

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М. В. ЛОМОНОСОВА

Биологический факультет

Направление «Экология и природопользование»

ИССЛЕДОВАНИЕ ОТНОШЕНИЙ «ПАРАЗИТ-ХОЗЯИН» В СИСТЕМЕ
ГЛУБОКОВОДНОЕ КИШЕЧНОДЫШАЩЕЕ
QUATUORALISIA MALAKHOVI
И ДИГЕНЕТИЧЕСКИЙ СОСАЛЬЩИК TREMATODA GEN. SP.
(ПЕРВЫЙ СЛУЧАЙ ТРЕМАТОДОЗОВ У ПОЛУХОРДОВЫХ)

Выпускная квалификационная работа
студентки IV курса
Белолобской Ксении Иннокентьевны

Научные руководители:
доцент кафедры зоологии беспозвоночных,
кандидат биологических наук
О. В. Ежова,
заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных,
академик РАН, доктор биологических наук
В. В. Малахов

Москва

2023

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	6
1.1. Кишечнодышащие, история их изучения, классификация и особенности	–
1.2. Изучение паразитофауны глубоководных животных	11
1.3. Дигенетические сосальщики, их классификация и особенности	12
1.4. Глубоководные дигенеи	18
Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	23
Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ	26
3.1. Строение метацеркарий	–
3.2. Систематическое положение метацеркарий	28
3.3. Предположения о характере реализации жизненного цикла обнаруженной трематоды	31
3.4. Другие обнаруженные симбионты	33
Глава 4. ОБСУЖДЕНИЕ	34
ВЫВОДЫ	38
БЛАГОДАРНОСТИ	40
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ И ДРУГИХ ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	41

Введение

Дигенетические трематоды – самая большая и сравнительно хорошо изученная группа многоклеточных эндопаразитов; повышенный интерес к дигенейам обусловлен их всесветным распространением, важной ролью в экосистемных процессах и большим практическим значением, поскольку они паразитируют в том числе в человеке, домашних животных и промысловых видах (Cribb et al., 2001). Дигенетические трематоды характеризуются сложным жизненным циклом, типично протекающим со сменой трех хозяев, хотя существуют и видоизменения обычной схемы жизненного цикла (Галактионов, Добровольский, 1998; Cribb et al., 2001). Дефинитивным, или окончательным, хозяином, в котором происходит половое размножение, в подавляющем большинстве случаев служит позвоночное животное, первым промежуточным хозяином – моллюск, а круг вторых промежуточных хозяев трематод довольно широк (Галактионов, 2016; Cribb et al., 2001, 2003). Метацеркарии – стадии, развивающиеся во втором промежуточном хозяине – могут отсутствовать в жизненном цикле, могут инцистироваться на субстрате (тогда они называются адолескарии), а могут заражать широкий спектр групп животных: гребневиков, стрекающих, кольчатых червей, моллюсков, членистоногих, иглокожих и хордовых (см. Галактионов, 2016; Cribb et al., 2003). Однако, поражение трематодами полухордовых ранее не было известно.

Мы обнаружили метацеркарий трематод в ходе исследования гистологических срезов *Quatuoralsia malakhovi* (Ezhova et Lukinykh, 2022) – полухордового животного из класса кишечнодышащих (Enteropneusta) семейства Torquaratoridae, что стало первой находкой дигеней в полухордовых.

Q. malakhovi обитает на глубине около 2000 метров в Беринговом море (Rybakova et al., 2020; Ezhova et al., 2022). В настоящее время не расшифровано ни одного жизненного цикла глубоководных трематод, что отчасти обусловлено труднодоступностью глубоководных мест обитания. Известны только сравнительно скудные данные по ихтиопаразитофауне т.е. по половозрелым особям трематод, обитающим в рыбах (см. Bray, 2020). Поэтому исследование метацеркарий – стадий, обитающих во втором промежуточном хозяине – важный шаг для расширения знаний в области глубоководной паразитологии.

Кишечнодышащие, обитающие на больших глубинах, также мало изучены. Глубоководное семейство Torquaratoridae было открыто в лишь 2002 году и описано в 2005 году (Holland et al., 2005). Впоследствии оказалось, что торквараториды

обнаруживаются во всех частях Мирового океана (Holland et al., 2005, 2009, 2012; Anderson et al., 2011; Priede et al., 2012; Osborn et al., 2012, 2013; Cannon et al., 2013; Tassia et al., 2016; Jabr et al., 2018; Ezhova et al., 2022), и уже очевидно, что они играют важную роль в донных экосистемах (Jones et al., 2013). Исследуемая нами *Q. malakhovi* оказалась доминирующим видом в сообществе подводного вулкана Пийпа на глубинах от 1830 м до 2130 м (Rybakova et al., 2020). Паразитизм является неотъемлемой частью отношений между организмами внутри экосистемы, и практически каждая находка новых видов кишечнодышащих вообще и торквараторид в частности сопровождается перечислением обнаруженных в них паразитов или комменсалов (см. Spengel, 1893; Leger, Duboscq, 1917; Fernandez et al., 1988, 1989, 1999, 1999; Benito, Fernandez, 1989, 1990; Mayer, 1879; Kesteven, 1913; Holland et al., 2005; Priede et al., 2012; Tung et al., 2014). Однако информация о них дана в виде кратких пометок без детального изучения паразитических и комменсальных особей, и в настоящий момент мы стоим у истоков подробного исследования симбиотических взаимоотношений глубоководных кишечнодышащих и, в частности, паразито-хозяйинной системы «трематода – кишечнодышащее», что очень существенно для накопления знаний о паразитофауне полухордовых, и, в целом, об экологии этих групп организмов.

Целью нашей работы стало изучение первого известного случая паразитирования трематод в кишечнодышащем полухордовом.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. исследование локализации обнаруженных метацеркарий в организме хозяина – кишечнодышащего *Q. malakhovi*;
2. изучение морфологического строения метацеркарий по сериям гистологических срезов, а также методами компьютерной 3D-реконструкции;
3. определение систематического положения обнаруженной трематоды на основании полученных данных и анализа литературных источников;
4. разработка протокола молекулярно-генетического определения систематического положения обнаруженной трематоды из материала, зафиксированного в формальдегид;
5. анализ сообщества из местообитания *Q. malakhovi* по имеющимся данным фото- и видеосъемки *in situ* на предмет вероятных первых промежуточных хозяев изучаемой трематоды;

6. поиск церкарий и партеногенетических стадий изучаемой трематоды в моллюсках из проанализированного сообщества методами паразитологического вскрытия и гистологических срезов;
7. формулирование предположений о реализации жизненного цикла обнаруженной трематоды на основании полученных данных и анализа литературных источников.

Работа выполнена на базе студенческой лаборатории эволюционной морфологии животных (www.evolmorphan.ru) кафедры зоологии беспозвоночных МГУ имени М.В. Ломоносова, а также молекулярной лаборатории кафедры зоологии беспозвоночных МГУ имени М.В. Ломоносова. Финансовая поддержка работы осуществлялась за счёт проекта РНФ № 23-24-00066.

Глава 1. Обзор литературы

1.1. Кишечнодышащие, история их изучения, классификация и особенности

Полухордовые (Hemichordata) – червеобразные мягкотелые морские беспозвоночные, относящиеся к надтипу Deuterostomia. Своё название полухордовые получили благодаря тому, что несколько ярких черт их строения сходны с таковыми у хордовых животных: нервная трубка, жаберные щели и хордоподобная структура (Spengel, 1893; MacBride, 1894). Последняя особенность и послужила выделению группы Hemichordata (см. Bateson, 1885); название свидетельствовало о предполагаемом промежуточном положении между беспозвоночными и хордовыми, причём Hemichordata были выделены четвёртым классом в типе Chordata (см. Bateson, 1885). Однако такое положение полухордовых встретило ряд возражений, среди которых, в частности, приводились данные анализа эмбрионального развития, показывающие, что нотохорд хордовых и стомохорд полухордовых не гомологичны (Newell, 1952; Hall, 2005). Что касается нервной трубки, то, несмотря на морфологические различия, недавно были обнаружены сходства в генетической регуляции развития нервной системы полухордовых и хордовых животных (см. Lowe, 2008).

Не меньшее внимание в обсуждении филогенетических взаимосвязей вторичноротых животных привлекает вопрос родственных отношений между хордовыми, полухордовыми и ещё одной группой Deuterostomia – иглокожими (см. Gee, 1996). Личинка полухордовых торнария была открыта Мюллером в 1850 и описана как личинка иглокожих (по мнению Мюллера, это была личинка морской звезды), и только в 1869 году Мечников показал, что, несмотря на высокое морфологическое сходство, на самом деле торнария – личинка кишечнодышащего полухордового *Balanoglossus* (см. Hall, 2005). Позже торнарии и диплеврулоподобные личинки иглокожих были признаны негомологичными (Nezlin, 2000). Тем не менее, именно на основании сходства планктотрофных личинок полухордовые и иглокожие были объединены в группу Ambulacraria (см. Metschnikoff, 1881), монофилия которой, а также сестринское положение с хордовыми подтверждается филогенетическим анализом (Cameron et al., 2000; Furlong et al., 2002; Cannon et al., 2014). Таким образом, полухордовые на протяжении всего времени изучения привлекают большое внимание учёных, поскольку играют ключевую роль в понимании ранней эволюции вторичноротых животных. Однако на этом интерес к группе не ограничивается.

Полухордовые разделяются на два монофилетичных класса: свободноживущие одиночные кишечнодышащие (Enteropneusta) и колониальные крыложаберные (Graptolithoidea, бывшие Pterobranchia). Представители обоих таксонов имеют общий трёхсегментный план строения тела: предротовой отдел (хоботок кишечнодышащих и ползательная подошва крыложаберных), окологротовой отдел (воротничок кишечнодышащих и щупальцевый аппарат крыложаберных) и туловищный отдел. Класс кишечнодышащих, в свою очередь, включает четыре семейства: Ptychoderidae Spengel, 1893, Spengelidae Willey, 1899, Harrimaniidae Spengel, 1902 и Torquaratoridae Holland et al., 2005. Хотя на данный момент существуют молекулярно-генетические основания включать Torquaratoridae в семейство Ptychoderidae (см. [Cannon et al., 2014](#)).

Кишечнодышащие распространены повсеместно от мелководной зоны до больших глубин, питаются донными отложениями, обитают либо в U-образных норках, либо ведут эпибентосный образ жизни. Однако, за исключением описанных Шпенгелем в 1893 году трёх повреждённых образцов с экспедиций Челленджера (Spengel – см. [Holland et al., 2013](#); [Jones et al., 2013](#)), до недавнего времени кишечнодышащие были известны исключительно как роющие обитатели прибрежной зоны. Это ложное представление связано со сложностями отбора проб на больших глубинах: мягкое тело кишечнодышащих легко повреждается при тралении. С развитием подводной фото- и видеосъёмки, а также использования телеуправляемых подводных аппаратов (ТПА) открылись возможности исследования глубоководных представителей Enteropneusta. Первые данные глубоководной фотосъёмки, не сопровождавшиеся сбором материала, составили основу теории о существовании группы Lophenteropneusta как гипотетического «эволюционного мостика» между кишечнодышащими и крыложаберными животными (см. [Bourne et al., 1965](#); [Lemche et al., 1976](#); [Thiel, 1979](#); [Foell, Pawson, 1986](#)). Широкий воротничок сфотографированных животных был ложно идентифицирован как щупальца – черта, присущая представителям класса Graptolithoidea. Таким образом, обнаруженный глубоководный «lophenteropneust» считался предполагаемым промежуточным эволюционным звеном между крыложаберными и кишечнодышащими. Красивая теория разрушилась после изучения собранного материала, показавшего, что «щупальца» на самом деле представляют собой разросшийся воротничок, адаптированный для сбора донных отложений ([Holland et al., 2005](#); [Gage, 2005](#)). Тем не менее, найденные организмы были выделены в отдельное, упомянутое выше, семейство глубоководных кишечнодышащих Torquaratoridae (см. [Holland et al., 2005](#)).

Всего на данный момент семейство Torquaratoridae насчитывает семь родов и одиннадцать видов: *Allaparus aurantiacus* Holland, Kuhn & Osborn, 2012, *A. isidis* Priede,

Osborn, Gebruk, Jones, Shale, Rogacheva & Holland, 2012, *A. fuscus* Jabr et Cameron, 2018, *Coleodesmium karaensis* Osborn, Gebruk, Rogacheva & Holland, 2013, *Quatuoralisia malakhovi* Ezhova et Lukinykh, 2022, *Tergivelum baldwinae* Holland, Jones, Ellena, Ruhl & Smith, 2009, *T. cinnabarinum* Priede, Osborn, Gebruk, Jones, Shale, Rogacheva & Holland, 2012, *Terminstomo arcticus* Jabr et Cameron, 2018, *Torquarator bullocki* Holland, Clague, Gordon, Gebruk, Pawson & Vecchione, 2005, *Yoda purpurata* Priede, Osborn, Gebruk, Jones, Shale, Rogacheva & Holland, 2012, *Y. demiankoopi* Holland, Hiley & Rouse, 2022 (см. [Holland et al., 2005, 2009, 2012, 2022](#); [Priede et al., 2012](#); [Osborn et al., 2013](#); [Jabr et al., 2018](#); [Ezhova et al., 2022](#)). Пока это наименьшее число видов среди всех семейств кишечнодышащих, однако связано оно, по-видимому, лишь со сложностями сбора глубоководного материала. Изучение торквараторид стремительно развивается, и уже на данный момент очевидно, что эта разнообразная группа играет важную роль в глубоководных экосистемах ([Jones et al., 2013](#)). Представители Torquaratoridae являются детритофагами с разной степенью селективности: содержимое кишечника может как включать многочисленные донные осадки ([Holland et al., 2009](#)), так и свидетельствовать о высокой специализации к фитодетриту ([Osborn et al., 2013](#); [Ежова и др., 2021](#)). Для некоторых видов зарегистрирована способность к перемещению в потоке придонных течений между местами кормления – всплытию в толщу воды способствует образование слизистого кокона и освобождение содержимого кишечника, играющего роль балласта ([Jones et al., 2013](#)). На поверхности дна в местах обитания торквараторид остаются их спиральные или меандрирующие фекальные следы ([Smith et al., 2005](#); [Holland et al., 2009, 2012](#); [Jones et al., 2013](#)).

Хотя семейство Torquaratoridae было открыто и описано только в 2005 году, исследование этих животных уже привело к открытию множества интересных особенностей. Так, для *Allapasmus aurantiacus* отмечены необычные внешние яичники, каждый из которых лежит в эпидермальном мешочке, прикреплённом к телу тонким стебельком; значение такой организации яичников пока не ясно ([Holland et al., 2012](#)). Не меньшей загадкой репродуктивной биологии торквараторид стало описание *Yoda purpurata* – первого гермафродита среди полухордовых в целом ([Priede et al., 2012](#)), позже и *Y. demiankoopi* – гермафродита с последовательной сменой пола ([Holland et al., 2022](#)). *Coleodesmium karaensis* стал первым известным полухордовым, вынашивающим эмбрионы на поверхности тела матери ([Osborn et al., 2013](#)). У *Quatuoralisia malakhovi* обнаружена особая организация воротниковых целомодуков, не характерная для каких-либо других известных кишечнодышащих, однако сходная с крыложаберными (см. [Ezhova et al., 2022](#)).

Торквараториды распространены на глубинах от 350 до 4100 метров (Smith et al., 2005; Osborn et al., 2013). Встречаются как единичные экземпляры, так и популяции с высокой плотностью. Максимальное значение плотности популяции было зарегистрировано для *Q. malakhovi* на склоне массива Вулканологов в Беринговом море и составило 12 экземпляров на квадратный метр (Rybakova et al., 2020), что на два порядка превышает отмеченную прежде максимальную плотность обитания торквараторид (см. Rybakova et al., 2020; Ezhova et al., 2022) (рис. 1). Хищники, питающиеся торквараторидами, неизвестны; предполагается, что слизь, покрывающая тело торквараторид, может отпугивать хищников, подобно тому, как это отмечено для мелководных кишечнодышащих (см. Giray, King, 1997). Для представителей Torquaratoridae известны комменсалы и паразиты: в глотке *Torquarator bullocki* обнаружены комменсальные бескишечные турбеллярии, в постпечёночном отделе кишечника – гарпактикоидные копеподы, вероятно, тоже комменсалы (см. Holland et al., 2005), на латеральных крыльях *Allaparus isidis* отмечены комменсалы или эктопаразиты, предположительно, пиявки (см. Priede et al., 2012).



Рис. 1. *Quatuoralisia malakhovi* в естественной среде обитания (из Ezhova et al., 2022).

Важно заметить, что паразитофауна торквараторид в частности и кишечнодышащих в целом изучена крайне слабо. Случаи паразитизма в литературе описаны в основном поверхностно, и большая часть из сообщений приходится на представителей семейства Ptychoderidae. Шпенгель отметил наличие споровиков в кишечном тракте *Glossobalanus sarniensis* и *Glandiceps talaboti* (см. [Spengel, 1893](#)). Позже в печёночных отростках и кишечном эпителии *Glossobalanus minutus* были обнаружены кокцидии на разных стадиях жизненного цикла и другие Apicomplexa (см. [Leger, Duboscq, 1917](#); [Fernandez et al., 1988, 1989, 1999, 1999](#); [Benito, Fernandez, 1989, 1990](#)). В генитальных крыльях и бранхиальном отделе *Ptychodera flava* были обнаружены паразитические копеподы (см. [Mayer, 1879](#); [Kesteven, 1913](#); [Tung et al., 2014](#)). На рис. 2 представлена обобщённая схема строения кишечнодышащего и локализации в его теле описанных симбионтов разных групп, а также Хенасоеломорфа и метацеркарий Trematoda, обнаруженных в ходе нашего исследования.

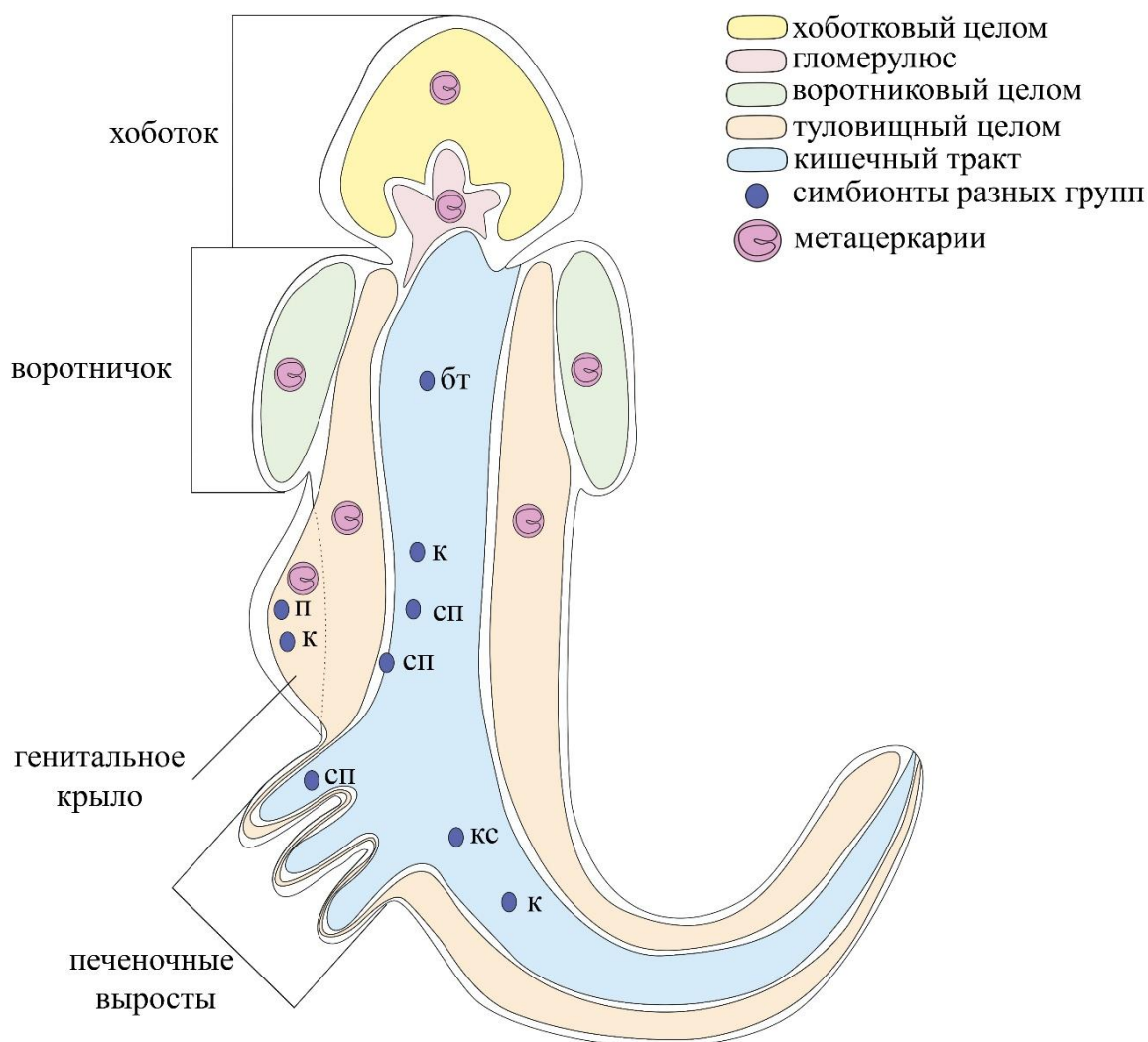


Рис. 2. Обобщённая схема строения кишечнодышащего и локализации в его теле симбионтов разных групп.
бт – бескишечные турбеллярии; *к* – копеподы; *сп* – споровики; *п* – пиявки; *кс* – ксенотурбеллиды.

1.2. Изучение паразитофауны глубоководных животных

Прежде всего отметим, что номенклатура зон глубоководных районов, как и само определение «глубоководности» неоднозначно. Мы будем обращаться к определению, данному для рыб, и считать глубоководными организмы, обитающие на глубинах больше 200 метров за пределами фотической зоны (согласно [Priede, 2017](#)).

В изучении глубоководных организмов есть множество аспектов, ограничивающих возможности исследования. В первую очередь такие ограничения связаны с процессом отбора проб, требующим технического оснащения, больших экономических и временных затрат, кроме того, пробы подвергаются значительному разрушению, связанному с перепадами давления при подъёме с больших глубин на борт судна. Изучение паразитофауны глубоководных животных осложнено и человеческим фактором: нередко исследователи упускают из виду или игнорируют присутствие паразитов, концентрируясь на исследовании организма хозяина или поиске конкретной группы паразитических организмов. К необходимости рассматривать хозяина и паразитов как сообщество взаимодействующих организмов призывает труд, обобщающий знания о паразитах глубоководных рыб (см. [Noble, 1973](#)).

Тем не менее, на основе уже имеющихся данных, паразитологи имеют возможность проводить обобщающие оценки разнообразия и таксономического состава глубоководной паразитофауны. Один из ключевых выводов глубоководной паразитологии заключается в том, что заражённость бентических рыб не отличается от таковой для мелководных и на единицу веса приходится одинаковое количество паразитов, однако глубоководная паразитофауна менее разнообразна по видовому составу ([Noble, 1973](#); [Campbell, 1980](#); [Bray, 2020](#)). Таксономический состав паразитов рыб отражает особенности питания: чем ниже специфичность рыбы в питании, тем шире состав её гельминтов; также на индивидуальном уровне изменение паразитофауны может происходить в течение жизни особи с изменением объектов питания – промежуточных хозяев паразитов. Передача гельминтов донных рыб происходит горизонтально через животных в бентосном сообществе, а не вертикально через толщу воды, что объясняется разнообразием и высокой плотностью бентических промежуточных хозяев, и концентрацией паразитических личинок вблизи дна ([Campbell, 1980](#)). Видовое разнообразие организмов, потенциально служащих промежуточными хозяевами для паразитов, при этом высоко, но крайне мало изучено: нередко виды описаны на примере одного экземпляра или для конкретного участка Мирового океана ([Sanders, 1968](#); [Ebbe et al., 2010](#)), что недостаточно для понимания структуры популяции и проведения паразитологических обобщений. В этом смысле ихтиопаразитофауна изучена лучше: известно, что около половины

паразитов глубоководных видов рыб приходится на дигенетических трематод, к числу макропаразитов рыб также относятся нематоды, цестоды, моногенеи, копеподы, скребни (см. [Campbell et al., 1980](#)).

1.3. Дигенетические сосальщики, их классификация и особенности

Паразитические плоские черви с общим названием трематоды (Trematoda) составляют две сестринские группы: аспидогастреи (Aspidogastrea) и дигенетические сосальщики (Digenea) (см. [Olson et al., 2003](#); [Littlewood et al., 1999](#)). Аспидогастреи являются сравнительно небольшой группой, включающей 61 описанный вид ([Alves et al., 2015](#)), паразитирующей в рыбах и моллюсках. Дигенеи же значительно превосходят их по численности, объединяя более 18 000 уже описанных видов; они считаются самой большой группой многоклеточных эндопаразитов (см. [Cribb et al., 2001](#)). Характерной чертой дигенетических сосальщиков является сложный жизненный цикл, включающий чередование партеногенетических и гермафродитных поколений, а также смену хозяев. Существуют разные теории относительно процесса становления жизненного цикла трематод, причин приобретения тех или иных хозяев, жизненных стадий и вариаций схем жизненного цикла в различных группах ([Pearson, 1972](#); [Gibson, Bray, 1994](#); [Olson et al., 2003](#); [Cribb et al., 2003](#); [Галактионов, 2015](#); и др.). На русском языке вопрос происхождения и эволюции жизненных циклов трематод подробно рассмотрен в книге с одноимённым названием, и значительная часть общей терминологии и понятий эволюционной паразитологии, используемых в тексте ниже, взяты именно из этого источника ([Галактионов, Добровольский, 1998](#)). К настоящему моменту исследователи сходятся в том, что становление группы собственно трематод, отличной от прототрематодного предка, совпадает с приобретением ими диксенного, или двуххозяинного, жизненного цикла, однако, существующие среди современных трематод диксенные жизненные циклы — это независимая адаптация внутри разных групп (см. [Галактионов, Добровольский, 1998](#)). Дискуссионен вопрос о том, каким именно был предковый цикл, какой хозяин был первичен: концепции «mollusc first» и «vertebrate first» об изначальном приобретении в качестве хозяина, соответственно, моллюска или позвоночного животного, имеют свои доказательства и своих сторонников среди паразитологов ([Pearson, 1972](#); [Gibson, Bray, 1994](#); [Olson et al., 2003](#); [Cribb et al., 2003](#); [Галактионов, 2016](#); и др.).

Пожалуй, наиболее часто у дигеней встречаются триксенные или трёххозяинные жизненные циклы, тем не менее, существуют и вариации жизненного цикла, речь о которых пойдёт ниже.

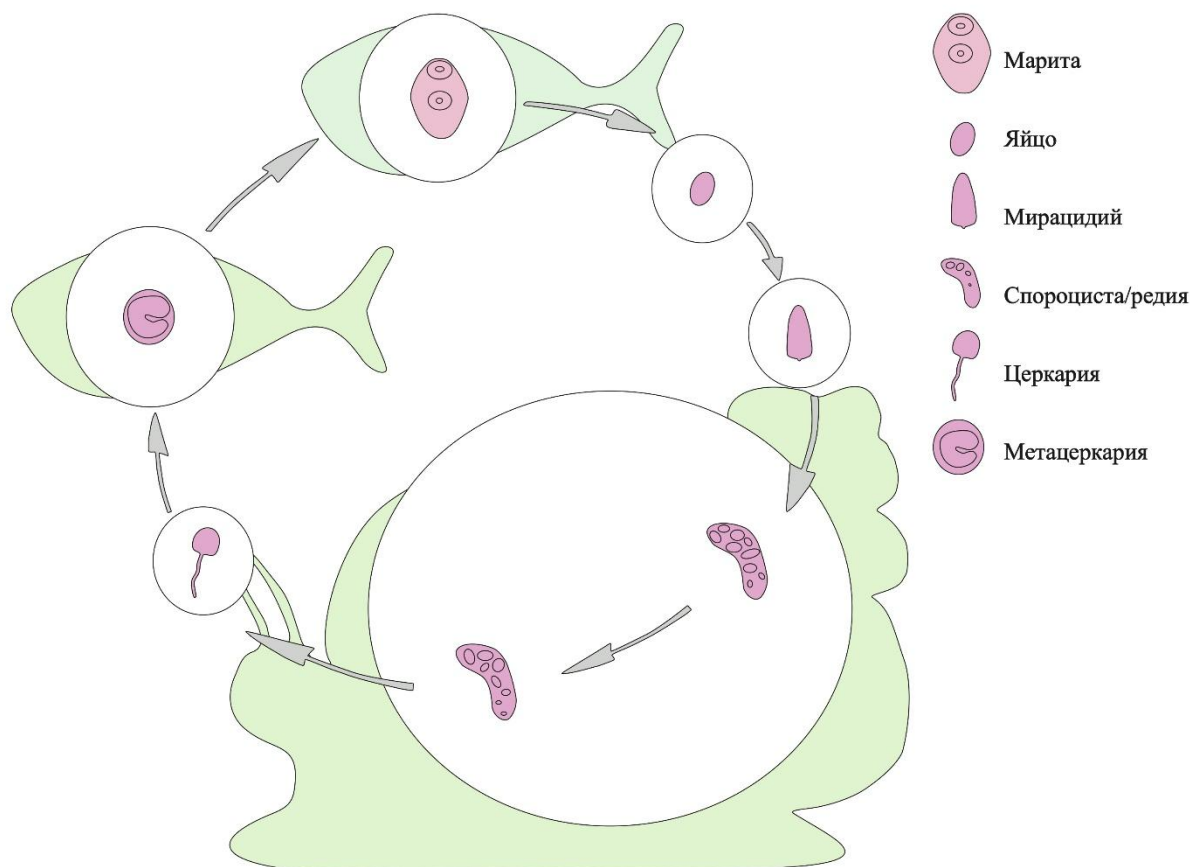


Рис. 3. Типичный жизненный цикл дигенетических сосальщиков.

Рассмотрим в общем виде классическую схему триксенного жизненного цикла дигеней (рис. 3), роль отдельных стадий и ключевые процессы в нём. Половозрелая гермафродитная особь – *марита* – развивается в позвоночном хозяине, именуемом окончательным, или дефинитивным, поскольку в нём происходит половое размножение. Марита продуцирует *яйца*, которые выводятся во внешнюю среду. Яйца содержат личинку – *мирацидий*, необходимую для заражения следующего хозяина – первого промежуточного. Мирацидий во внешней среде выходит из яйца, перемещается в поисках хозяина и активно его заражает. Первым промежуточным хозяином практически всегда служит моллюск, в нём происходит метаморфоз мирацидия в партеногенетическую особь – *материнскую спорцисту* – довольно просто устроенную стадию, в которой развиваются эмбрионы второго партеногенетического поколения. Таким поколением у разных групп являются либо более сложно устроенные *редии*, обладающие пищеварительной системой и способностью к передвижению, либо *дочерние спорцисты*, не имеющие пищеварительного тракта, а также обычно малоподвижные. Эти партеногенетические стадии могут обладать способностью к самовоспроизведению:

продуцированию следующих поколений редий и дочерних спороцист. Но, в конечном итоге, особи партеногенетических стадий производят большое число *церкарий* – личинок гермафродитного поколения. Церкарии осуществляют дисперсию инвазионного начала в пространстве; этот дополнительный расселительный этап – уникальная особенность дигеней, отсутствующая у других плоских червей. После выхода во внешнюю среду церкарии осуществляют заражение ещё одного хозяина – второго промежуточного. Круг вторых промежуточных хозяев чрезвычайно широк и включает многие таксоны как беспозвоночных, так и позвоночных животных, в которых происходит развитие личинки в *метацеркарию*. Метацеркария, как правило, представляет собой неподвижную личиночную особь, инвазионную для окончательного хозяина, который заражается путём трофической передачи – после поедания им второго промежуточного хозяина дигенеей. В дефинитивном хозяине паразит достигает места своей окончательной локализации и превращается в *мариту* – взрослую особь гермафродитного поколения. Таким образом происходит замыкание цикла.

Каждая стадия играет определённую роль в жизненном цикле, а сложную структуру жизненного цикла удобно рассматривать в виде системы адаптаций, способствующих максимальному эволюционному успеху дигенетических сосальщиков (см. [Гинецинская, Добровольский, 1968](#); [Галактионов, Добровольский, 1998](#); [Галактионов, 2016](#)). Так, мариты и партеногенетические поколения (партениты) являются «усилителями паразитарного сигнала», продуцируя большое количество личинок – яиц с мирацидиями и церкарий – расселительных стадий. Наличие в цикле поколений с большой плодовитостью компенсирует потери вследствие гибели расселительных стадий, и таким образом увеличивает вероятность заражения хозяев, необходимых для реализации жизненного цикла. Сами же дисперсионные стадии – церкарии и мирации – обладают рядом различных адаптаций для расселения в окружающей среде и заражения последующих хозяев, которыми потенциально могут стать любые гидробионты (при этом каждый вид дигеней имеет специфичность к определённым хозяевам), что обеспечивает «обход» исключительно трофического пути передачи в цепи хозяев, позволяет шире осуществлять дисперсию инвазионного начала. Метацеркария является «транзитной фазой» между церкарией и половозрелой особью, обитая во втором промежуточном хозяине. В нём она претерпевает онтогенетические преобразования, позволяющие ей достичь инвазионного состояния. За счёт использования ресурсов хозяина метацеркария способна существовать в течение длительного времени, что увеличивает вероятность трансмиссии паразита к вышестоящему по трофической цепи дефинитивному хозяину. Кроме того, наличие в цикле стадии метацеркарии увеличивает генетическую гетерогенность популяции,

поскольку во второго промежуточного хозяина могут проникать генетически неоднородные личинки гермафродитного поколения, вышедшие из разных особей первых промежуточных хозяев.

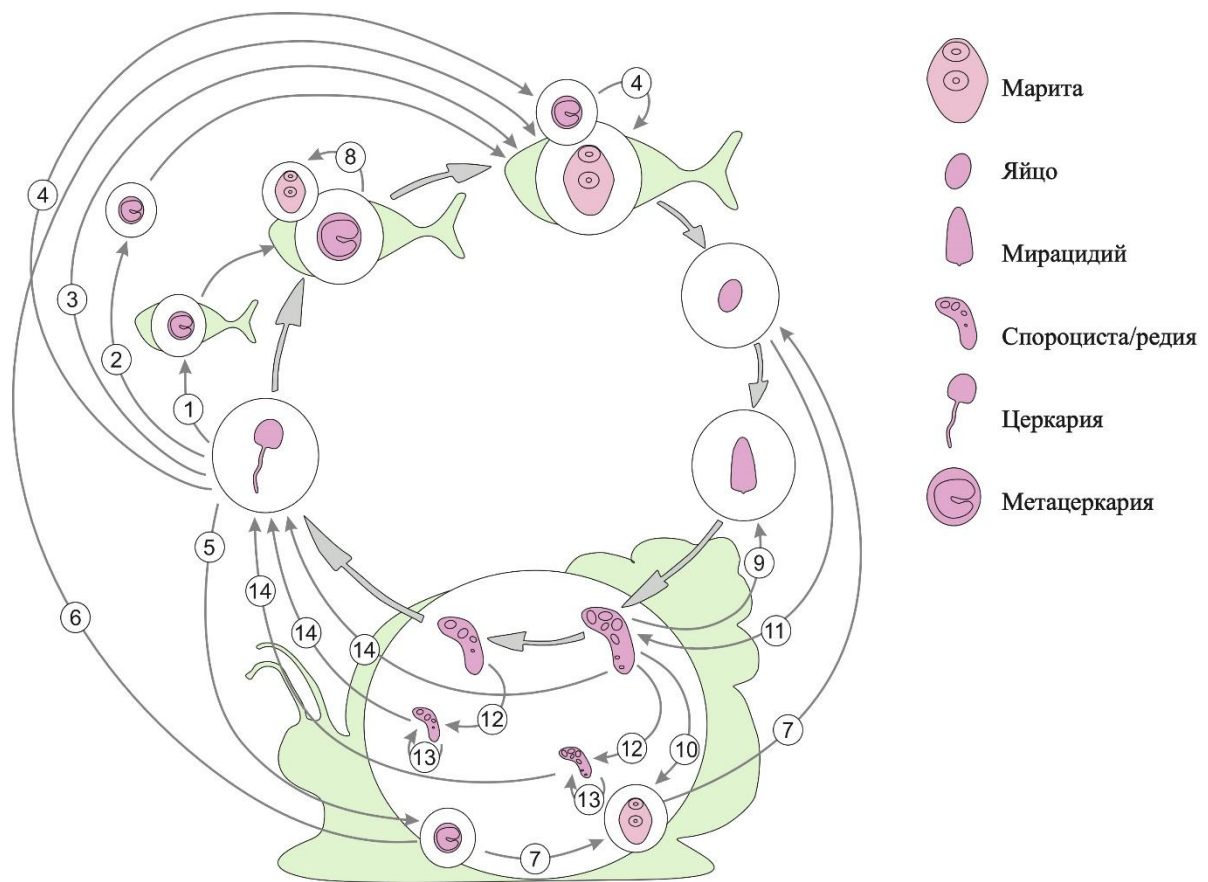


Рис. 4. Вариации жизненного цикла дигенетических трематод. 1 – приобретение стадии мезоцеркарии (тетраксенный жизненный цикл); 2 – инцистирование во внешней среде стадии adolescence (дисксенный жизненный цикл); 3 – выпадение стадии метацеркарии (дисксенный жизненный цикл); 4 – развитие стадии метацеркарии в дефинитивном хозяине (дисксенный жизненный цикл); 5 – развитие стадии метацеркарии в первом промежуточном хозяине (дисксенный или гомоксенный жизненные циклы); 6 – попадание метацеркарии от первого промежуточного хозяина в дефинитивного и развитие марицы в дефинитивном хозяине (дисксенный жизненный цикл); 7 – развитие метацеркарии в марицу, продуцирующую яйца во внешнюю среду, в первом промежуточном хозяине (гомоксенный жизненный цикл); 8 – развитие метацеркарии в марицу во втором промежуточном хозяине (дисксенный жизненный цикл); 9 – продуцирование спороцистами мирацидиев (гомоксенный жизненный цикл); 10 – продуцирование спороцистами мариц (гомоксенный жизненный цикл); 11 – пассивное заражение первого промежуточного хозяина путём поедания яиц, содержащих личинку; 12 – продуцирование материнскими партеногенетическими поколениями дочерних партеногенетических поколений; 13 – продуцирование дочерними партеногенетическими поколениями следующих дочерних партеногенетических поколений; 14 – продуцирование дочерними партеногенетическими поколениями церкарий.

Известны также и вариации жизненного цикла дигенетических трематод. Так, число хозяев у некоторых таксонов дигеней может увеличиваться за счёт появления третьего промежуточного хозяина. Эта адаптация позволяет преодолеть пространственный или трофический разрыв в ряду между вторым промежуточным и дефинитивным хозяевами; такой цикл встречается у Strigeidae и Hemiuridae (рис. 4, 1) (см. [Pearson, 1959](#); [Галактионов, Добровольский, 1998](#)). Часть групп дигеней, напротив, обладает всего двумя хозяевами в жизненном цикле, такие жизненные циклы называют двуххозяинными, или диксенными, а по происхождению делят на первично диксенные и вторично диксенные ([Галактионов, Добровольский, 1998](#)). Церкарии трематод с первично диксенным жизненным циклом могут непосредственно заглатываться окончательным хозяином, что характерно для Bivesiculidae и Azygiidae, церкарии которых формируют крупные, нередко видоизменённые для привлечения внимания хозяина хвосты (рис. 4, 3) ([Cable, Nahhas, 1962](#); [Sillman, 1962](#)). В другом варианте первично двуххозяинных жизненных циклов церкарии инцистируются на субстрате, такая стадия называется адолескарией, она присуща группам Paramphistomoidea, Pronocephaloidea, Haplospalchnoidea, Echinostomatoidea и Lepocreadioidea (рис 4, 2) (см. [Cable, 1954](#); [Malek, 1971](#); [Phalee et al., 2015](#); [Huston et al., 2016](#); [Gonchar, Galaktionov, 2017](#)). Вторично диксенные жизненные циклы могут быть связаны с выпадением окончательного хозяина, как это происходит у кровепаразитов – представителей семейств Aporocotylidae, Spirorchidae и Shistosomatidae, роль окончательного хозяина принимает второй промежуточный, в котором протекает прогенетическое развитие метацеркарии и половое размножение ([Галактионов, Добровольский, 1998](#); [Poulin, Cribb, 2002](#)) (рис 4, 8). В других случаях вторично диксенные жизненные циклы связаны с выпадением второго промежуточного хозяина, функцию которого берёт на себя хозяин дефинитивный, что встречается, например, у представителей Plagiorchiida (рис. 4, 4) (см. [Grabda-Kazubska, 1976](#); [Poulin, Cribb, 2002](#)), или первый промежуточный, как это характерно для некоторых видов Microphallidae, Lissorchiidae, Fellodistomidae, Gymnophallidae (рис. 4, 5) (см. [Wardle, 1980](#); [Nasincova, Scholz, 1994](#); [Галактионов, Добровольский, 1998](#); [Poulin, Cribb, 2002](#); [Galaktionov, Blasco-Costa, 2018](#)). В ситуации, когда первый промежуточный хозяин берёт на себя функцию второго промежуточного (то есть содержит метацеркарий), он поедается затем дефинитивным позвоночным хозяином, в котором происходит развитие мариты (рис. 4, 6). В редких случаях весь цикл замыкается на одном хозяине; такие циклы называют гомоксенными, или однохозяинными. Тогда в моллюске после стадии метацеркарии развивается марита – половозрелая стадия гермафродитного поколения, продуцирующая яйца (рис. 4, 7, 4, 10) ([Галактионов, Добровольский, 1998](#)). Факультативно у некоторых

групп дигенетических трематод встречается вариант гомоксенного жизненного цикла, при котором спороцисты, локализованные в первом промежуточном хозяине, продуцируют непосредственно мирацидиев, заражающих хозяев всё той же стадии (рис. 4, 9) (Sewell, 1922; Barger, Esch, 2000). Говоря о мирацидиях, следует упомянуть, что помимо описанного выше активного заражения первых промежуточных хозяев перемещающимися во внешней среде мирацидиями, распространено также пассивное заражение – проглатывание хозяином яиц, содержащих личинку (рис. 4, 11). В контексте партеногенетических особей необходимо добавить, что материнские спороцисты и редии способны к продуцированию других дочерних особей (рис. 4, 12), а те, в свою очередь, могут давать следующие дочерние партеногенетические поколения (рис. 4, 13), но, в конечном итоге, основная функция партеногенетических особей – продукция дисперсионных личинок – церкарий (рис. 4, 14) (Галактионов, Добровольский, 1998; Poulin, Cribb, 2002; Галактионов, 2015).

Общая схема подразумевает наличие в цикле обязательных хозяев – без них завершение жизненного цикла невозможно. Но важно понимать возможность появления дополнительных, или факультативных, хозяев, заражаемых случайно или при массовом развитии паразитов, но не являющихся специфичными; и каптивных хозяев, иначе называемых абортивными или фиктивными, при попадании в которых, если и существует возможность для поддержания жизни паразита, цикл разрывается (в этом контексте таких хозяев называют тупиковыми) или же происходит гибель паразита (см. Догель, 1962; Юрахно, 1991; Галактионов, Добровольский, 1998).

Описанные выше подходы к рассмотрению биологии дигенетических сосальщиков касаются, прежде всего, эволюционных процессов, интерпретируя жизненные циклы как систему адаптаций. Необходимо также сказать о сложившихся системах описания экологических аспектов жизни трематод. Представленные ниже понятия обобщены в недавней работе А.И. Грановича о структуре паразитарных систем (Гранович, 2009). Ключевой термин – "система паразит-хозяин" – относится к организменному уровню взаимодействия между особями, состоящими в симбиотических отношениях. Термин "паразитарная система" используется для рассмотрения взаимодействий на популяционном и биоценотическом уровнях, подразумевает совокупность всей популяции паразита и всех популяций взаимодействующих с ней хозяев. В структуре паразитарных систем, особенно в отношении организмов с таким сложным жизненным циклом, как у дигенетических трематод, учитывается наличие фазовых группировок – групп особей паразита на отдельных стадиях развития, формирующих так называемую метаструктуру.

Выделяют и параструктуру паразитарной системы, формирующуюся вследствие дискретности окружающей среды.

Жизненный цикл трематод в генерализованной схеме (рис. 3) связан с водной средой, в которой протекают два важнейших процесса: диссеминация инвазионного начала и его дисперсия. Тем не менее, дигенети в ходе эволюции выработали адаптации морфологического строения, поведения, физиологии, жизненного цикла, позволившие им осуществить экспансию в совершенно разные типы экосистем. Часть трематод освоили условно наземные местообитания, перенесли некоторые стадии жизненного цикла в наземных позвоночных животных. В том числе некоторые таксоны трематод освоили даже экстремальные аридные и литоральные местообитания, характеризующиеся временным или постоянным дефицитом влаги, для преодоления которого произошла автономизация расселительных стадий паразита от внешних условий. Очень многие сосальщики освоили пресноводные местообитания, что должно сопровождаться изменениями в осморегуляции и сезонной динамике жизненных циклов. Ввиду огромных пространственных масштабов биотопа, одними из самых сложных сред для освоения считаются открытые пелагиальные и глубоководные зоны Мирового океана, также заселённые дигенетическими трематодами (см. [Галактионов, Добровольский, 1998](#)).

1.4. Глубоководные дигенети

Первая находка глубоководной дигенети – метацеркарии рода *Stephanostomum* – была сделана Вагнером в 1852 году (см. [Bray, 2020](#)). С тех пор и до середины XX века находки глубоководных трематод были редки и единичны. К примеру, в ходе экспедиции Челленджера (1872–1876) был описан всего один вид – *Digeneria halosauri* (Bell, 1887), а в 1888 году Линстоу (Linstow – см. [Bray et al., 1999](#)), сообщая об отсутствии дигенетов в исследованных глубоководных рыбах, утверждал: «в открытом океане существует лишь небольшая вероятность того, что инфицированные промежуточные хозяева станут добычей окончательных хозяев». Только в 1930-е годы было проведено первое обширное исследование глубоководных дигенетов, в ходе которого было обнаружено 49 видов трематод на глубинах до 1064 метров ([Manter, 1934](#)). Глубоководная паразитология оформилась ко второй половине XX века, тогда вышел ряд важных обобщающих работ, в том числе экологические и первые молекулярные исследования ([Noble, 1973](#); [Campbell, 1980, 1983](#); [Bray et al., 1999](#)).

В настоящее время описано 77 семейств дигенетов. Для 23-х из них известно заселение больших глубин. Это семейства Acanthocolpidae, Accacoeliidae, Aporocotylidae, Azygiidae,

Bivesiculidae, Bucephalidae, Cryptogonimidae, Derogenidae, Didymozoidae, Faustulidae, Fellodistomidae, Gonocercidae, Gorgoderidae, Hemiuridae, Hirudinellidae, Lecithasteridae, Lepidapedidae, Monorchiidae, Opescoelidae, Ptychogonimidae, Sclerodistomidae, Syncoeliidae и Zoogonidae (см. [Olson et al., 2003](#); [Bray, 2004, 2020](#)). Точные батиметрические данные приводятся для 18-ти из этих семейств (рис. 5) в соответствии с обитанием глубоководных рыб, в которых они были найдены. Представители семейства Aporocotylidae были отмечены на глубине более 1000 м, но предполагается, что эти данные могут быть следствием ошибки определения. Представители ещё 5-ти семейств также найдены в глубоководных рыбах, однако для них нет точных батиметрических данных (рис. 5) ([Bray, 2004, 2020](#); [Kuramochi, 2014](#)).

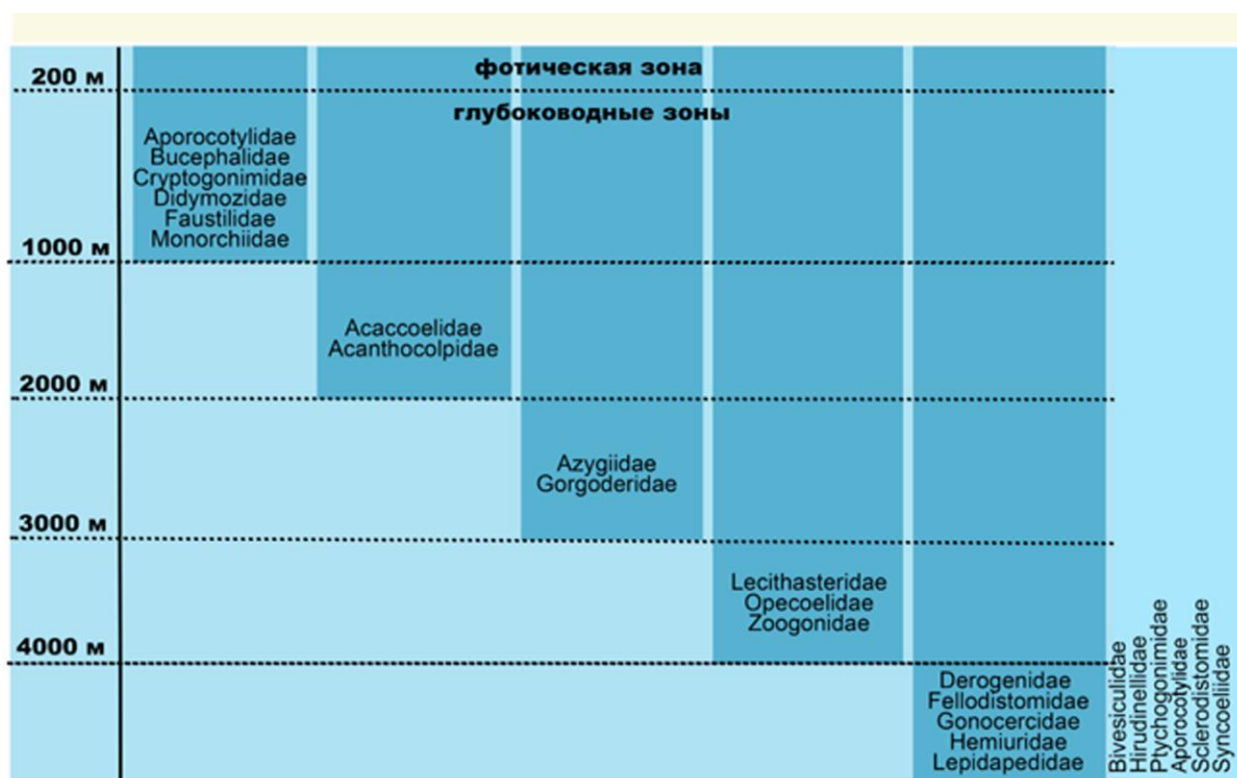


Рис. 5. Батиметрическое распределение семейств трематод, обнаруженных в глубоководных рыбах (по [Olson et al., 2003](#); [Bray, 2004, 2020](#); [Kuramochi, 2014](#)).

Хотя нет ни одного исключительно глубоководного семейства дигеней, наибольшее количество глубоководных форм известно для представителей Lepidapedidae, ранее считавшегося подсемейством в Leporeadiidae и выделенного в отдельное семейство в 2012 году ([Bray, Cribb, 2012](#)) на основе молекулярных данных ([Bray et al., 2009](#)). Само семейство Lepidapedidae разделяется на 2 группы по морфологии и глубине обитания; глубоководные представители известны для 6 родов: *Lepidapedon*, *Gibsonia*, *Muraenolepitrema*, *Neolepidapedon*, *Paralepidapedon* и *Profundivermis* (см. [Bray, Cribb, 2012](#)).

Другое семейство, известное глубоководными представителями, – Zoogonidae (см. [Brooks, 1990](#)). Это семейство имеет запутанную систематику, консенсус в понимании которой до сих пор отсутствует. На основе морфологических данных выделяются две группы Lepidophyllinae и Zoogoninae (см. [Bray, 1987](#)); часть авторов присваивала им ранг подсемейства, однако в разное время внутри Zoogonidae выделялось разное количество отличающихся по составу подсемейств (см. [Bray, 1986, 1987](#); [Brooks, 1990](#); [Cutmore, 2014](#); [Cabañas-Granillo et al., 2020](#); [Sokolov et al., 2021](#); [Atopkin et al., 2022](#)). Согласно самой недавней классификации внутри семейства Zoogonidae существует четыре подсемейства: Zoogoninae, Lecithostaphylinae, Lepidophyllinae, Cephaloporinae (см. [Atopkin et al., 2022](#)). Более значимым нам представляются неоднократно подтверждённые современные данные, в соответствии с которыми семейство Zoogonidae чётко выделяется как отдельная группа внутри Microphalloidea, хотя содержащая часть представителей полифилетического семейства Faustilidae (см. [Cutmore, 2014](#); [Cabañas-Granillo et al., 2020](#); [Sokolov et al., 2021](#); [Atopkin et al., 2022](#); [Kremnev et al., 2023](#)). Для 13 родов семейства Zoogonidae известны глубоководные представители: *Brachyenteron*, *Gaharitrema*, *Koiea*, *Lepidophyllum*, *Panopula*, *Proctophantastes*, *Steganoderma*, *Steganodermatoides*, *Brevicreadium*, *Diphterostomum* (см. [Blend et al., 2020](#)). Род *Lepidophyllum* относится к подсемейству Lepidophyllinae, рода *Brevicreadium*, *Diphterostomum*, *Pseudozoogonoides*, *Zoogonoides* и *Zoogonus* – к подсемейству Zoogoninae, остальные являются представителями подсемейства Lecithostaphylinae; для подсемейства Cephaloporinae глубоководные формы не известны. Ранее к глубоководным зоогонидам также относили род *Anarhichotrema*, однако недавно он был отнесён к семейству Lissorchiidae (см. [Sokolov et al., 2022](#)).

В качестве дефинитивного хозяина и Lepidapedidae, и Zoogonidae используют только рыб. В отношении первого промежуточного хозяина эти семейства специфичны к брюхоногим моллюскам, более узко – к ранее выделявшейся группе переднежаберных моллюсков («Prosobranchia») (см. [Gibson, Bray, 1994](#)). А вот круг вторых промежуточных хозяев обширен: метацеркарии обоих семейств встречаются в кольчатых червях, моллюсках и иглокожих; дигении семейства Zoogonidae в качестве второго промежуточного хозяина используют также ракообразных и хордовых (рыб и ланцетников), а дигении семейства Lepidapedidae – стрекающих, гребневиков и морских стрелок (см. [Koie, 1976, 1979, 1985a, 1985b](#); [Bray, 1987](#); [Jangoux, 1987](#); [Bray, Gibson, 1988, 1995](#); [Cribb et al., 2003](#); [Bray et al., 2009](#); [Bray, Cribb, 2012](#)). Для *Diphterostomum brusinae* (Zoogonidae) отмечено также инцистирование на растениях и малоподвижных животных, таких как губки и гидроиды (см. [Bray, 1987](#)) (табл. 1).

У представителей семейств *Lepidapedidae* и *Zoogonidae* есть также общность в морфологическом строении церкарий: сильная редукция хвоста. Морфология этой части тела церкарий значительно варьирует в целом среди дигеней в зависимости от выполняемых функций, основная из которых обычно – локомоция. Для церкарий *Lepidapedon elongatum* (*Lepidapedidae*) описан короткий сферический хвост (Køie, 1985; Bray et al., 1999, 2009). Они используют его вместе с присосками, особенно ротовой, для ползания по дну, затем прикрепляются к субстрату хвостом, вытягивают тело и раскачиваются из стороны в сторону в поисках подходящего второго промежуточного хозяина (Køie, 1985; Bray et al., 1999, 2009). У инвазионных церкарий семейства *Zoogonidae* хвост полностью отсутствует, тем не менее, они активно ползают по субстрату, как пиявки, в поисках второго промежуточного хозяина, которым обычно является малоподвижное донное беспозвоночное (см. Miller, Northup, 1926; Køie, 1976; Barnett et al., 2014; Kremnev et al., 2023). Заметим, что церкарии известны лишь для небольшого количества видов из данных семейств, поэтому наши представления о строении церкарий *Zoogonidae* и *Lepidapedidae* могут измениться с появлением новых данных.

Таблица 1. Список животных-хозяев трематод семейств *Lepidapedidae* и *Zoogonidae*.

	Lepidapedidae	Zoogonidae
<i>I промежуточный хозяин</i>	Брюхоногие моллюски	Брюхоногие моллюски
<i>II промежуточный хозяин</i>	Моллюски	Моллюски
	Кольчатые черви	Кольчатые черви
	Иглокожие	Иглокожие
	Стрекающие	
	Гребневики	
	Морские стрелки	
		Рыбы
		Головохордовые
		Членистоногие
		Инцистирование на растениях и малоподвижных животных
<i>Дефинитивный хозяин</i>	Костистые рыбы	Костистые рыбы

В настоящее время идёт активное накопление данных о морфологическом строении и экологии различных стадий жизненного цикла трематод, происходит описание новых видов, однако до сих пор нет ни одного полностью расшифрованного жизненного цикла глубоководной дигении (см. [Bray, 2020](#)).

Глава 2. Материалы и методы

Материалом для работы послужили экземпляры торквараторид *Quatuoralisia malakhovi*, собранные на склонах массива Вулканологов в Беринговом море в 2016 и 2018 годах в ходе рейсов НИС «Академик М.А. Лаврентьев» (табл. 2), с применением ТПА «Команч 18».

Таблица 2. Данные сборов изученных экземпляров торквараториды *Quatuoralisia malakhovi*.

Рейс	Станция	Дата сбора	Координаты	Глубина, м	Количество изученных экземпляров
75	LV 75-17	27.06.2016	55.4609°N 167.2688°E	2289	3
82	LV 82-9	18.06.2018	55.3451–55.3466°N 167.2750–167.2752°E	1957–1933	4

Метацеркарии трематод были обнаружены на гистологических срезах экземпляров *Q. malakhovi*. Экземпляры *Q. malakhovi* сразу после сбора были зафиксированы в 8%-ном формалине на морской воде. Отмывка от фиксатора и дегидратация материала проводилась по стандартной методике (Валовая, Кавтарадзе, 1993) в спиртах восходящей концентрации. Подготовленные для гистологического исследования фрагменты были залиты в парапластовые блоки и разложены с помощью микротомы «Leica RM 2125» на серии гистологических срезов толщиной 10 мкм. Срезы были окрашены гематоксилином и спиртовым раствором эозина. Фотосъёмка срезов производилась с помощью микроскопа «Микмед-6» (ЛОМО, Санкт-Петербург, Россия, 2018) с цифровой камерой «МС-12». Компьютерная 3D-реконструкция осуществлена в программе Amira, версия 6.4.0. Все гистологические работы и 3D-реконструкция осуществлены в студенческой лаборатории эволюционной морфологии животных (www.evolmorph.ru) кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова. Коллекции серий гистологических срезов хранятся там же; коллекционные номера приведены в Таблице 3.

Определение систематического положения метацеркарий проводилось на основе литературного и морфологического анализа (см. Результаты).

Таблица 3. Положение найденных метацеркарий в теле кишечнорасщепляющего *Quatuoralisia malakhovi*.

Коллекционный номер экземпляра <i>Q. malakhovi</i>	Область обнаружения метацеркарий	Количество обнаруженных метацеркарий
2019-QM-04	Туловищный целом	1
2020-QM-05	Туловищный целом	2
	Хоботковый целом	7
	Гломерулюс	11
2020-QM-06	Туловищный целом	2
	Воротниковый целом	5
	Гонада	2

Для молекулярно-генетического определения метацеркарий была апробирована методика выделения ДНК из зафиксированных формалином образцов. Ввиду сложности добычи экземпляров *Q. malakhovi* и уникальности имеющегося в настоящий момент в нашем распоряжении материала по этой торквараториде, а также сложности проведения молекулярного анализа на формалиновом материале, разработка методики молекулярного исследования проводилась на «тренировочном» объекте *Podocotyle* sp., зафиксированном в 8%-ном формалине на морской воде. Очистка ДНК от формалина проводилась при помощи QIAamp DSP DNA FFPE Tissue Kit: удаление формалина в ксилоле, лизирование образца при 56°C с протеиназой К, инкубация при 90°C для удаления формалиновых сшивок, связывание ДНК с мембраной и смыв, извлечение очищенной ДНК с мембраны. Супернатант был помещён в отдельную пробирку и хранился при температуре -20°C. Для исследования повреждённого формалином материала были подобраны короткие праймеры. Фрагменты были амплифицированы методом ПЦР с праймерами D1 (TCAGTCGTGGCGACCCGC) и D2 (TTRGATGGAGTTTACCACCC) (Li et al., 2000) для 28S рДНК, с праймерами SB3a (GGA GGG CAA GTC TGG TGC) и A27a (CCA TAC AAA TGC CCC CGT CTG) (Hall et al., 1999) для 18S рДНК, с самостоятельно подобранными праймерами 18SShwrnR (ACT CAA ATT TGT TCA AAG TAA ACG) и 18SShwrnF (AAG CTC GTA GTT GGA TCT GGG) для 18S рДНК. В каждом из экспериментов ПЦР использовались следующие реагенты в соответствующих соотношениях: 5 мкл ПЦР буфера, по 0,5 мкл dNTP, 0,5 мкл Taq-полимеразы, по 0,3 мкл раствора праймеров с концентрацией 100 мкМ, 2 мкл раствора ДНК и 16,8 мкл воды. Реакции были проведены при нескольких разных температурных условиях, также была поставлена touch-down ПЦР для пары праймеров D1/D2 при температурных условиях с 55°C до 49°C (12 циклов) и на

49°C (23 цикла). MiniAmp Plus Thermal Cycler ПЦР продукты были визуализированы в агарозном геле. Для анализа сиквенсов мы использовали Geneious Prime 2022.0.1 (www.geneious.com).

При изучении фотографий и видео из местообитания *Q. malakhovi*, сделанных ННЦМБ ДВО РАН с применением ТПА «Comanche 18», на снимках был замечен хитон (Polyplacophora) и брюхоногий моллюск (Gastropoda), предположительно, представитель рода *Buccinum*. Моллюски – типичные первые промежуточные хозяева дигенетических сосальщиков, поэтому паразитологическое исследования глубоководных моллюсков Берингова моря могло бы способствовать расшифровке жизненного цикла паразитов, обнаруженных в торквараториде. Мы обратились в институт океанологии имени П.П. Ширшова Российской академии наук (ИО РАН), в коллекции которого имелись экземпляры *Buccinum* sp., и нам было предоставлено два экземпляра *Buccinum* sp., собранных в районе современного обитания *Q. malakhovi*, на станции 611, на глубине 1790 метров, и зафиксированных в формалине в 1950 году в ходе рейса судна «Витязь». Полученные экземпляры *Buccinum* sp. подверглись паразитологическому вскрытию с извлечением тела моллюска из раковины и подробным рассмотрением печени и гонад на предмет наличия заражения паразитическими стадиями. Также фрагменты печени и гонад исследуемых моллюсков были изучены на гистологических срезах, изготовленных по методике, описанной выше для *Q. malakhovi*. Обследование проводилось при помощи стереомикроскопа МСП-2 вар.2 (ЛОМО, Санкт-Петербург, Россия, 2018) и микроскопа «Микмед-6» (ЛОМО, Санкт-Петербург, Россия, 2018) с цифровыми камерами «МС-12» в студенческой лаборатории эволюционной морфологии животных (www.evolmorphan.ru) кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Глава 3. Результаты

3.1. Строение метацеркарий

Было изучено семь экземпляров торквараториды *Quatuoralisia malakhovi* (табл. 2), на гистологических срезах трёх из них были обнаружены метацеркарии дигенетических трематод (табл. 3; рис. 2).

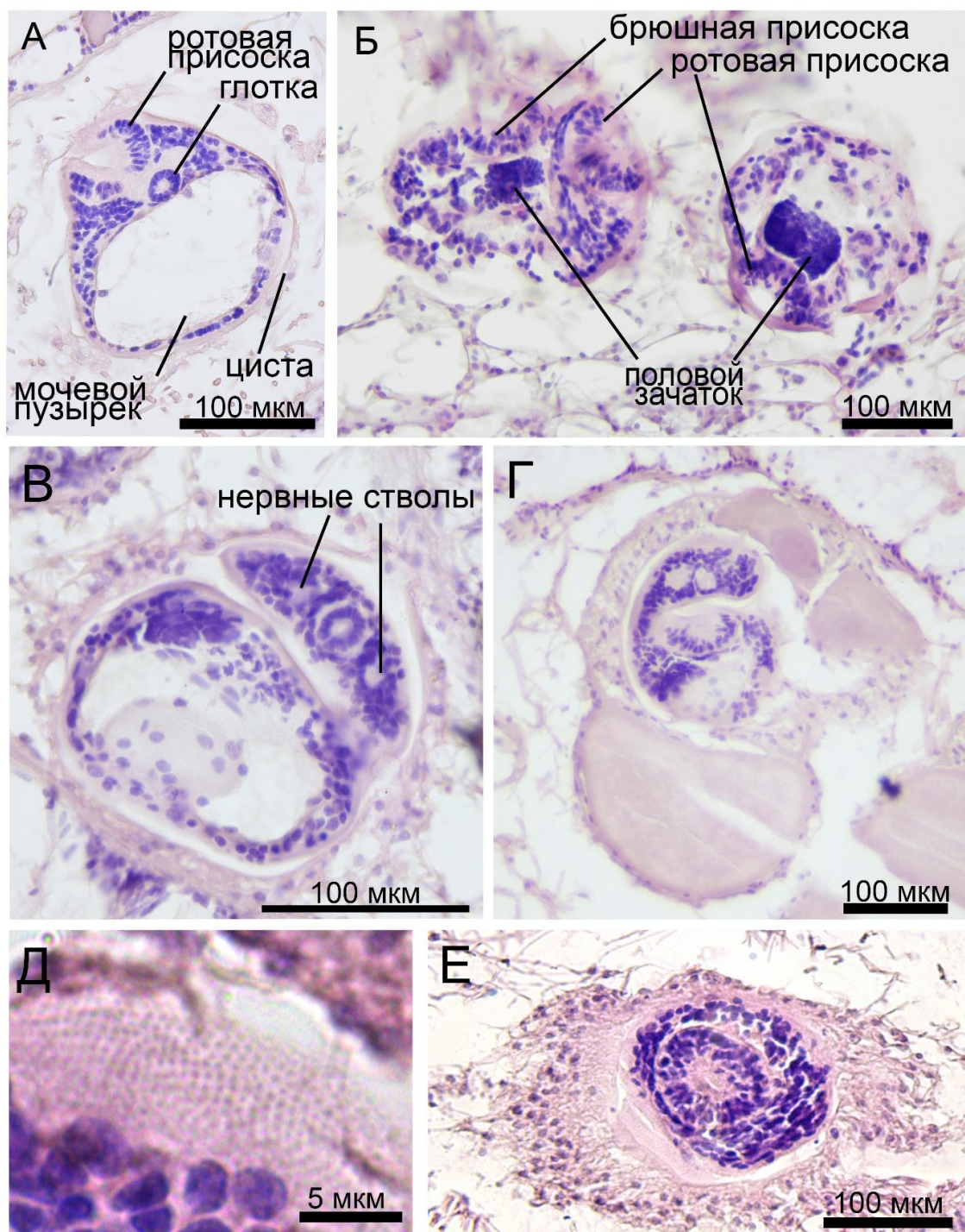


Рис. 6. Строение метацеркарий и их расположение в различных участках тела кишечногодышащего *Quatuoralisia malakhovi*: А, В, Е – в туловищном целоме, Б – в гломерулюсе, Г – в гонаде; Д – тегумент метацеркарии.

Метацеркарии локализованы в бранхиогенительном участке туловищного целома во всех 3-х заражённых экземплярах *Q. malakhovi*, также метацеркарии встречаются в воротниковом и хоботковом целомах, в гонадах (яичниках), а наибольшее число – 11 особей – отмечено в гломерулюсе (рис. 6). Максимальное число трематод, найденных в одном экземпляре *Q. malakhovi*, составило 20 особей (табл. 3).

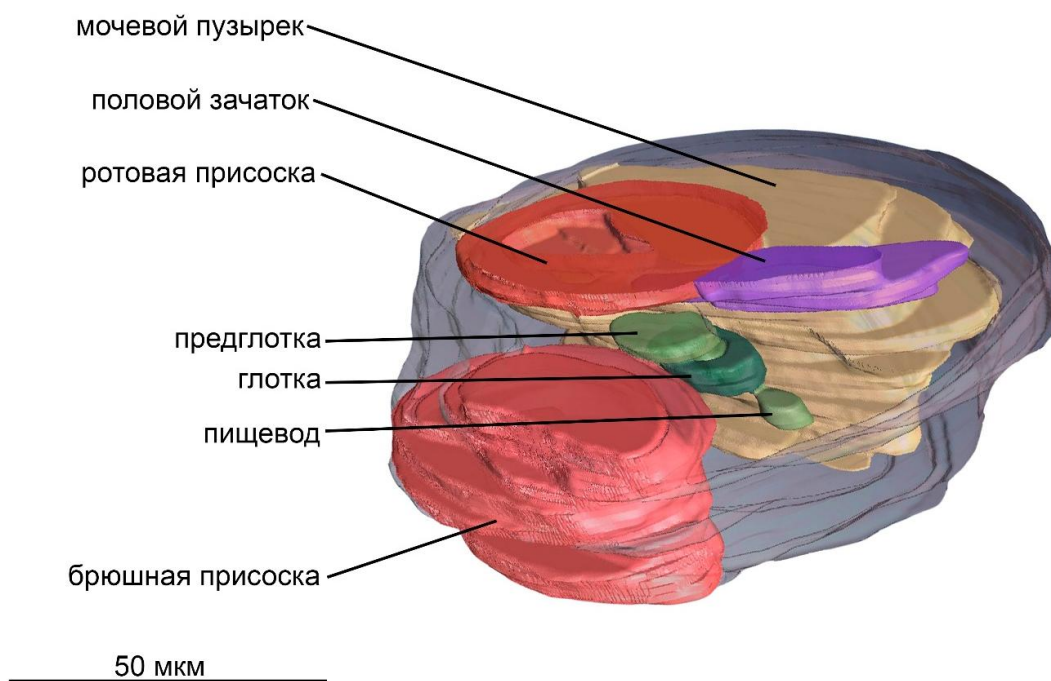


Рис. 7. Компьютерная реконструкция внутреннего строения метацеркарии (Amiga, версия 6.4.0).

Размеры обнаруженных метацеркарий составили приблизительно 100–110 мкм в длину и около 90 мкм в поперечном диаметре (рис. 6А-Г, Е). Каждая метацеркария снабжена двумя присосками – ротовой и брюшной (рис. 6А, Б, 7). Ротовая присоска ведёт в предглотку, затем в глотку, за которой следует короткий пищевод (рис. 7). Дорсальнее брюшной присоски лежит плотное скопление тёмных клеток – предположительно половой зачаток (рис. 6Б, 7). В передней трети метацеркарии расположено несколько пар одноклеточных желёз, протоки которых тянутся близ дорсальной стороны тела к его переднему концу. В задней половине тела метацеркарии расположена крупная светлая округлая полость – мочевой пузырь (рис. 6А, 7, 8Б-Г). Также отмечено наличие пары ганглиев и нервных стволов. Тегумент метацеркарий тонкий, в толщину около 3 мкм, поверхность снабжена шипиками (рис. 6Д). Метацеркарии окружены тонкостенной цистой (рис. 6А), вокруг которой формируется капсула из чешуевидных соединительнотканых клеток (фибробластов) хозяина (рис. 6Е). В одном случае толщина оболочки капсулы, состоящей из нескольких слоёв соединительнотканых клеток, достигала 100 мкм (рис. 6Е).

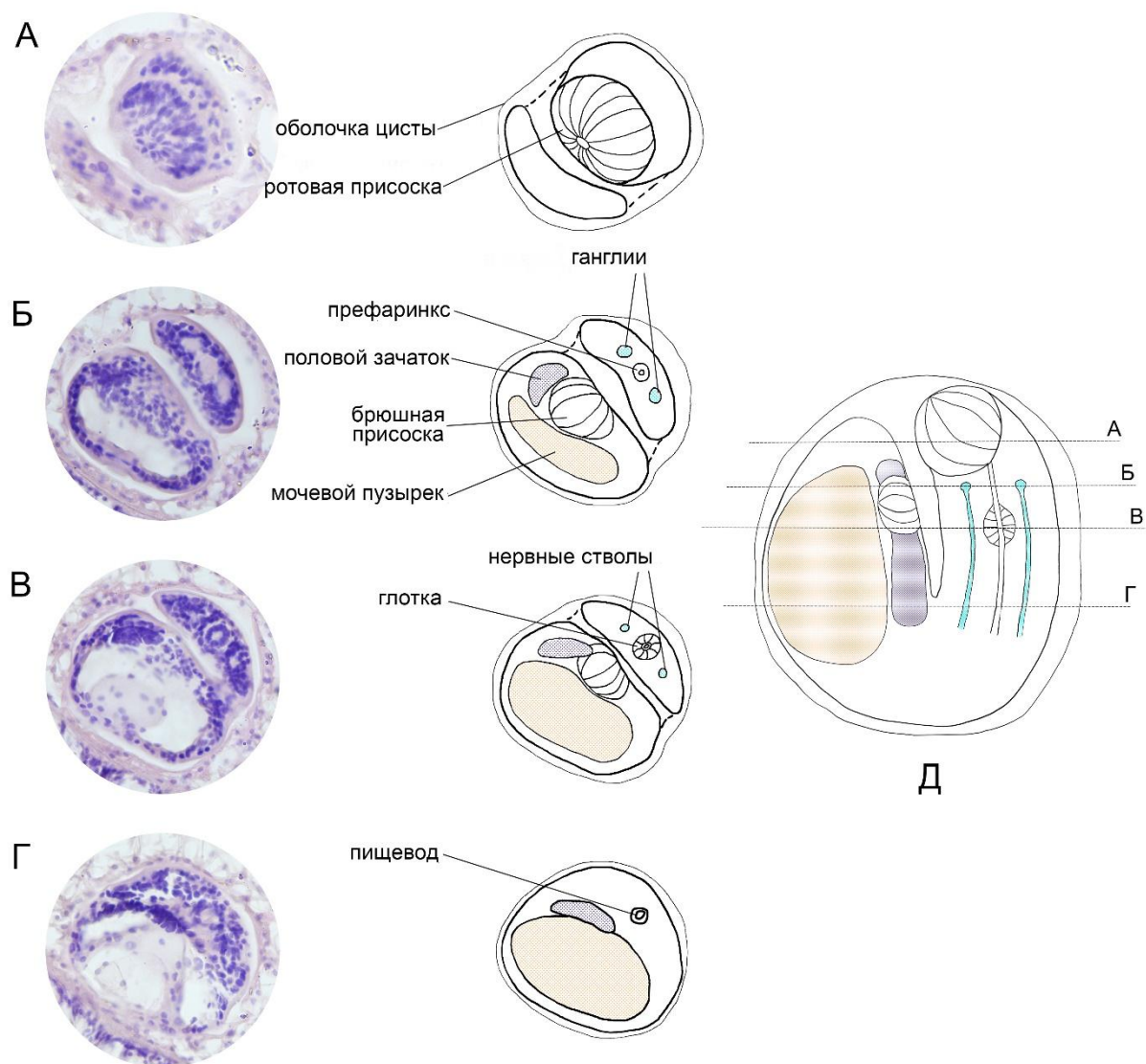


Рис. 8. Реконструкция внутреннего строения метацеркарии по гистологическим срезам. А-Г – последовательные гистологические срезы; Д – общий вид метацеркарии; горизонтальными линиями показаны уровни, на которых проходили гистологические срезы А-Г.

3.2. Систематическое положение метацеркарий

На основе морфологических данных и литературного анализа можно предположить систематическое положение обнаруженных дигеней с точностью до семейства. Целесообразно из всего разнообразия дигенетических трематод, представленного 77 описанными семействами (Olson et al., 2003), рассматривать только представителей глубоководной фауны, данные о которой известны по окончательным хозяевам – позвоночным животным. В данном случае ими являются глубоководные рыбы (см. Bray,

2004, 2020). На данный момент из больших глубин известно 23 семейства дигеней: Accacoeliidae, Acanthocolpidae, Aporocotylidae, Azygiidae, Bivesiculidae, Bucephalidae, Cryptogonimidae, Derogenidae, Didymozoidae, Faustulidae, Fellodistomidae, Gonocercidae, Gorgoderidae, Hemiuridae, Hirudinellidae, Lecithasteridae, Lepidapedidae, Monorchidae, Opacoelidae, Ptychogonimidae, Sclerodistomidae, Syncoeliidae и Zoogonidae (см. Olson et al., 2003; Bray, 2004, 2020). Ниже 4000 метров, в абиссали, известны виды пяти семейств: Derogenidae, Fellodistomidae, Gonocercidae, Hemiuridae, Lepidapedidae. Ещё три семейства заходят ниже 3000 метров: Lecithasteridae, Opacoelidae и Zoogonidae. Ниже 2000 метров известны представители семейства Azygiidae и Gorgoderidae. На глубине больше 1000 метров зафиксированы Accacoeliidae, Acanthocolpidae и Aporocotylidae, но предполагается, что для последнего семейства эти данные могут быть следствием ошибки определения. Ниже 200 метров представлены виды семейств Aporocotylidae, Bucephalidae, Cryptogonimidae, Didymozoidae, Faustulidae и Monorchidae. Ещё для пяти семейств – Bivesiculidae, Hirudinellidae, Ptychogonimidae, Sclerodistomidae и Syncoeliidae – нет точных батиметрических данных (Bray, 2004, 2020; Kuramochi, 2014).

Quatuoralisia malakhovi обитает на глубинах 1370–2470 метров (Rybakova et al., 2020; Ezhova et al., 2022), поэтому при определении учитывались семейства дигеней, заходящие ниже 1000 метров, и семейства с неопределёнными батиметрическими данными: Accacoeliidae, Acanthocolpidae, Azygiidae, Bivesiculidae, Derogenidae, Fellodistomidae, Gonocercidae, Gorgoderidae, Hemiuridae, Hirudinellidae, Lecithasteridae, Lepidapedidae, Opacoelidae, Ptychogonimidae, Sclerodistomidae, Syncoeliidae и Zoogonidae.

Семейства Accacoelidae, Azygiidae, Derogenidae, Fellodistomidae, Gonocercidae, Hemiuridae, Hirudinellidae, Lecithasteridae, Opacoelidae, Ptychogonimidae, Sclerodistomidae и Syncoelidae характеризуются отсутствием шипиков в тегументе (Gibson et al., 2002; Jones et al., 2005; Bray et al., 2008), тогда как шипики явно видны в тегументе у дигенеи, найденной нами в *Q. malakhovi*. Следовательно, перечисленные семейства исключаются из дальнейшего определения.

Важной морфологической особенностью метацеркарий дигеней является форма мочевого пузырька. У обнаруженной нами метацеркарии мочевого пузырька округлый, хотя у некоторых особей имеется выемка – вероятное следствие изменения формы тела метацеркарии при фиксации. У семейства Acanthocolpidae мочевого пузырька I-образный, Y-образный, редко мешковидный, у метацеркарий может быть овальным. Однако известные метацеркарии этого семейства характеризуются выраженными шипами на переднем конце тела, а на глубинах ниже 1000 метров зафиксирован только *Neophasis*

oculata, для которого известна и другая выраженная черта – тёмные глазки (Madhavi, Shameem, 1993; Quinteiro et al., 1993; Bray et al., 2004; Jones et al., 2005; Kremnev et al., 2021). У единственного глубоководного представителя семейства Gorgoderidae (*Degeneria halosauri*) Y-образный мочевой пузырь (Bray et al., 2008), а у Bivesiculidae – V-образный (Gibson et al., 2002). Кроме того, у Bivesiculidae отсутствуют ротовая и брюшная присоски. Мочевой пузырь у марит Lepidapedidae трубковидный, однако у их церкарий и метацеркарий он может быть округлым. Округлым мочевым пузырьком обладают представители семейства Zoogonidae. Представители и Lepidapedidae, и Zoogonidae характеризуются тонкими острыми шипиками в тегументе, похожими на представленные у метацеркарий, обнаруженных нами в кишечнорастворимом *Q. malakhovi*.

Таким образом, можно предположить, что обнаруженные нами метацеркарии относятся либо к семейству Zoogonidae, либо к семейству Lepidapedidae.

Следует отметить, что определение метацеркарий по гистологическим срезам не является классическим и удобным методом выяснения таксономического положения. Для более точного проведения морфологического определения метацеркарию извлекают из цисты, что было невозможно сделать на нашем материале.

С целью уточнения места обнаруженных дигеней в классификации мы провели молекулярное исследование, однако оно не дало результатов. Проверка методики молекулярного анализа материала, зафиксированного в формалине и подвергнутого гистологической проводке, проводилась на тренировочном экземпляре трематоды *Podocotyle* sp., зафиксированном в 8%-ном формалине, как и основной объект нашего исследования – *Q. malakhovi*. Мы использовали «тренировочный» объект с целью отработать методику для дальнейшего применения её на нашем основном объекте исследования, количество материала по которому слишком мало, чтобы отрабатывать методику непосредственно на нём. Формалин повреждает молекулы нуклеиновых кислот, а потому материал, зафиксированный в формалине, плохо подходит для проведения молекулярного исследования. Существуют успешно работающие методики очистки ДНК после формалиновой фиксации, однако обычно они применяются для образцов значительно больших размеров, следовательно, больших концентраций ДНК, чем разложенный на срезы небольшой организм – паразитический плоский червь в нашем случае. Также возможно, что присутствовавший в препарате «тренировочного» объекта (*Podocotyle* sp.) ацетокармин повлиял на результат исследования. Нам удалось успешно выделить ДНК из гистологических срезов *Podocotyle* sp. и провести полимеразную

цепную реакцию. Полученные фрагменты были секвенированы, но оказались слишком низкого качества, чтобы результат можно было считать достоверным.

Мы надеемся провести молекулярное исследование ещё раз, поскольку определение точного систематического положения обнаруженных дигеней стало бы существенным открытием и, возможно, способствовало бы описанию нового вида дигеней. В настоящее время нет ни одного полностью расшифрованного жизненного цикла глубоководных дигеней, а потому установление видовой принадлежности для обнаруженной трематоды Zoogonidae / Lepidapedidae gen. sp из кишечнорастворивающего *Q. malakhovi* послужило бы значимым шагом в решении этой проблемы. Тем не менее, сама по себе находка трематод в кишечнорастворивающих – уникальное событие, симбиоз между этими двумя группами задокументирован впервые (Ежова и др., 2022).

3.3. Предположение о характере реализации жизненного цикла обнаруженной трематоды

Несмотря на общую низкую специфичность ко второму промежуточному хозяину (им может быть хордовое, моллюск, членистоногое, аннелида, иглокожее, стрекающее, гребневик), в полухордовых метацеркарии ранее не обнаруживались. Если наша находка – устойчивое взаимоотношение между паразитом и хозяином, то мы можем заявить, что круг вторых промежуточных хозяев в природе ещё шире, чем было известно науке до сих пор.

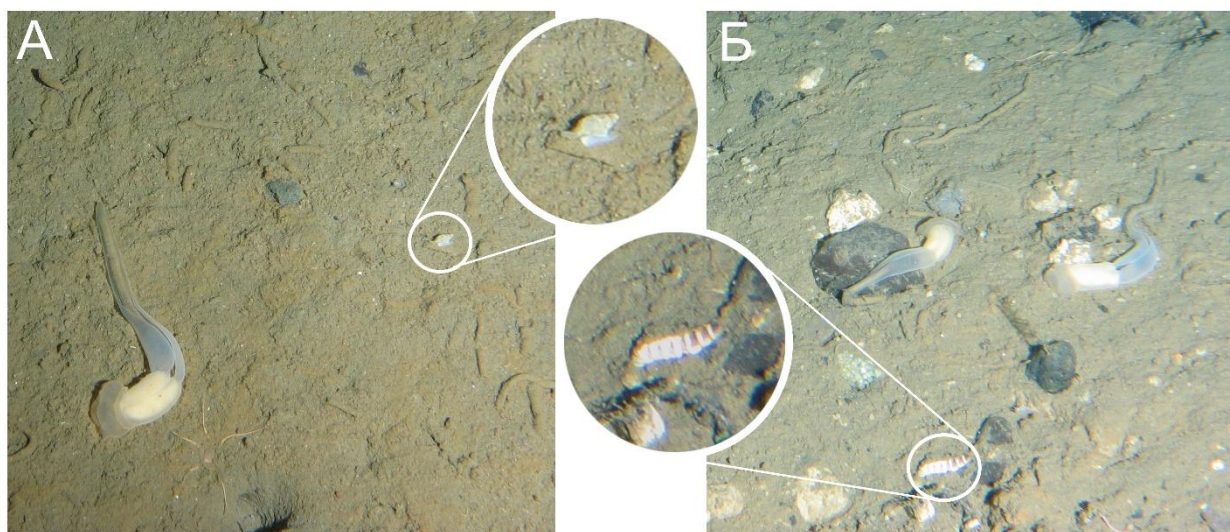


Рис. 9. Моллюски, обнаруженные рядом с *Quatuoralisia malakhovi* на фотографиях *in situ*: **А** – представитель Gastropoda; **Б** – представитель Polyplacophora.

Круг же первых промежуточных хозяев значительно уже – практически всегда это моллюск. На одной из фотографий *Quatuoralisia malakhovi* в естественной среде обитания – на дне Берингова моря – возле кишечнодышащих виден моллюск из класса Gastropoda (рис. 9А), а на другом фото – моллюск из класса Polyplacophora (рис. 9Б).

Использование полиплакофор в качестве первого промежуточного хозяина трематод не описано (Cribb et al., 2003), хотя – особенно ввиду ранее не встречавшихся трематодозов у кишечнодышащих – не исключено. В отличие от хитонов, гастроподы – типичные первые промежуточные хозяева дигенетических сосальщиков. Брюхоногий моллюск на глубоководной фотографии *in situ* был предположительно определён как представитель рода *Buccinum*. Важно заметить, что среди трематод семейства Zoogonidae – одного из двух семейств, к которому могут относиться обнаруженные нами метацеркарии – распространено паразитирование в моллюсках именно этого рода. Для проверки гипотезы о существовании паразитических взаимоотношений между этим моллюском и обнаруженной нами дигенией мы провели паразитологическое вскрытие двух экземпляров *Buccinum* sp., собранных на прилежащей к местообитанию кишечнодышащих станции. Однако ни один из вскрытых моллюсков не содержал партенит трематод (рис. 10). Тем не менее, это не является основанием отклонять гипотезу, поскольку выборка из двух моллюсков недостаточна для подобных выводов, а кроме того, между сбором экземпляров *Buccinum* sp. и особей *Q. malakhovi* прошло почти 70 лет – время, достаточное для изменения мест обитания этих видов и связей внутри донной экосистемы.

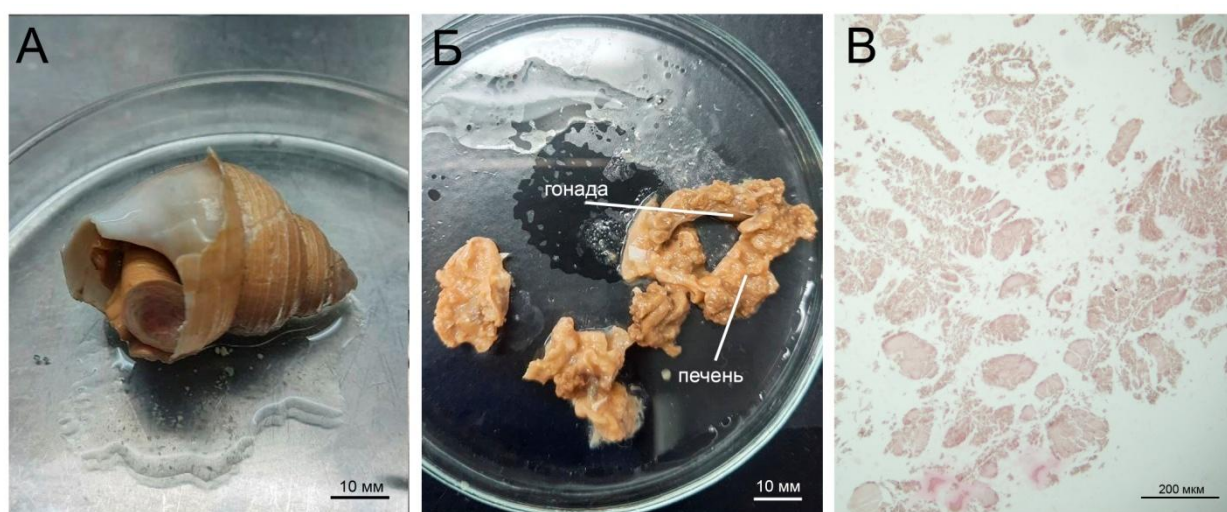


Рис. 10. Один из исследуемых экземпляров *Buccinum* sp. (А), извлечённые из него в ходе паразитологического вскрытия печень и гонады без видимых изменений, связанных с заражением трематодами (Б), и гистологический срез через гонады (В), на котором также не обнаружены особи трематод.

3.4. Другие обнаруженные симбионты

При изучении гистологических срезов в кишечнике одного из экземпляров *Quatuoralisia malakhovi* (№ 2020-QM-06 в таблице 3) был обнаружен представитель Хенасоеломорфа. Это была одна особь, лежащая в просвете кишечника на границе между жаберным (соответствующим бранхиогенитальному участку туловища) и печёночным отделами пищеварительного тракта. Других симбионтов ни в одном исследованном экземпляре *Q. malakhovi* найдено не было.



Рис. 11. Симбионт из группы Хенасоеломорфа в просвете печёночного отдела кишечника *Quatuoralisia malakhovi*.

Глава 4. Обсуждение

Результаты исследования показали, что особи, обнаруженные в тканях нескольких экземпляров кишечнодышащего *Quatuoralisia malakhovi*, принадлежат к дигенетическим трематодам (Digenea) семейства Zoogonidae или Lepidapedidae. Это первая находка дигеней в кишечнодышащих полухордовых. Хотя метацеркарии встречаются в достаточно широком спектре животных (см. [Cribb et al., 2003](#)), ранее трематодозы в группе полухордовых не были отмечены.

Напомним, что типичный жизненный цикл трематод включает смену трёх хозяев, дефинитивным при этом является позвоночное животное, первым промежуточным хозяином служит моллюск (см. [Галактионов, 2015](#); [Cribb et al., 2003](#)). Анализ данных глубоководной фото- и видеосъёмки, сделанной ННЦМБ ДВО РАН с применением ТПА «Comanche 18», в местах обитания *Q. malakhovi* показал наличие в этом донном сообществе как позвоночных животных – рыб, так и моллюсков, что подтверждается литературными данными исследований сообществ дна Берингова моря ([Hamazaki et al., 2005](#); [Galkin, Ivin, 2019](#); [Rybakova et al., 2020](#)). Следовательно, мы можем заключить, что для протекания полного трёххозяинного жизненного цикла в месте обитания обнаруженных трематод имеются все потенциальные хозяева, а *Q. malakhovi* при данных условиях является вторым промежуточным хозяином.

Жизненные циклы семейств Lepidapedidae и Zoogonidae, к одному из которых, по нашим предположениям, относятся дигенеи из кишечнодышащего, полностью расшифрованы лишь для некоторых видов. Для представителей семейства Zoogonidae известны жизненные циклы со сменой трёх хозяев для *Zoogonoides viviparus*, *Z. laevis* и *Zoogonus rubellus* (см. [Køie, 1976](#); [Stunkard, 1938](#); [Stunkard, 1943](#)). Для *Diphterostomum brusinae*, *D. flavum* и *Pseudozoogonoides subaequiporus* известны сокращённые жизненные циклы с инцистированием церкарий внутри спороцист в первом промежуточном хозяине. Также для *D. brusinae* отмечено инцистирование на растениях и малоподвижных животных (см. [Palombi, 1930](#); [Bray, 1987](#); [Giardoni et al., 2020](#); [Kremnev et al., 2023](#)), но подобный вариант реализации жизненного цикла явно не характерен для обнаруженной нами трематоды. Для представителей семейства Lepidapedidae также известно немного о жизненном цикле, но все свидетельства говорят о типичной смене трёх хозяев ([Køie, 1985](#); [Ammosova, 1955](#); [Bray et al., 2009, 2012](#)). Таким образом, если обнаруженные в *Q. malakhovi* особи дигеней имеют возможность завершить жизненный цикл, (т.е. кишечнодышащее не является каптивным хозяином), то наиболее вероятно он идёт с

последовательной сменой трёх хозяев, и потенциальный дефинитивный, и потенциальный первый промежуточный хозяин представлены в донных экосистемах Берингова моря.

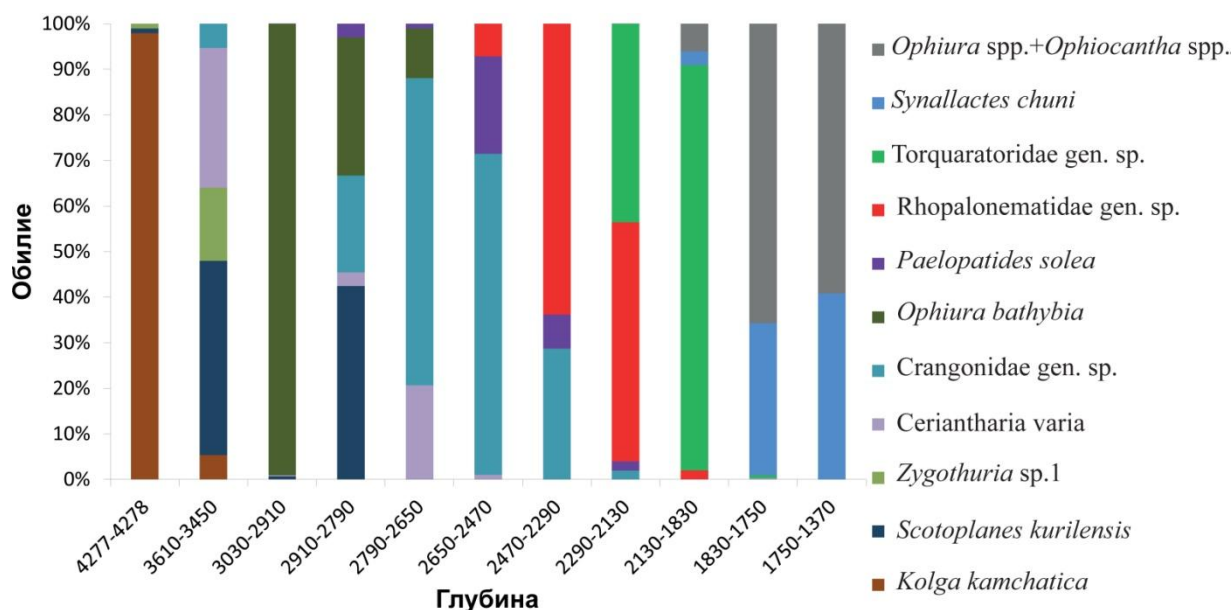


Рис. 12. Вклад в общую численность (в %) наиболее распространённых таксонов в каждой из кластеризированных глубинных зон на склонах массива Вулканологов в Беринговом море (из Rybakova et al., 2020).

Отвечая на вопрос, почему трематоды в полухордовых не были обнаружены ранее, можно предположить несколько причин. Во-первых, это общая малая изученность кишечнорастворителей, в том числе и их паразитофауны. Тогда наша находка является лишь первой в ряду следующих. Во-вторых, наблюдаемая ассоциация «дигенея – кишечнорастворитель» может являться новой для этой группы, возникшей в условиях чрезвычайно высокой плотности популяции торквараторид в изучаемом сообществе. Плотность *Q. malakhovi* в горизонте глубин 2130–1830 метров составляет 12 экз./м², что на два порядка превышает максимальную плотность, отмечаемую прежде для торквараторид (см. Galkin, Ivin, 2019; Rybakova et al., 2020; Ezhova et al., 2022). В соответствии с данными о батиметрическом распространении мегафауны на дне Берингова моря (Galkin, Ivin, 2019; Rybakova et al., 2020) *Q. malakhovi* доминирует в сообществе на указанных глубинах. На смежных глубинах при этом доминируют *Rhopalonematidae* gen. sp. (Hydrozoa), *Synallactes chuni* (Holothuroidea), *Ophiura* spp. (Ophiuroidea) и *Ophiocantha* spp. (Ophiuroidea) (см. Rybakova et al., 2020) (рис. 12, 13). Для семейств Lepidapedidae и Zoogonidae характерен широкий круг вторых промежуточных хозяев, в числе которых есть и стрекающие, и иглокожие (см. Bray, 1987; Cribb et al., 2003; Bray et al., 2009). Представители обеих этих групп встречаются на глубинах Берингова моря (Rybakova et al., 2020). Основываясь на

этих данных, мы предполагаем, что *Q. malakhovi* вследствие её высокой плотности, а также в результате расширения распространения трематод могла стать их дополнительным хозяином на обозначенных глубинах.



Рис. 13. Голотурии (зелёная стрелка), офиуры (оранжевые стрелки) и кишечнодышащие (белая стрелка) на дне Берингова моря.

Не случайно выше упомянуто, что схема со сменой хозяев вероятна при наличии возможности завершить жизненный цикл – осуществить передачу метацеркарии от второго промежуточного хозяина к дефинитивному. Эта передача осуществляется путём поедания второго промежуточного хозяина вместе с метацеркарией окончательным хозяином, стоящим выше по трофической цепи. Однако для *Q. malakhovi* не известны хищники. Это может быть лишь следствием недостатка знаний об экологии данного вида кишечнодыщих. Но альтернативно можно предположить, что хищники, поедающие эту торквараториду, отсутствуют, как это характерно для мелководных кишечнодышащих благодаря наличию в их слизи, выделяемой покровным эпителием, отпугивающих веществ (Giray, King, 1997). Отсутствием хищников может объясняться и высокая плотность популяции *Q. malakhovi*. В таком случае, торквараториды являются каптивными хозяевами, в которых метацеркарии развиваются без возможности завершить жизненный цикл, что также может быть следствием вытеснения торквараторидой *Q. malakhovi* основных вторых промежуточных хозяев дигеней на глубинах 2130–1830 метров.

Важно рассмотреть вопрос о процессе заражения кишечнореснителами особями трематод. Возможны два способа проникновения церкарий в организм *Q. malakhovi*: путём попадания в пищеварительный тракт вместе с пищей и через тонкие покровы кишечнореснителы. Заметим, что в строении церкарий семейств *Lepidapedidae* и *Zoogonidae* есть общая черта: редукция хвоста. У представителей семейства *Lepidapedidae* описан короткий сферический хвост, используемый, как присоска, для ползания по дну и прикрепления к субстрату, после чего церкарии раскачиваются из стороны в сторону в поисках хозяина (Køie, 1985; Bray et al., 1999, 2009). Такая стратегия поведения церкарий называется пассивным ожиданием, и она оправдана при достаточно подвижном хозяине (Прокофьев, Галактионов, 2009). У инвазионных церкарий из семейства *Zoogonidae* хвост отсутствует, они активно ползают по субстрату в поисках второго промежуточного хозяина (Miller, Northup, 1926; Køie, 1976; Barnett et al., 2014; Kremnev et al., 2023). Такое поведение называют стратегией активного поиска, и оно эффективно, если хозяин является малоподвижным животным (см. Прокофьев, Галактионов, 2009). Кишечнореснителы же как раз ведут преимущественно малоподвижный образ жизни, иногда поднимаясь со дна в толщу воды с придонными течениями (Jones et al., 2013). По способу питания эти животные являются детритофагами (Holland et al., 2009; Osborn et al., 2013; Ежова и др., 2021). Исходя из приведённых особенностей биологии семейств, нам представляется наиболее вероятной принадлежность обнаруженных трематод к семейству *Zoogonidae*.

Подводя итог, исходя из имеющихся данных, мы предполагаем, что обнаружение трематод в кишечнореснителе *Q. malakhovi* либо является следствием экспансии трематод в новые местообитания или освоения новых групп хозяев – тогда кишечнореснителы служат обязательным или дополнительным хозяином в жизненном цикле паразитов, а спектр вторых промежуточных хозяев трематод шире, чем было известно ранее. Либо наша находка – следствие случайного попадания церкарий в *Q. malakhovi*, в которой они не имеют возможности завершить жизненный цикл.

Выводы:

Мы обнаружили и изучили первый известный случай паразитирования трематод в кишечнорыбном полухордовом.

1. Обнаруженные метацеркарии локализованы в бранхиогенительном участке туловищного целома во всех заражённых экземплярах кишечнорыбных; также метацеркарии встречаются в воротниковом и хоботковом целомах, в гонадах и гломерулозах. В последнем отмечено наибольшее число метацеркарий – 11 особей. Максимальное число трематод, найденных в одном экземпляре *Q. malakhovi*, составило 20 особей.
2. Методами гистологического исследования и компьютерной 3D-реконструкции мы изучили морфологическое строение обнаруженных трематод. Метацеркарии имеют размеры 100–110 мкм в длину и около 90 мкм в поперечном диаметре, характеризуются наличием ротовой и брюшной присосок, полового зачатка, нескольких пар одноклеточных желез, пары нервных стволов и пары ганглиев. Среди выявленных важных для определения признаков метацеркарий – наличие шипиков в тегументе, округлая форма мочевого пузырька, наличие тонкостенной цисты. Также некоторые метацеркарии окружены толстостенной (до 100 мкм) капсулой из фибробластов хозяина.
3. С учётом литературных данных о морфологии и батиметрическом распространении различных семейств трематод и на основе изученного нами строения метацеркарий было сформулировано предположение об их систематической принадлежности до семейства: обнаруженные особи, вероятно, принадлежат либо к семейству Zoogonidae, либо к семейству Lepidapedidae.
4. Была апробирована методика выделения ДНК из зафиксированных формалином образцов, однако данные молекулярного исследования оказались недостаточно достоверными для точного определения систематического положения.
5. По данным фото- и видеосъёмки *in situ* из местообитания *Q. malakhovi* было выяснено, что в изучаемом донном сообществе Берингова моря обитают потенциальные первые промежуточные (моллюски) и дефинитивные (глубоководные рыбы) хозяева обнаруженных трематод.
6. Было проведено паразитологическое вскрытие и гистологическое исследование брюхоногих моллюсков из изучаемого сообщества – двух экземпляров *Buccinum*

сп., собранных в 1950 году вблизи местообитания кишечногодышащего *Q. malakhovi*. Исследованные моллюски не были заражены трематодами.

7. Были выдвинуты предположения о характере реализации жизненного цикла обнаруженных трематод, согласно которому кишечногодышащие *Q. malakhovi* служат обязательным или дополнительным вторым промежуточным хозяином в трёххозяином жизненном цикле трематод, либо являются каптивным хозяином, в котором метацеркарии развиваются без возможности завершения жизненного цикла.

Благодарности

Мы хотим выразить благодарность Национальному научному центру морской биологии ДВО РАН за организацию и проведение экспедиций НИС «Академик М.А. Лаврентьев», а также Федеральному агентству научных организаций (ФАНО России) за финансирование этих экспедиций. Выражаем глубокую признательность пилотам и техникам телеуправляемых подводных аппаратов «Команч 18». Благодарим сотрудников Института океанологии имени П.П. Ширшова РАН – Крылову Е.М., Галкина С.В., Гебрука А.В. за предоставленный материал и советы при подготовке рукописи. Также выражаем благодарность А.И. Лукиных за всестороннюю помощь в ходе гистологического исследования и ценные советы на протяжении всей работы. Благодарим сотрудников молекулярной лаборатории кафедры зоологии беспозвоночных Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова – Щепетова Д.М. и Екимову И.А. за обучение молекулярно-генетическим методикам и помощь в проведении молекулярно-генетического анализа, а также за ответы на все возникающие в ходе работы вопросы. Особую признательность выражаем сотрудникам Санкт-Петербургского государственного университета – Крупенко Д.Ю. и Кремневу Г.А. за наставничество во время освоения паразитологических методов и подробные консультации на всех этапах выполнения дипломной работы. Отдельная благодарность научным руководителям – Ежовой О.В. и Малахову В.В. за чуткое руководство, неоценимую поддержку и помощь на всём протяжении работы.

Финансовая поддержка исследования осуществлена за счёт средств проекта РНФ № 23-24-00066.

Список литературы и других использованных источников

1. Валовая М. А., Кавартадзе Д.Н. Микротехника: Правила. Приемы. Искусство. Эксперимент. // М.: Издательство МГУ. 240 с.
2. Галактионов К. В. Глава II. Эволюция и биологическая радиация трематод: краткий очерк идей и мнений // Труды Зоологического института РАН. 2016. № s4 (320). С. 74–126.
3. Галактионов К. В., Добровольский А. А. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. // Наука, Санкт-Петербург. 1998. 404 с.
4. Гинецинская Т.А., Добровольский А.А. Жизненный цикл трематод как система адаптаций. В кн.: Ю.И. Полянский (Ред.). Свободноживущие и паразитические беспозвоночные: морфология, биология, эволюция. // Труды Биологического научно-исследовательского института ЛГУ. 1983. 34: 112–157.
5. Гранович А. И. Паразитарная система как отражение структуры популяции паразитов: концепция и термины // Труды Зоологического института РАН Том. 2009. (313).
6. Догель В.А. Общая паразитология. 3-е издание, переработанное и дополненное Полянским Ю.И. и Хейсиным Е.М. // Л.: Издательство ЛГУ. 1962. 402 с.
7. Ежова О.В., Белолюбская К.И., Крупенко Д.Ю., Лукиных А.И., Малахов В.В. Первая находка трематод (Digenea) в глубоководных кишечнодышащих Torquaratoridae (Hemichordata, Enteropneusta) // Доклады Российской Академии Наук. Науки о жизни. 2022. 503:133-137
8. Ежова О.В., Трухан М.А., Лукиных А.И., Крылова Е.М., Галкин С.В., Гебрук А.В., Малахов В.В. Особенности питания глубоководного кишечнодышащего (Hemichordata, Enteropneusta, Torquaratoridae) из Берингова моря // Доклады Российской Академии Наук. Науки о жизни. 2021. 500:432-436.
9. Прокофьев В. В., Галактионов К. В. Стратегии поискового поведения церкарий трематод // Труды Зоологического института РАН Том. 2009. (313).
10. Юрахно М. В. О необходимости унификации паразитологической терминологии // Паразитология. 1991. № 1 (25). С. 48–52.
11. Alves P. V. [и др.]. A checklist of the Aspidogastrea (Platyhelminthes: Trematoda) of the world // Zootaxa. 2015. № 3 (3918). С. 339–396.
12. Atopkin D. M. [и др.]. New trematode species *Lecithostaphylus halongi* n. sp. (Zoogonidae, Microphalloidea) and *Gymnotergestia strongyluri* n. sp. (Fellodistomidae, Gymnophalloidea) from beloniform fishes in Vietnam. // Journal of Helminthology. 2022. 96: e15.

13. Barger M. A., Esch G. W. *Plagioporus sinitsini* (Digenea: Opcoelidae): A one-host life cycle // Journal of Parasitology. 2000. № 1 (86). C. 150–153.
14. Barnett L. J., Miller T. L., Cribb T. H. A review of the currently recognised opcoelid cercariae, including the identification and emergence ecology of *Cercaria capricornia* XII (Digenea: Opcoelidae) from *Nassarius olivaceus* (Gastropoda: Nassariidae) in Central Queensland, Australia // Parasitology International. 2014. № 5 (63). C. 670–682.
15. Bateson William Memoirs: The later stages in the development of *Balanoglossus kowalevskii*, with a Suggestion as to the Affinities of the Enteropneusta // Journal of Cell Science. 1885. № S1 (s2-25). C. 81–122.
16. Bell F. J. XIV Description of a new species of Distomum // Annals and Magazine of Natural History. 1887. № 110 (19). C. 116–117.
17. Benito J., Fernández I. The ultrastructural identity of *Protoentosporea ptychoderae* Sun, 1910 (Apicomplexa, Coccidia), a parasite of the body cavity of the enteropneust *Glossobalanus minutus* (Kowalevsky, 1866): Growing trophozoites // European Journal of Protistology. 1989. № 2 (25). C. 168–171.
18. Benito J., Fernández I. Ultrastructural observations on merogony of *Protoentosporea ptychoderae* Sun, 1910 (Apicomplexa, Coccidia) from the enteropneust *Glossobalanus minutus* (Kowalevsky, 1866) // European Journal of Protistology. 1990. № 4 (25). C. 338–344.
19. Blend C. K., Racz G. R., Gardner S. L. *Gaharitrema droneni* n. gen., n. sp. (Digenea: Zoogonidae) from the Pudgy Cuskeel, *Spectrunculus grandis* (Ophidiiformes: Ophidiidae), from deep waters off Oregon, with updated keys to zoogonid subfamilies and genera // The Journal of parasitology. 2020. № 2 (106). C. 235–246.
20. Bourne D. W., Heezen B. C. A Wandering enteropneust from the abyssal Pacific, and the distribution of «spiral» tracks on the sea floor // Science. 1965. № 3692 (150). C. 60–63.
21. Bray R. A. A revision of the family Zoogonidae Odhner, 1902 (Platyhelminthes: Digenea): Introduction and subfamily Zoogoninae // Systematic Parasitology. 1986. (9). C. 3–28.
22. Bray R. A. [и др.]. Digenean parasites of deep-sea teleosts: a review and case studies of intrageneric phylogenies // Parasitology. 1999. № s1 (119). C. S125–S144.
23. Bray R. A. The bathymetric distribution of the digenean parasites of deep-sea fishes // Folia Parasitologica. 2004. (51). C. 268–274.
24. Bray R. A. [и др.]. The phylogeny of the Lepocreadioidea (Platyhelminthes, digenea) inferred from nuclear and mitochondrial genes: Implications for their systematics and evolution // Acta Parasitologica. 2009. № 4 (54). C. 310–329.

25. Bray R. A. [и др.]. The phylogeny of the Lepocreadioidea (Platyhelminthes, digenea) inferred from nuclear and mitochondrial genes: Implications for their systematics and evolution // *Acta Parasitologica*. 2009. № 4 (54). C. 310–329.
26. Bray R. A. Digenean parasites of deep-sea teleosts: A progress report // *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*. 2020. № November 2019 (12). C. 251–264.
27. Bray R. A. Digenean parasites of deep-sea teleosts: A progress report // *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*. 2020. (12). C. 251–264.
28. Bray R. A., Cribb T. H. Reorganisation of the superfamily Lepocreadioidea Odhner, 1905 based on an inferred molecular phylogeny // *Systematic Parasitology*. 2012. № 3 (83). C. 169–177.
29. Bray R. A., Gibson D. I. The Lepocreadiidae (Digenea) of fishes from the north-east Atlantic: review of the genus *Neolepidapedon* Manter, 1954, with a description of *N. smithi* n. sp. // *Systematic Parasitology*. 1989. № 1 (13). C. 11–23.
30. Bray R. A., Gibson D. I. The Lepocreadiidae (Digenea) of fishes from the north-east Atlantic: a review of the genus *Lepidapedon* Stafford, 1904 // *Systematic Parasitology*. 1995. (31). C. 81–132.
31. Bray R., Gibson D., Jones A. Keys to the Trematoda // Wallingford. CABI Publishing and the Natural History Museum, London. 2005. V2:768.
32. Bray R.A., Gibson D.I., Jones A. Keys to the Trematoda. // Wallingford UK. *The Natural History Museum, London, UK: CABI Publishing*. 2008. V. 3.
33. Brooks D. R. Phylogenetic systematic evaluation of a classification of the Zoogonidae Odhner, 1902 (Cercomeria: Trematoda: Digenea: Plagiorchiiformes) // *Systematic Parasitology*. 1990. (16). C. 127.
34. Buron I. De, Morand S. Deep-sea hydrothermal vent parasites: Why do we not find more? // *Parasitology*. 2004. T. 128. № 1. C. 1–6.
35. Bush, A. O., Fernandez J. C., Gerald W. E., Seed J. R. Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites // Cambridge university press. 2001.
36. Cabañas-Granillo J. [и др.]. A new species of *Lecithostaphylus* Odhner, 1911 (Trematoda: Zoogonidae) from the Pacific needlefish, *Tylosurus pacificus*, off the Pacific coast of Mexico, with a molecular assessment of the phylogenetic position of this genus within the family // *Marine Biodiversity*. 2020. № 5 (50).
37. Cable R. M. Studies on marine digenetic trematodes of Puerto Rico. The life cycle in the family Haplospilichnidae // *Source: The Journal of Parasitology*. 1954. № 1 (40). C. 71–76.
38. Cable R. M., Nahhas F. M. *Bivesicula caribbensis* sp. n. (Trematoda: Digenea) and its life history // *The Journal of Parasitology*. 1962. № 4 (48). C. 536–538.

39. Cameron C. B., Garey J. R., Swalla B. J. Evolution of the chordate body plan: New insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2000. № 9 (97). C. 4469–4474.
40. Campbell R. A., Taliaferro W., Noble E. Parasitism in the deep-sea. // *The Sea, Volume 8: Deep-Sea Biology*. 1983. 8, pp. 473 - 552.
41. Campbell R. A., Haedrich R. L., Munroe T. A. Parasitism and ecological relationships among deep-sea benthic fishes // *Marine Biology*. 1980. (57). C. 301–313.
42. Cannon J. T. [и др.]. Phylogenomic resolution of the hemichordate and echinoderm clade // *Current Biology*. 2014. № 23 (24). C. 2827–2832.
43. Cribb T.H., Bray R.A., Olson P.D., Littlewood D.T. Life cycle evolution in the Digenea: a new perspective from phylogeny. // *Advances in Parasitology*. 2003. 54: 197–254
44. Cutmore S. C. [и др.]. A new species of *Plectognathotrema* Layman, 1930 (Trematoda: Zoogonidae) from an Australian monacanthid, with a molecular assessment of the phylogenetic position of the genus // *Systematic Parasitology*. 2014. № 3 (89). C. 237–246.
45. Ebbe Brigitte [и др.]. Diversity of abyssal marine life / Ebbe Brigitte, Billett D. S. M., Brandt Angelika, Ellingsen Kari, Glover Adrian, [и др.], 2010. 139–160 с.
46. Ezhova O.V., Lukinykh A.I., Galkin S.V., Krylova E.M., Gebruk A.V. Deep-sea acorn worms (Enteropneusta) from the Bering Sea with the description of a new genus and a new species of Torquaratoridae dominating soft-bottom communities // *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2022. 195:105014.
47. Fernández I. [и др.]. *Acrocoelus glossobalani* gen. nov. et sp. nov., a Protistan flagellate from the gut of the enteropneust *Glossobalanus minutus* // *European Journal of Protistology*. 1999. № 1 (35). C. 55–65.
48. Fernández I. [и др.]. Penetration into the gut cells of an enteropneust by the flagellate *Acrocoelus glossobalani* Fernandez et al., 1999 // *European Journal of Protistology*. 1999. № 3 (35). C. 255–263.
49. Fernandez I., Benito J., Pardos F. Ultrastructure of the oocyst wall formation in *Eimeria? beauchampi* Leger and Duboscq, 1917, a coccidian parasite of *Glossobalanus minutus* (Kow.) (Enteropneusta, Hemichordata). // *Annales de parasitologie humaine et comparée*. 1988. T. 63. № 4. C. 253–262.
50. Fernandez I., Pardos F., Benito J. Fine structure of merozoites of *Eimeria? beauchampi* Leger and Duboscq, 1917 in *Glossobalanus minutus* (Kow.) (Enteropneusta) // *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*. 1989. № 1 (64). C. 10–19.

51. Foell E. J., Pawson D. L. Photographs of invertebrate megafauna from abyssal depths of the North-Eastern Equatorial Pacific Ocean // The Ohio Journal of Science. 1986. № 3 (86). C. 61–68.
52. Furlong R. F., Holland P. W. H. Bayesian phylogenetic analysis supports monophyly of Ambulacraria and of cyclostomes // Zoological Science. 2002. № 5 (19). C. 593–599.
53. Gage John Deep-sea spiral fantasies // Nature. 2005. (434). C. 283–284.
54. Galaktionov K. V., Blasco-Costa I. *Microphallus ochotensis* sp. nov. (Digenea, Microphallidae) and relative merits of two-host microphallid life cycles // Parasitology Research. 2018. № 4 (117). C. 1051–1068.
55. Gee H., Before the backbone. Views on the origin of the vertebrates. // London, UK: Chapman and Hall. 1996
56. Gibson D. I., Bray R. A. The evolutionary expansion and host-parasite relationships of the Digenea // International Journal for Parasitology. 1994. № 8 (24). C. 1213–1226.
57. Gibson D. I., Jones A., Bray R. A., editors. Keys to the Trematoda // CABI publishing. 2002. V1
58. Giray, C., King, G. M. Predator deterrence and 2,4-dibromophenol conservation by the enteropneusts *Saccoglossus bromophenolosus* and *Protoglossus graveolens* // Marine Ecology Progress Series. 1997. 159, 229–238.
59. Gonchar A., Galaktionov K. V. Life cycle and biology of *Tristriata anatis* (Digenea: Notocotylidae): morphological and molecular approaches // Parasitology Research. 2017. № 1 (116). C. 45–59.
60. Grabda-Kazubska B. Abbreviation of the life cycles in plagiorchid trematodes: general remarks // Acta Parasitologica Polonica. 1976. 24, 125–141
61. Hall B. K. Betrayed by Balanoglossus: William Bateson's rejection of evolutionary embryology as the basis for understanding evolution // Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution. 2005. T. 304. № 1. C. 1–17.
62. Hall K. A., Cribb T. H., Barker S. C. V4 region of small subunit rDNA indicates polyphyly of the Fellodistomidae (Digenea) which is supported by morphology and life-cycle data // Systematic Parasitology. 1999. (43). C. 81–92.
63. Hassanine R. M. E. S. The life cycle of *Diploproctodaeum arothroni* Bray and Nahhas, 1998 (Digenea: Lepocreadiidae), with a comment on the parasitic castration of its molluscan intermediate host // Journal of Natural History. 2006. № 19–20 (40). C. 1211–1222.
64. Holland N. D. [и др.]. «Lophenteropneust» hypothesis refuted by collection and photos of new deep-sea hemichordates // Nature. 2005. № 7031 (434). C. 374–376.

65. Holland N. D. [и др.]. A new deep-sea species of epibenthic acorn worm (Hemichordata, Enteropneusta) // *Zoosystema*. 2009. № 2 (31). С. 333–346.
66. Holland N. D., Hiley A. S., & Rouse G. W. A new species of deep-sea torquaratorid enteropneust (Hemichordata): A sequential hermaphrodite with exceptionally wide lips. // *Invertebrate Biology*. 2022. 141(3), e12379.
67. Holland N. D., Kuhnz L. A., Osborn K. J. Morphology of a new deep-sea acorn worm (class Enteropneusta, phylum Hemichordata): A part-time demersal drifter with externalized ovaries // *Journal of Morphology*. 2012. № 7 (273). С. 661–671.
68. Huston D. C., Cutmore S. C., Cribb T. H. The life-cycle of *Gorgocephalus yaaji* Bray & Cribb, 2005 (Digenea: Gorgocephalidae) with a review of the first intermediate hosts for the superfamily Lepocreadiioidea Odhner, 1905 // *Systematic Parasitology*. 2016. № 7 (93). С. 653–665.
69. Jabr N., Archambault P., Cameron C. B. Biogeography and adaptations of torquaratorid acorn worms (Hemichordata: Enteropneusta) including two new species from the canadian arctic // *Canadian Journal of Zoology*. 2018. № 11 (96). С. 1221–1229.
70. Jangoux M. Diseases of Echinodermata. 11. Agents metazoans (Mesozoa to Bryozoa) // *Diseases of aquatic organisms*. 1981. (2). С. 205–234.
71. Jones D. O. B. [и др.]. Deep-sea surface-dwelling enteropneusts from the Mid-Atlantic Ridge: Their ecology, distribution and mode of life // *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2013. (98). С. 374–387.
72. Kesteven, H. L. A new endoparasitic copepod: morphology and development. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*. 1913. 37: 673–688
73. Køie M. On the morphology and life-history of *Zoogonoides viviparus* (Olsson, 1868) Odhner, 1902 (Trematoda, Zoogonidae) // *Ophelia*. 1976. № 1 (15). С. 1–14.
74. Køie M. The surface topography and life-cycles of digenetic trematodes in *Limanda limanda* (L.) and *Gadus morhua* L. // PhD diss., University of Copenhagen. 1985a.
75. Køie M. On the morphology and life-history of *Lepidapedon elongatum* (Lebour, 1908) Nicoll, 1910 (Trematoda, Lepocreadiidae). // *Ophelia*. 1985b. 1;24(3):135-53.
76. Kremnev G. [и др.]. Life cycle truncation in Digenea, a case study of *Neophasis* spp. (Acanthocolpidae) // *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*. 2021. № March (15). С. 158–172.
77. Kremnev G. [и др.]. No tail no fail: life cycles of the Zoogonidae (Digenea). // *Diversity*. 2023. 15, 121.
78. Kuramochi T. Digenean trematodes of deep-sea fishes from the Sea of Japan // *National Museum of Nature and Science Monographs*. 2014. № 44. С. 29–37.

79. Leger L., Duboscq O. Sporozoaires de *Glossobalanus minutus* Kow.: *Eimeria epidermica* n. sp., *E. beauchampi* n. sp., *Setenidium metchnikovi* n. sp. // Annales de l'Institut Pasteur. 1917. 31, 60-72.
80. Lemche H., Hansen B., Madsen F. J., Tendal O. S., Wolff T. Hadal life as analysed from photographs. // Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening. 1976. 139:263–336
81. Li J., Liao X., Yang H. Molecular characterization of a parasitic tapeworm (Ligula) based on DNA sequences from formalin-fixed specimens // Biochemical Genetics. 2000. № 9 (38).
82. Littlewood D. T. J. [и др.]. Phylogeny of the Platyhelminthes and the evolution of parasitism // Biological Journal of the Linnean Society. 1999. (68). C. 257–287.
83. Lowe C. J. Molecular genetic insights into deuterostome evolution from the direct-developing hemichordate *Saccoglossus kowalevskii* Royal Society, 2008.C. 1569–1578.
84. Macbride E. W. A review of professor Spengel's Monograph on *Balanoglossus*. 1 // Journal of Cell Science. 1894. № 143 (s2-36). C. 385–420.
85. Madhavi R., Shameem U. Cercariae and metacercariae of *Stephanostomum cloacum* (Trematoda: Acanthocolpidae) // International Journal of Parasitology. 1993. № 3 (23). C. 341–347.
86. Malek Emile A. The life cycle of *Gastrodiscus aegyptiacus* (Cobbold, 1876) Looss, 1896 (Trematoda: Paramphistomatidae: Gastrodiscinae) // The Journal of Parasitology. 1971. № 5 (57). C. 975–979.
87. Manter, H.W. Some digenetic trematodes from deep-water fish of Tortugas, Florida. // Papers Tortugas Lab. 1934. 28, 257–345
88. Mayer P. Ein neuer parasitischer Copepode. // Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapal. 1879. 1: 515–521
89. Metschnikoff V. E. Uber die systematische Stellung von *Balanoglossus*. // Zool Anzeiger 4 (1881): 153-157.
90. Miller H. M., Northup F. E. The seasonal infestation of *Nassa obsoleta* (Say) with larval trematodes // Source: Biological Bulletin. 1926. № 6 (50). C. 490–504.
91. Nasincova V., Scholz T. The life cycle of *Asymphyiodora tincae* (Modeer 1790) (Trematoda: Monorchiiidae): a unique development in monorchiid trematodes // Parasitology Research. 1994. (80). C. 192–197.
92. Newell G. E. The homology of the stomochord of the Enteropneusta // Proceedings of the Zoological Society of London. 1952. № 4 (121). C. 741–746.
93. Nezlin L. P. Tornaria of hemichordates and other dipleurula-type larvae // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2000. № 3 (38). C. 149–156.

94. Noble E. R. Parasites and fishes in a deep-sea environment // *Advances in Marine Biology*. 1973. (11). C. 121–195.
95. Olson P. D. [и др.]. Phylogeny and classification of the Digenea (Platyhelminthes: Trematoda) // *International Journal for Parasitology*. 2003. № 7 (33). C. 733–755.
96. Osborn K. J. [и др.]. An externally brooding acorn worm (Hemichordata, Enteropneusta, Torquaratoridae) from the Russian Arctic // *The Biological Bulletin*. 2013. № 2 (225). C. 113–123.
97. Pearson J. C. Observations on the morphology and life cycle of *Strigea elegans* Chandler & Rausch, 1947 (Trematoda: Strigeidae) // *Source: The Journal of Parasitology*. 1959. № 2 (45). C. 155–174.
98. Pearson J. C. A Phylogeny of life-cycle patterns of the Digenea // *Advances in Parasitology*. 1972. (10). C. 153–189.
99. Phalee A, Wongsawad C, Rojanapaibul A, Chai J.Y. Experimental life history and biological characteristics of *Fasciola gigantica* (Digenea: Fasciolidae). // *Korean Journal of Parasitology*. 2015. 53(1): 59-64.
100. Poulin R., Cribb T. H. Trematode life cycles: short is sweet? // *Trends in Parasitology*. 2002. № 4 (18). C. 176–183.
101. Priede, I.G. Deep-sea fishes. Biology, diversity, ecology and fisheries. // Cambridge University Press, Cambridge. 2017
102. Priede I. G. [и др.]. Observations on Torquaratorid acorn worms (Hemichordata, Enteropneusta) from the north atlantic with descriptions of a new genus and three new species // *Invertebrate Biology*. 2012. № 3 (131). C. 244–257.
103. Quinteiro P. [и др.]. *Stephanostomum lophii* sp. nov. (Digenea: Acanthocolpidae), intestinal parasite of *Lophius piscatorius*, with reference to seasonal fluctuations of metacercariae in intermediate second hosts (Gadidae). // *Journal of fish biology*. 1993. 42.3: 421-433.
104. Rybakova E., Galkin S., Gebruk A., Sanamyan N., Martynov A., Vertical distribution of megafauna on the Bering Sea slope based on ROV survey. // *PeerJ* 8. 2020.e8628.
105. Sanders H. L. Marine benthic diversity: a comparative study // *The American Naturalist*. 1968. № 925 (102). C. 243–282.
106. Sewell R. B. Cercariae indicae. // *Indian Research Fund Association*. 1922.
107. Sillman E. I. The Life History of *Azygia longa* (Leidy 1851) (Trematoda: Digenea), and Notes on *A. acuminata* Goldberger 1911. // *Transactions of the American Microscopical Society*. 1962. № 1 (81). C. 43–65.

108. Sokolov S. [и др.]. Description of a metacercaria of a zoogonid trematode *Steganoderma* cf. *eamiqtrema* Blend and Racz, 2020 (Microphalloidea: Zoogonidae), with notes on the phylogenetic position of the genus *Steganoderma* Stafford, 1904, and resurrection of the subfamily Lecit // Parasitology Research. 2021. № 5 (120). C. 1669–1676.
109. Sokolov S. G., Shchenkov S. V., Gordeev I. I. Phylogenetic evidence for the Lissorchiid Concept of the genus *Anarhichotrema* Shimazu, 1973 (Trematoda, Digenea) // Diversity. 2022. № 2 (14). C. 1–10.
110. Spengel J.W. Die Enteropneusten des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Herausgegeben von der Zoologischen Station zu Neapel. // Berlin, Verlag von R. Friedlander & Sohn. 1983. Monograph 18, 1-757
111. Stunkard H. W. The morphology and life history of the digenetic trematode, *Zoögonoides* Laevis Linton, 1940 // Biological Bulletin. 2014. № 3 (85). C. 227–237.
112. Thiel H. Structural aspects of the deep-sea benthos // Ambio Special Report. 1979. (6). C. 25–31.
113. Wardle W.J. On the life cycle stages of *Proctoeces maculatus* (Digenea: Fellodistomidae) in mussels and fishes from Galveston Bay, Texas. // Bulletin of Maine Science. 1980. 30, 737–743
114. www.evolmorphan.ru
115. www.geneious.com