.
- Molnar K. 1969. Beiträge zur kenntnis der fischparasitenfauna ungarms. IV. Trematoden // Parasit. Hung. 2. P. 119.
- Moravec F. 1978. Přehled endoparazitických červů zjištěných v rybách rybníčního systému Máchova jezera // Scripta Fac. Sci. Natur. Ujep Brunensis, Biologia 2. 8: 77.
- Moravec F. 1983. Occurrence of endoparasitic helminthes in carp (*Cyprinus carpio*) from the Macha Lake fishpond system // Věst. čs. Společ. zool. V. 48. P. 261.
- Moravec F. 2001. Checklist of the Metazoan parasites of fishes of the Czech Republic and the Slovak Republic. Praha: Academia.
- Moravec F., Konečný R., Baska F. et al. 1997. Endohelminth fauna of barbell, *Barbus barbus* (L.), under ecological conditions of the Danube basin in Central Europe. Praha: Academia.
- Odening K. 1965. Die Altrices-Wirte einiger einheimischer Hausund Nutztiertrematoden. Bemerkungen zum tatsächlichen gegenwärtigen Stand der Kenntnisse // Angew. Parasitol. V. 6(2). P. 84.
- Oréllis-Ribeiro R., Bullard S.A. 2015. Blood flukes (Digenea: Aporocotylidae) infecting body cavity of South American catfishes (Siluriformes: Pimelodidae): two new species from rivers in Bolivia, Guyana and Peru with a re-assessment of *Plehniella* Szidat, 1951 // Folia Parasitologica. V. 62. P. 050.
<https://doi.org/10.14411/fp.2015.050>
- Oréllis-Ribeiro R., Arias C.R., Halanych K.M. et al. 2014. Diversity and ancestry of flatworms infecting blood of nontetrapod craniates "Fishes" // Adv. Parasitol. V. 85. P. 1.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800182-0.00001-5>
- Peoples R.C. 2013. A review of the helminth parasites using polychaetes as hosts // Parasitol. Res. V. 112. P. 3409.
<https://doi.org/10.1007/s00436-013-3519-8>
- Plehn M. 1905. *Sanguinicola armata* und *inermis* (n. gen. n. sp.) n. fam. Rhynchostomida. Ein entoparasitisches Turbellar im Blute von Cypriniden // Zool. Anz. V. 29. P. 244.
- Rašín K. 1929. *Janickia volgensis* n. gen. n. sp., krevní motolice z ryby *Pelecus cultratus* (L.) // Biologické Spisy Academiae Veterinariae. V. 8. Fasc. 16. S. 111.
- Scheuring L. 1922. Der Lebenszyklus von *Sanguinicola inermis* Plehn // Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie. V. 44. P. 265.
- Shimazu T. 2013. Digeneans parasitic in freshwater fishes (Osteichthyes) of Japan. I. Aporocotylidae, Bivesiculidae and Haploporidae // Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. A. V. 39(4). P. 167.
- Simon-Martin F., Rojo-Vazquez F.A., Simon-Vicente F. 1987. *Sanguinicola rutili* n. sp. (Digenea: Sanguinicolidae) parasito del sistema circulatorio de *Rutilus arcasi* (Cyprinidae) en la provincia de Salamanca // Revista Ibérica de Parasitología. V. 47(3). P. 253.
- Sobecka E., Jurkeiwicz E., Piasecki W. 2004. Parasite fauna of ide, *Leuciskus idus* (L.) in Lake Dabie, Poland // Acta Ichthyologica et Piscatoria. V. 34(1). P. 33.
- Stanevičiūtė G., Petkevičiūtė R., Kiseliene V. 2008. Digenean parasites in prosobranch snail *Lithoglyphus naticoides* population with the morphological description of *Echinochasmus* sp. cercaria // Ekologija. V. 54(4). P. 251.
<https://doi.org/10.2478/v10055-008-0037-6>
- Truong T.N., Bullard S.A. 2013. Blood flukes (Digenea: Aporocotylidae) of walking catfishes (Siluriformes: Clariidae): new genus and species from the Mekong River (Vietnam) with comments on related catfish aporocotylids // Folia Parasitologica. V. 60(3). P. 237.
<https://doi.org/10.14411/fp.2013.027>
- Warren M.B., Bullard S.A. 2019. First elucidation of a blood fluke (*Electrovermis zappum* n. gen., n. sp.) life cycle including a chondrichthyan or bivalve // IJP: Parasites and Wildlife. V. 10. P. 170.
<https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2019.06.008>
- Warren M.B., Roberts J.R., Arias C.R. et al. 2017. *Acipensericola glacialis* n. sp. (Digenea: Aporocotylidae) from heart of lake sturgeon *Acipenser fulvescens* Rafinesque (Acipenseriformes: Acipenseridae) in the Great Lakes Basin, Lake Winnebago System, USA // Syst. Parasitol. V. 94. P. 875.
<https://doi.org/10.1007/s11230-017-9751-3>
- Wisniewski L.W. 1958. Characterization of the parasitofauna of a eutrophic lake // Acta Parasitol. Polon. V. 6. P. 1.
- Žbikowska E. 2007. Digenea species in chosen populations of freshwater snails in northern and central part of Poland // Wiad. Parazytol. V. 53. P. 301.

European Freshwater Blood Fluke *Sanguinicola* (Digenea: Aporocotylidae): Distribution, Host Range, Characteristics of Infections in Fish and Snails (Review)

A. E. Zhokhov^{1, 2, *}, M. N. Pugacheva¹, and L. G. Poddubnaya¹

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

²*AquaBioSafe Laboratory, Tyumen State University, Tyumen, Russia*

*e-mail: zhokhov@ibiw.ru

European freshwater blood flukes of the genus *Sanguinicola* (Aporocotylidae) are one of the most poorly studied groups of trematodes. Five species of *Sanguinicola* have been described from European freshwater fishes (*Sanguinicola armata*, *S. inermis*, *S. intermedia*, *S. volgensis*, *S. rutili*), which were also found in water bodies of Central Asia and Western Siberia (Ob-Irtysh basin). The review provides the data on life cycles, host range, distribution and characteristics of infections in fish and snails. The life cycle that makes it possible to attribute the cercaria and the adults to a particular species, is known only for *S. armata*, *S. inermis*, and *S. rutili*. Blood flukes of the genus *Sanguinicola* were found in 26 species of fish belonging to 7 families and 4 orders and in 24 species of gastropods belonging to 7 families. In most cases, the infection of fish and snails with sanguinicolids is low in natural water bodies.

Keywords: trematodes, *Sanguinicola*, freshwater fishes, snails