УДК 619:576.895.122
DOI:
Поступила в редакцию 10.08.2017
Принята в печать 14.12.2017

Для цитирования:
Азимов Д. А., Акрамова Ф. Д., Шакарбоев Э. Б. Филогения и эволюция Schistosomatida (Platyhelminthes: Trematoda) // Российский паразитологический журнал. – М., 2017. – Т.42, Вып. 4 . – С.

For citation:
Azimov D. A., Akramova F. D., Shakarboev E. B.
Phylogeny and evolution of the Schistosomatidae (Plathelmnthes :trematoda) . Russian Journal of Parasitology, 2017, V. 42 , Iss. 4, pp.

ФИЛОГЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ SCHISTOSOMATIDA (PLATHELMINTHES: TREMATODA)

Азимов Д. А., Акрамова Ф. Д., Шакарбоев Э. Б.

Институт ботаники и зоологии АН Республики Узбекистан, 100053, г. Ташкент, ул. Багишамол, 232, e-mail: shakarboev@rambler.ru

Реферат

Цель исследования – изучение филогении и эволюции трематод отряда Schistosomatida (Plathelminthes: Trematoda) – эндопаразитов животных и человека.

Материалы и методы. Собраны и исследованы образцы взрослых особей и личинок 5 видов: *Schistosoma turkestanicum* Skryabin, 1913, *Bilharziella polonica* (Kowalewsky, 1899), *Trichobilharzia ocellata* (La Valette, 1854), *Dendritobilharzia loossi* Skrjabin, 1924 и *Gigantobilharzia acotylea* Odhner, 1910. Прослежены их жизненные циклы как в природных, так и экспериментальных условиях. Взрослые формы трематод идентифицировали известными методами. Определение церкарий, продуцируемых водными моллюсками (Lymnaeidae, Planorbidae, Physidae, Melanoididae) проводили согласно работам. Для сравнительного анализа морфо-биологических особенностей турбеллярий отряда Tricladida использованы материалы из известных руководств и монографий.

Результаты и обсуждение. На основе оригинального изучения морфологии, биологии и жизненных циклов 5 видов кроветрематод – *Schistosoma turkestanicum, Bilharziella polonica, Trichobilharzia ocellata, Dendritobilharzia loossi, Gigantobilharzia acotylea* и анализа данных литературы по филогении и эволюции отряда Schistosomatida, предлагается гипотеза происхождения раздельнополости шистосоматид. Ведется полемика о филогении и эволюции представителей

семейств Schistosomatidae и Bilharziellidae – паразитов эндотермных позвоночных, включая и человека. Представлена идея, согласно которой раздельнополое и гермафродитное состояние трематод в своем происхождении первичны и связаны с морфологической организацией свободноживущих предков, от которых унаследованы соответствующие признаки при переходе их к паразитическому образу жизни. Вышеизложенные взгляды наиболее близки к объяснению вопроса возникновения раздельной половой системы трематод отряда Schistosomatida, их филогении и эволюции.

Ключевые слова: кроветрематоды, Schistosomatida, Tricladida, биология, филогения, эволюция.

Введение

Отряд Schistosomatida Skryabin et Schulz, 1937 объединяет группу трематод, характеризующихся своеобразным строением, биологией, жизненным циклом и экологией. Представители семейств Schistosomatidae Stiles et Hassall, 1898 и Bilharziellidae (Price, 1929) – раздельнополые. Этот признак постоянен и носит консервативный характер, который кардинально отличает группу от известных представителей класса Trematoda. По морфо-биологическим особенностям они уникальны. Интерес к шистосоматидам не ослабевает на протяжении более полутора столетий и связан с фундаментальными и прикладными проблемами этой группы трематод.

Исторически сложилось, что кроветрематоды эндотермных и эктотермных позвоночных рассматриваются в составе трех или четырех семейств (Schistosomatidae Stiles et Hassall, 1898; Bilharziellidae (Price, 1929); Spirorchiidae Stunkard, 1921; Sanguinicolidae Graff, 1907). Предложены различные сценарии филогении и эволюции этих трематод, которые по существу являются дискуссионными и противоречивыми. Самым дискуссионным до настоящего времени остается вопрос о возникновении раздельнополости, их эволюционных преобразований и истоков происхождения группы [1–4, 6, 17, 21, 22, 24, 25, 29, 33, 35, 36]. Без решения этих вопросов невозможна ни реконструкция филогении группы, ни создание естественной системы крупных таксономических категорий.

Взгляды авторов и их аргументы, за редким исключением, достаточно однотипны и сходны. Точки зрения большинства исследователей основаны на признании Spirorchiidae – производным в эволюции Schistosomatidae. В последние годы появились работы по реконструкции филогении и эволюции кроветрематод

[23, 32, 37, 38], которые не внесли принципиально нового в решение рассматриваемых вопросов. Здесь, как и прежде, авторы трактуют Spirorchiidae с гермафродитной половой системой в качестве базового образования и для Schistosomatidae, представленные исключительно однополыми трематодами. Исключение составляет точка зрения Brant, Loker [23], которые рассматривают шистосом морских птиц в качестве базовой для Schistosomatidae. С нашей точки зрения, взгляды последних авторов наиболее привлекательны.

Рассмотрение природы происхождения, приведшее к возникновению разного уровня морфологической структуры кроветрематод, вероятно, будет способствовать уточнению хода исторического развития современных ангиотрематод и их адаптивных специализаций, что и стало целью наших исследований.

Материалы и методы

Собраны и исследованы образцы взрослых особей и личинок 5 видов: *Schistosoma turkestanicum* Skrjabin, 1913, *Bilharziella polonica* (Kowalewsky, 1899), *Trichobilharzia ocellata* (La Valette, 1854), *Dendritobilharzia loossi* Skrjabin, 1924 и *Gigantobilharzia acotylea* Odhner, 1910. Прослежены их жизненные циклы как в природных, так и экспериментальных условиях. Взрослых трематод идентифицировали известными методами в соответствии с опубликованной литературой [2, 17, 31, 42]. Определение церкарий, продуцируемых водными моллюсками (Lymnaeidae, Planorbidae, Physidae, Melanoididae), проводили согласно работам [6, 10, 11, 14, 18, 34].

Для сравнительного анализа морфо-биологических особенностей турбеллярий отряда Tricladida использовали материалы из известных руководств и монографий [15, 39].

Результаты и обсуждение

Представления исследователей о происхождении трематод значительно расходятся. Обзор существующих точек зрения в свое время дан [11, 12].

В настоящее время большинством авторов принимается гипотеза о происхождении трематод от прямокишечных турбеллярий группы Dalyelliida (Rhabdocoela). Эти группы ресничных червей признаются предками трематод группы гермафродитных сосальщиков подклассов Aspidogastrea Faust et Tang, 1936 и Digenea Carus, 1863.

Происхождение многообразных форм трематод, вероятно, связано и с различными группами свободноживущих высших турбеллярий, в том числе с трикладидами (Tricladida), представляющими гермафродитными и раздельнополыми группами. Это вытекает из признания двух основных уровней организации трематод – гермафродитных и раздельнополых состояний, которые никем не отрицаются.

При рассмотрении морфологии турбеллярий Tricladida и трематод Schistosomatida нами [7, 8, 20] обнаружены значительное сходство признаков между указанными группами плоских червей.

Сравнительный анализ анатомо-морфологических и биологических особенностей трематод Schistosomatida и ресничных червей отряда Tricladida показывает, что черты сходства рассматриваемых червей проявляются в строении, практически, всех органов и систем: сюда следует отнести покровы и кожно-мускульный мешок, пищеварительную, выделительную, нервную, половую системы и органы чувств. Имеющиеся различия заключаются лишь в отсутствии у зрелых форм шистосоматид ресничек, но случаи редукции этих образований обнаруживают и у триклад [9, 15, 39]. Однако, у современных марит ряда видов шистосоматид отмечают наличие в покровах орнаментации – шипы или бугорки, которые можно считать гомологами ресничек триклад.

Такое положение можно заметить и в отношение формы и топографии органов пищеварительной, выделительной и нервной систем сравниваемых групп червей. Черты сходства между шистосоматидами и трикладидами отчетливо проявляются в строении органов половой системы. Эти сходства особенно заметны при сравнении зрелых форм представителей Schistosomatida и семейства Cercyridae Bochmig, 1906 (Tricladida). Половая система шистосоматид состоит исключительно из раздельной половой система. Cercyridae же представлены как раздельнополыми, так и гермафродитными группами [19, 39]. Раздельнополость наблюдают только у нескольких морских триклад из семейства Cercyridae. Семенники у самцов округлые, многочисленные и разбросанные по всей паренхиме. Они расположены позади пищевода, по бокам и простираются до конца тела. В состав женской половой системы входят два яичника с двумя яйцеводами и многочисленными желточниками.

В морфологическом отношении трикладиды и шистосоматиды занимают особое положение, соответственно, среди классов Turbellaria и Trematoda. Филогенетическая близость шистосоматид и турбеллярий группы триклад

проявляется не только в сходстве морфологии, но и в особенностях их биологии. Трикладиды, как и остальные турбеллярии в основном свободноживущие морские или пресноводные животные. Развитие триклад прямое. Откладывают яйцевые коконы. Зародыш развивается прямо в маленькую трикладу (турбеллярию). В результате роста и постепенного развития триклады достигают половой зрелости и, как правило, ведут хищнический образ жизни, а некоторые из них перешли к паразитизму. Следовательно, нам представляется чрезвычайно важным сходство Cercyridae (Tricladida) по морфологии с трематодами отряда Schistosomatida.

Эти сходства выражаются также в биологических особенностях рассматриваемых червей, т. е. трикладиды – хищники, имеющие тенденцию к эктопаразитическому образу жизни, а шистосоматиды – настоящие эндопаразиты.

По своему функциональному назначению категории «хищник» и «паразит» очень близки. Хищники – это свободные организмы, занимающиеся поисками живой животной пищи. Паразиты живут всегда или почти всегда на поверхности (эктопаразиты) или внутри (эндопаразиты) живых организмов. Они потребляют живое вещество или продукты его метаболизма, не убивая (во всяком случае, предварительно) своего хозяина. С экологической точки зрения, эти различия между хищниками и паразитами менее важны, чем причины и следствия отношений, возникающих между эксплуататором и эксплуатируемым, которые можно выразить в одинаковых терминах как для хищников, так и для паразитов [16]. Взаимодействие живых организмов в рамках хищник – жертва и паразит–хозяин осуществляется, как правило, нападением и агрессивностью первых. В этом плане агрессивность свободноплавающих личинок (мирацидий и церкарий) шистосоматид по отношению к соответствующим хозяевам – сохранившаяся черта трикладид – предков трематод отряда Schistosomatida.

На раннем этапе эволюции, по-видимому, от раздельнополых морских трикладид произошли древние шистосоматиды – паразиты водных моллюсков, которые, по общему признанию, были первичными хозяевами трематод. Позднее, в процессе развития, в жизненный цикл вклинились позвоночные – птицы и млекопитающие, которые, впоследствии стали выполнять роль окончательных хозяев, а первичные хозяева – моллюски начали выполнять роль посредника передачи инвазионных элементов. Впоследствии они стали выполнять роль промежуточного хозяина шистосоматид.

В отличие от подавляющего большинства представителей трематод, шистосоматиды, став эндопаразитами птиц и млекопитающих, сохранили общее

строение, унаследованное от предковых форм. Паразитический образ жизни внес необходимые коррективы; произошли значительные структурно-функциональные перестройки организма шистосоматид. Они завоевали новую среду обитания – узкие кровеносные сосуды. Обитание в узких пространствах предъявляет к строению и облику организмов определенные требования. Тело должно иметь длинную, узкую форму и маленький диаметр для того, чтобы червь мог свободно пролезть между стенками сосудов. Кроме того, он должен быть способным к изгибаниям тела, чтобы следовать изгибам кровеносных сосудов. Нам представляется, что общая организация шистосоматид наилучшим образом отвечает именно такому месту локализации. Корни биологического прогресса шистосоматид заключаются в том, что, приспособившись к данной конкретной экологической нише, они одновременно приобрели комплекс черт организации, позволившей им завоевать новый тип среды обитания.

В возникновении паразитизма большинства трематод определяющими считаются трофические связи партнеров, т. е. эволюция эндопаразитизма связана, прежде всего, с кишечным паразитизмом [13]. Этот путь широко используют практически все эволюционные ветви трематод, за исключением шистосоматид. Освоение шистосоматидами кровеносных сосудов, как среды для паразитирования, резко отличающейся от кишечного паразитизма, по-видимому, способствовало их биологическому прогрессу и одновременно появлению нового пути заражения животных-хозяев. Свободноплавающие личинки – церкарии агрессивны, они активно проникают через покровы животных – позвоночных. Минуя желудочно-кишечный тракт, личинки проникают непосредственно в гемолимфу или кровеносные сосуды, где и происходит дальнейшее развитие. Этот путь широко используют трематоды этой эволюционной ветви, что несвойственно другим сосальщикам. Закрепление путей заражения личинками соответствующих хозяев привело к формированию типичных структур, обеспечивающих активное внедрение шистосоматид. Следовательно, первичный путь проникновения шистосоматид в организм хозяина – перкутанный. Можно предположить, что древние шистосоматиды могли через покровы проникать в гемолимфу или полость тела их первичных хозяев – моллюсков. Этот путь сохранился также при переходе к паразитизму в организме теплокровных позвоночных – окончательных хозяев.

Единство исходных структур обусловливает единый характер их изменений, вызванных паразитизмом [11]. Адаптации группы Schistosomatida к паразитическому образу жизни сохранили унаследованные от триклад раздельную

половую систему. Этим можно легко объяснить происхождение раздельнополости среди трематод. Действительно, среди современных шистосоматид нет форм с гермафродитной половой системой.

Таким образом, ничего не препятствует выведению кроветрематод с раздельной половой системой от раздельнополых трикладид – предков современных Schistosomatida – паразитов эндотермных позвоночных. Современные мариты шистосоматид сходны с трикладидами даже по форме тела и цвету червей. Они представлены удлиненными формами, цвет которых характеризуются молочно-белым оттенком, что характерно для шистосоматид и большинства трикладид. Черты сходства между трикладидами и шистосоматидами несомненны; они обладают прямыми филогенетическими связями.

Это хорошо укладывается в развиваемые нами представления о происхождении кровепаразитов эндотермных позвоночных и филогенетические взаимосвязи Schistosomatida. В этом отношении интересна точка зрения Brant, Loker [23], рассматривающих шистосом морских птиц в качестве базовой для развития группы Schistosomatidae.

Происхождение шистосом птиц мы [5, 6] связываем с трикладами раздельной половой системой. Обособившая группа Bilharziellidae, дивергировавшись, дала начало семейству Schistosomatidae – паразитам млекопитающих.

Возникновение раздельнополости Schistosomatidae от гермафродитных Spirorchiidae в связи с их колонизацией к эндотермным позвоночным [36, 40] наталкивается на серьезные препятствия. Нам представляется нелогичным признание такой возможности возникновения морфологических групп кроветрематод – паразитов как холоднокровных, так и теплокровных позвоночных. Более того, мы допускаем возможность конвергентной эволюции трематод крови, обусловленной сходством условий обитания.

Представление о раздельнополости Schistosomatidae как о вторичном явлении [36] вряд ли справедливо. Предки современных кроветрематод, состоящие из двух обособленных групп, обладают с одной стороны гермафродитной половой системой, с другой – раздельнополой; происшедшие от них сосальщики сохранили общую морфологию своих предков. С этих позиций нетрудно представить и возникновение диморфной половой системы и у представителей Schistosomatida.

Эти обстоятельства наглядно демонстрируют первичность гермафродитных и раздельнополых групп современных кроветрематод независимо от эндо- и эктотермности позвоночных-хозяев.

Исходя из этого, можно сделать два предположения:

1. Гермафродитные и раздельнополые группы кроветрематод возникли в разное время, независимо, и от разных групп турбеллярий.

2. Выведение Schistosomatidae и Bilharziellidae от Spirorchiidae, как от животных с гермафродитной половой системой, наталкивается на серьезные препятствия и представляется нам неприемлемой.

Мы полагаем, что шистосомы птиц, дивергировавшись в процессе эволюции, разделились на 4 ветви, соответствующие рецентным 4 подсемействам: Bilharziellinae (*Bilharziella, Trichobilharzia, Allobilharzia, Nasicolobilharzia*); Ornithobilharziinae (*Ornithobilharzia, Macrobilharzia, Austrobilharzia*); Dendritobilharziinae (*Dendritobilharzia*) и Gigantobilharziinae (*Gigantobilharzia, Gigantobilharziella*), которые составляют современную Bilharziellidae – специфических паразитов кровеносной системы птиц.

Анализ морфологических структур Bilharziellidae показывает неравномерность признаков эволюции в разных подсемействах и родовых группах бильгарциеллид. Вероятно, это может быть связано с тем, что некоторые признаки развиваются в разных адаптивных зонах, где скорость эволюции оказывалась различной. В результате вырисовываются более продвинутые группы по сравнению с менее продвинутыми. В рассматриваемой группе бильгарциеллид такое положение наблюдается у менее продвинутых Dendritobilharziinae (у которых сохранилась общие черты, унаследованные от своих предков), а у более продвинутых Ornithobilharziinae произошел скачок, который способствовал мощному развитию и упорядочению системы органов как у самцов, так и самок. Наиболее специализированное и эволюционно продвинутое подсемейство Ornithobilharziinae находится на вершине филогенетического древа и дало начало формированию таксонов семейства Schistosomatidae.

На основании сравнительного анализа морфологических структур на уровне современных подсемейств – Heterobilharziinae и Schistosomatinae позволил установить родственные их связи. По нашим представлениям ранние формы Heterobilharziinae в процессе эволюции разделились на 4 ветви, соответствующие рецентным 4 родам: *Heterobilharzia, Schistosomatium, Bivitellobilharzia* и

Schistosoma (Виды Orientobilharzia переведены в Schistosoma (Aldhoun et al., 2012). Мы присоединяемся к этой точке зрения). Среди них наиболее архаичным является монотипический род *Heterobilharzia*, распространенный на американском континенте, а наиболее продвинутым – *Schistosoma* с полирегиональным расселением. В целом, представители семейства Schistosomatidae освоили новую среду обитания – кровеносные системы млекопитающих различных экологических групп [5].

В последние годы наметилось развитие исследований по молекулярной систематике и филогении гельминтов, в том числе и трематод семейств Schistosomatidae, Spirorchiidae и Sanguinicolidae [22, 32, 37, 38]. На основе исследований последовательности рибосомальной ДНК рассматриваемых паразитов Snyder and Loker [37], Snyder [38] отмечают в линии Schistosomatidae два клада. Клад паразитов млекопитающих, состоящих из родов *Schistosoma* и *Orientobilharzia* и птичий клад, преимущественно состоящий из 6 родов – *Dendritobilharzia, Gigantobilharzia, Trichobilharzia, Bilharziella, Austrabilharzia, Ornithobilharzia*. Здесь же оказались и *Heterobilharzia, Schistosomatium* – специфические паразиты млекопитающих.

Признавая морфологические особенности и выраженную специфичность *Heterobilharzia* и *Schistosomatium* к млекопитающим хозяевам, трудно согласиться с предположениями [37, 38] о смене хозяев этими трематодами.

Более того, о правомерности помещения *Heterobilharzia* и *Schistosomatium* в клад паразитов птиц сами авторы сомневаются. Они же отмечают, что «Помещение *Heterobilharzia* и *Schistosomatium* в клад паразитов птиц не нашло существенной поддержки при оценке узлов» [37]. Авторы также признают существование двух эволюционных линий; первая из них объединяет паразитов только млекопитающих, вторая – паразитов птиц. Достаточно сложно представить замены этими паразитами эволюционно устоявшихся млекопитающих – хозяев на птиц. Об этом может свидетельствовать отсутствие данных об обнаружении представителей *Heterobilharzia* и *Schistosomatium* у птиц Северной Америки, где проводятся масштабные исследования и по трематодам различных экологических групп птиц. Более того, *Heterobilharzia americana* Price, 1929, кроме млекопитающих отрядов хищных, грызунов и зайцеобразных [2, 17], в настоящее время, достаточно часто регистрируют у домашних собак и лошадей [26–28, 30, 41] в ряде штатов Америки. Здесь налицо освоение гетеробильгарциями новых хозяев. Подобный факт также свидетельствует об адаптивном потенциале паразита для расширения круга

окончательных хозяев только из группы млекопитающих. Подобная трактовка связана с попыткой объяснить реальный факт, что среди дефинитивных хозяев современных *Heterobilharzia*, вероятно и *Schistosomatium,* нет водноболотных и наземных птиц.

В этой связи трактовка о возможности замены *Heterobilharzia*, и *Schistosomatium* окончательного хозяина, по крайней мере, звучит неубедительно.

Что же касается аргументов выше упомянутых авторов, сближающих *Heterobilharzia* и *Schistosomatium* с птичьими шистосомами по наличию глазков у церкарий, характерных для шистосом птиц, по всей вероятности, можно объяснить проявлением атавизма, широко распространенного явления среди живых организмов с одной стороны и общностью происхождения группы современных семейств Schistosomatidae и Bilharziellidae – с другой. Следовательно, включение трематод *Heterobilharzia* и *Schistosomatium* в состав птичьих шистосом, нам представляется искусственным.

Вряд ли можно согласиться и с утверждением Snyder [38] о происхождении Schistosomatidae от базовой группы Spirorchiidae. Эти разнокачественные трематоды, обособленные на уровне семейств, представляют эволюционную самостоятельность, происхождение которых логично связать с различными группами турбеллярий [5, 6].

Филогенетическое развитие двух обособившихся на ранней стадии становления – семейств шистосоматиды и бильгарциеллиды, как нам представляется, протекало следующим образом. От древних бильгарциеллид обособились формы, давшие современных шистосоматид. Эволюция шла по линии освоения млекопитающих, формирования и совершенствования ряда морфологических признаков. Это, прежде всего, касается органов половой системы самцов. Семенники стали крупными и компактными, число их значительно уменьшилось. Близость современных шистосоматид и бильгарциеллид несомненна. Чрезвычайно важным в этом отношении является сходство личиночных стадий той или другой группы: и у шистосоматид и у бильгарциеллид церкарии относятся к фуркоцеркариям. Одним из весомых аргументов, подтверждающим филогенетическую самостоятельность современных Bilharziellidae и Schistosomatidae, является также строгая специфичность их к животным – хозяевам. Представители первого семейства являются паразитами только птиц, второго – исключительно млекопитающих.

Эволюционные преобразования Schistosomatida, происходившие в различных направлениях, со всей очевидностью указывают на общую тенденцию олигомеризации и упорядочения органов и систем, и сохранение основного морфологического типа этой группы.

Предлагаемая схема иллюстрирует наши представления о филогенетических связях таксонов, входящих в состав отряда Schistosomatida (рис.).

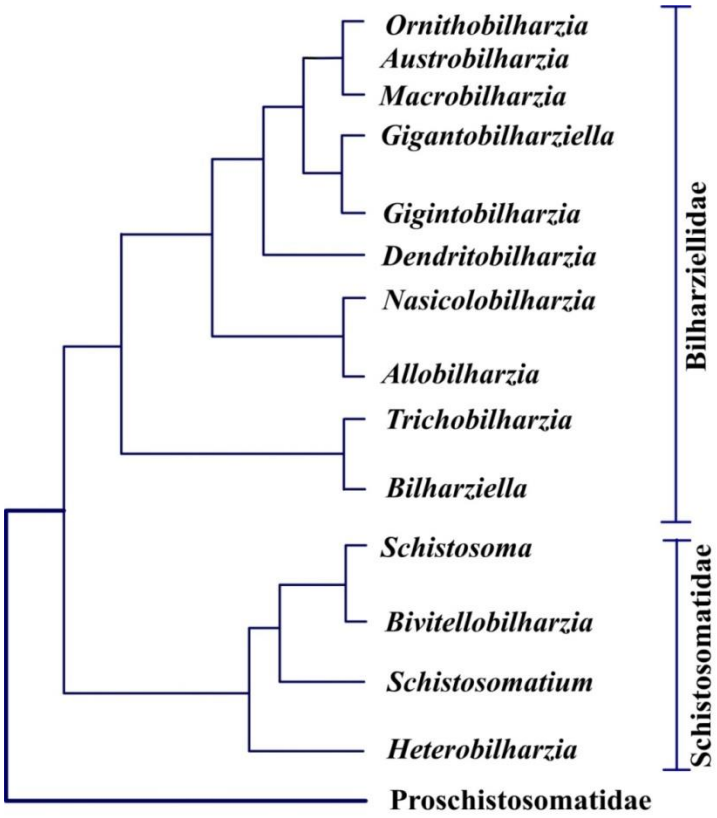

Рис. Схема филогенетических связей отряда Schistosomatida: Schistosomatidae и Bilharziellidae (по Д. А. Азимову и др., 2010 с изменениями)

Заключение

В заключении нам представляется возможным коротко остановиться на одном вопросе, на который до настоящего времени многие авторы не обращают серьезного внимания. Это касается вопроса об истоке возникновения раздельнополости среди трематод современного отряда Schistosomatida. Без удовлетворительного решения чрезвычайно важного вопроса, любые дискуссии о филогении и эволюции кроветрематод не конструктивны.

Мы, как отмечено выше, развиваем идею, согласно которой раздельнополое и гермафродитное состояние трематод в своем происхождении первичны и связаны с морфологической организацией свободноживущих предков, от которых

унаследованы соответствующие признаки при переходе их к паразитическому образу жизни [5, 6].

Идеи, развиваемые в настоящей работе, очевидно, входят в противоречие с существующими взглядами об эволюции кроветрематод, поддерживаемыми некоторыми современными авторами. Полагаем, что вышеизложенные взгляды наиболее близки к объяснению вопроса возникновения раздельной половой системы трематод отряда Schistosomatida, их филогении и эволюции.

Литература

1. Азимов Д. А. Перестройка системы трематод подотряда Schistosomatata Skrjabin et Schulz, 1937 // Зоологический журнал. – М., 1970. – Т. 69, № 8. – С. 1126–1131.

2. Азимов Д. А. Шистосоматиды животных и человека (систематика). – Ташкент, 1975. – 152 с.

3. Азимов Д. А. О дифференциации и соотношении пола трематоды *Orientobilharzia turkestanika* (Skrjabin, 1913) // Четвертый Международный конгресс паразитологов (Fourth International Congress of Parasitology). – Warzava. – Sec. A, 1978. – pp. 11–12.

4. Азимов Д. А. Трематоды – паразиты животных и человека. – Ташкент: Мехнат, 1986. – 128 с.

5. Азимов Д. А., Акрамова Ф. Д., Шакарбоев Э. Б. Трематоды отряда Schistosomatida: происхождение и эволюция // Теоретические и практические проблемы паразитологии. – М., 2010. – С. 9–14.

6. Акрамова Ф. Д. Трематоды бильгарциеллиды, их происхождение и эволюция: автореф. дис. … д-ра биол. наук. – Ташкент, 2011. – 46 с.

7. Акрамова Ф. Д., Шакарбоев Э. Б. Морфо-биологические особенности трематоды *Bilharziella polonica* (Kowalewsky, 1895) // Научный вестник ФГУ. – Фергана, 2005. – № 2. – С. 12–15.

8. Акрамова Ф. Д., Азимов Д. А., Шакарбоев Э. Б. Морфология и биология трематоды *Gigantobilharzia acotylea* – паразита утиных и чайковых птиц Узбекистана // Зоологический журнал. – М., 2010. – Т. 89, № 7. – С. 786–795.

9. Беклемишев В. Н. Класс ресничных червей (Turbellaria) // В кн.: Руководство по зоологии. – М.-Л.: Биомедгиз, 1937. – С. 386–457.

10. Беэр С. А., Воронин М. В. Церкариозы в урбанизированных экосистемах. – М.: Наука, 2007. – 240 с.

11. Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. – М.: Наука, 1968. – 411 с.

12. Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. Жизненный цикл трематод как система адаптаций // Свободноживущие и паразитические беспозвоночные: морфология, биология, эволюция. – Ленинград, 1983. – Т. 34. – С.112–157.

13. Догель В. А. Курс общей паразитологии. – Л.: Учпедгиз, 1947. – 371 с.

14. Здун В. И. Личинки трематод у прісноводних моллюсків України. – Киев: Вид-во АН УРСР, 1961. – 143 с.

15. Иванов А. В., Мамкаев Ю. В. Ресничные черви, их происхождение и эволюция. – Л.: Наука, 1973. – 222 с.

16. Лемме Ж. Основы биогеографии. – М.: Прогресс, 1976. – 309 с.

17. Скрябин К. И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. М.: Изд. АНСССР, 1951. – Т. 5. – 622 с.

18. Черногоренко М. И. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ (фауна, биология, закономерности формирования). – Киев: Наукова Думка, 1983. – 209 с.

19. Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. – М.: Наука, 1970. – Т. I. – 492 с.

20. Akramova F. D., Azimov D. A., Shakarboev E. B. Morphology, biology and taxonomy of *Dendritobilharzia loossi* Skrjabin, 1924 (Trematoda: Bilharziellidae), a parasite of *Pelecanus onocrotalus* (Pelecanidae) and *Anas plathyrinchos* (Anatidae) // Parasite. Paris, 2011, vol. 18, pp. 39–48.

21. Basch P. F. Schistosomes: Development, reproduction and host relations. Oxford University Press, New York. New York, 1991, 248 p.

22. Blair D., Davis G. M., Wu B. Evolutionary relationships between trematodes and snails emphasizing schistosomes and paragonimids. Parasitology, 2001, vol. 123, pp. 229–243.

23. Brant S. V., Loker E. S. Can specialized pathogens colonize distantly related hosts? Schistosome evolution as a case study. PLoS Pathogens, 2005, vol. 1, p. 38.

24. Carmichael A. C. Phylogeny and historical biogeography of the Schistosomatidae. PhD Dissertation. Michigan State University; East Lansing. Michigan, 1984, 246 p.

25. Combes C. The schistosome scandal. Acta Oecologica, 1991, vol. 12, pp. 165–173.

26. Corapi W. V., Ajithdoss D. K., Snowden K. F. et al. Multi-organ involvement of *Heterobilharzia americana* infection in a dog presented for systemic mineralization. J. Vet. Diagn Invest., 2011, vol. 23, pp. 826–831.

27. Corapi W. V., Birch S. M., Carlson K. L. et al. *Heterobilharzia americana* infection as a cause of hepatic parasitic granulomas in a horse. J. Am. Vet. Med. Assoc., 2011, vol. 239, pp. 1117–1122.

28. Corapi W. V., Snowden K. F., Rodrigues A. et al. Natural *Heterobilharzia americana* infection in horses in Texas. Vet. Pathol., 2012, vol. 49, pp. 552–226.

29. Despres L., Maurice S. The evolution ofdimorphism and separate sexes in schistosomes. Proceedings of the Royal Society. London, 1995, vol. 262, pp. 175–180.

30. Flowers J. R., Hammerberg B., Wood S. L. et al. *Heterobilharzia americana* infection in a dog. J. Am. Vet. Med. Assoc., 2002, vol. 220, pp.193–196.

31. Gibson D. I., Jones A., Bray R. A. Keys to the Trematoda. vol. 1. CABI Publishing, Wallingford, 2002.

32. Locker A. E., Olson P. D. Littlewood D. T. J. Utility of complete large and small subunit rRNA genes in resolving the phylogeny of the Platyhelminthes: implications and a review of the cercomer theory. Biological Journal of Linnean Society, 2003, vol. 78, pp. 155–173.

33. Morand S., Müller–Graf C. D. M. Muscles or testes? Comparative evidence for sexual competition among dioecious blood parasites (Schistosomatidae) of vertebrates. Parasitology, 2000, vol. 120, pp. 45–56.

34. Mukherjee R. P. Fauna of India: Larvak trematodes: Distome Furcocercous Cercariae. India, Kolkata, 2007, Part III, 157 p.

35. Platt T. R., Blair D., Purdie J., Melville L. *Griphobilharzia amoena* n gen., n. sp. (Digenea: Schistosomatidae), a parasite of the freshwater crocodile *Crocodylus johnstoni* (Reptilia: Crocodylia) from Australia, with the erection of a new subfamily, Griphobilharziinae. Journal of Parasitology, 1991, vol. 77, pp. 65–68.

36. Platt T. R., Brooks D. R. Evolution of the schistosomes (Digenea: Schistosomatoidea): the origin of dioecy and colonization of the venous system. Journal of Parasitology, 1997, vol. 83, pp. 1035–1044.

37. Snyder S. D., Loker E. S. Evolutionary relationships among the Schistosomatidae (Platyhelminthes: Digenea) and an Asian origin for Schistosoma. Journal of Parasitology, 2000, vol. 86, pp. 283–288.

38. Snyder S. D. Phylogeny and paraphyly among tetrapod blood flukes (Digenea: Schistosomatidae and Spirorchiidae). International Journal for Parasitology, 2004, vol. 34, pp. 1385–1392.

39. Sluys R. A Monograph of the marine triclads (Plathelminthis, Serita, Tricladida), (JSBN 90-6191 – 872.3) A. A. Balkema, Rotterdam – Brookfield, 1989, 463 p.

40. Stunkard H. W. Studies an North American blood flukes. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 1923, vol. 48, pp. 165–221.

41. Stone R. H., Frontera–Acevedo K., Saba C. F. et al. Lymphosarcoma associated with *Heterobilharzia americana* infection in a dog. J. Vet. Diagn Invest., 2011, vol. 23, pp. 1065–1070.

42. Yamaguti S. Synopsis of Digenetic Trematodes of Vertebrates Keigaku Publishing Co; Tokyo, Japan, 1971, 1074 p.

References

1. Akramova F. D. *Trematody bil'gartsiellidy ih proishozhdenie i evolyutsiya. Avtoref. dis. … d-ra biol. nauk.* [Trematodes Bilharziellidae, their origin and evolution. Abst. diss… doc. biol. sci.]. Tashkent, 2011. 46 p. (In Russian)
2. Akramova F. D., Shakarboev E. B. Morphological and biological features of the trematode Bilharziella polonica (Kowalewsky, 1895). *Nauchniy vestnik FGU.* [Scientific Herald of Fergana State University]. Fergana, 2005, no. 2, pp. 12–15. (In Russian)
3. Akramova F. D., Azimov D. A., Shakarboev E. B. Morphology and biology of the trematode Gigantobilharzia acotylea – parasite of ducks and gulls of Uzbekistan. *Zoologicheskiy zhurnal* [Journal of Zoology]. M., 2010, vol. 89, no.ae56a 7, pp. 786–795. (In Russian)
4. Azimov D. A. Reorganization of trematode system of the suborder *Schistosomatata Skryabin et Schulz*, 1937]. *Zoologicheskiy zhurnal* [Journal of zoology], 1970, vol. 69, no. 8, pp. 1126–1131. (In Russian)
5. Azimov D. A. *Shistosomatidy jivotnyh i cheloveka (sistematika)* [Schistosomatids of animals and humans (taxonomy)]. Tashkent, 1975. 152 p. (In Russian)
6. Azimov D. A. On the differentiation and sex ratio of trematodes *Orientobilharzia turkestanika* (Skryabin, 1913). *Chetvertiy Mezhdunarodniy*

kongress parazitologov [Fourth International Congress of Parasitology]. Warszawa, Sec. A, 1978, pp. 11–12. (In Russian)

7. Azimov D. A. *Trematody – parazity zhivotnih i cheloveka* [Trematodes - parasites of animals and humans]. Tashkent, Mehnat, 1986, 128 p. (In Russian)
8. Azimov D. A., Akramova F. D., Shakarboev E. B. Trematodes of the order Schistosomatida: origin and evolution. *Teoreticheskie i prakticheskie problemy parasitologii* [Theoretical and practical problems of parasitology]. M., 2010, pp. 9–14. (In Russian)
9. Beklemishev V. N. Class of ciliated worms Turbellaria]. *Rukovodstvo po zoologii*. [Handbook of Zoology]. M. – L., Biomedgiz, 1937, pp. 386–457. (In Russian)
10. Beer S. A., Voronin M. V. *Tserkariozy v urbanizirovannyh ekosistemah* [Cercarioses in urbanized ecosystems]. M., Nauka, 2007. 240 p. (In Russian)
11. Chernogorenko M. I. *Lichinki trematod v mollyuskah Dnepra i ego vodohranilish (fauna, biologiya, zakonomernosti formirovaniya)* [Larval trematodes in mollusks of the Dnieper and its reservoirs (fauna, biology, patterns of formation)]. Kiev, Naukova Dumka, 1983. 209 p. (In Russian)
12. Dogel' V. A. *Kurs obshchey parasitologii* [Course of general parasitology]. L., Uchpedgiz, 1947. 371 p. (In Russian)
13. Ginetsinskaya T. A. *Trematody, ix zhiznennye tsikly, biologiya i evolyutsiya* [Trematodes, their life cycles, biology and evolution]. M., Nauka, 1968. 411 p. (In Russian)
14. Ginetsinskaya T. A., Dobrovol'skiy A. A. The life cycle of trematodes as a system of adaptations. *Svobodnozhivushchie i paraziticheskie bespozvonochnye: morfologiya, biologiya, evolyutsiya*. [Free-living and parasitizing invertebrates: morphology, biology, evolution]. L., 1983, vol. 34, pp. 112–157. (In Russian)
15. Ivanov A. V., Mamkaev Yu. V. *Resnichnye chervi, ih proishozhdenie i evolyutsiya* [Ciliated worms, their origin and evolution]. L., Nauka, 1973. 222 p. (In Russian)
16. Leme J. *Osnovy biogeografii* [Fundamentals of biogeography]. M., Progress, 1976. 309 p. (In Russian)
17. Shul'ts R. S., Gvozdev E. V. *Osnovy obshey gel'mintologii* [Fundamentals of General Helminthology]. M., Nauka, 1970, vol. I, 492 p. (In Russian)

18. Skryabin K. I. *Trematody zhivotnyh i cheloveka. Osnovy trematodologii* [Trematodes of animals and humans. Fundamentals of trematodology]. M., Acad. Sci. of USSR, 1951, vol. 5, 622 p. (In Russian)

19. Zdun V. I. *Lichinki trematod u prisnovodnyh mollyuskov Ukraini* [Larvae of trematodes in freshwater mollusks of Ukraine]. Kiev, Acad. Sci. Ukrainian Soviet Socialist Republic, 1961.143 p. (In Russian)

20. Akramova F. D., Azimov D. A., Shakarboev E. B. Morphology, biology and taxonomy of *Dendritobilharzia loossi* Skrjabin, 1924 (Trematoda: Bilharziellidae), a parasite of *Pelecanus onocrotalus* (Pelecanidae) and *Anas plathyrinchos* (Anatidae) .Parasite. Paris, 2011, vol. 18, pp. 39–48.

21. Basch P. F. Schistosomes: Development, reproduction and host relations. Oxford University Press, New York. New York, 1991. 248 p.

22. Blair D., Davis G. M., Wu B. Evolutionary relationships between trematodes and snails emphasizing schistosomes and paragonimids. Parasitology, 2001, vol. 123, pp. 229–243.

23. Brant S. V., Loker E. S. Can specialized pathogens colonize distantly related hosts? Schistosome evolution as a case study. PLoS Pathogens, 2005, vol. 1, p. 38.

24. Carmichael A. C. Phylogeny and historical biogeography of the Schistosomatidae. PhD Diss. Michigan State University; East Lansing. Michigan, 1984. 246 p.

25. Combes C. The schistosome scandal. Acta Oecologica, 1991, vol. 12, pp. 165–173.

26. Corapi W. V., Ajithdoss D. K., Snowden K. F. et al. Multi-organ involvement of *Heterobilharzia americana* infection in a dog presented for systemic mineralization. J. Vet. Diagn Invest., 2011, vol. 23, pp. 826–831.

27. Corapi W. V., Birch S. M., Carlson K. L. et al. *Heterobilharzia americana* infection as a cause of hepatic parasitic granulomas in a horse. J. Am. Vet. Med. Assoc., 2011, vol. 239, pp. 1117–1122.

28. Corapi W. V., Snowden K. F., Rodrigues A. et al. Natural *Heterobilharzia americana* infection in horses in Texas. Vet. Pathol., 2012, vol. 49, pp. 552–226.

29. Despres L., Maurice S. The evolution of dimorphism and separate sexes in schistosomes. Proceedings of the Royal Society. London, 1995, vol. 262, pp. 175–180.

30. Flowers J. R., Hammerberg B., Wood S. L. et al. *Heterobilharzia americana* infection in a dog. J. Am. Vet. Med. Assoc., 2002, vol. 220, pp.193–196.

31. Gibson D. I., Jones A., Bray R. A. Keys to the Trematoda. vol. 1. CABI Publishing, Wallingford, 2002.

32. Locker A. E., Olson P. D. Littlewood D. T. J. Utility of complete large and small subunit rRNA genes in resolving the phylogeny of the Platyhelminthes: implications and a review of the cercomer theory. Biological Journal of Linnean Society, 2003, vol. 78, pp. 155–173.

33. Morand S., Müller–Graf C. D. M. Muscles or testes? Comparative evidence for sexual competition among dioecious blood parasites (Schistosomatidae) of vertebrates. Parasitology, 2000, vol. 120, pp. 45–56.

34. Mukherjee R. P. Fauna of India: Larvak trematodes: Distome Furcocercous Cercariae. India, Kolkata, 2007, Part III, 157 p.

35. Platt T. R., Blair D., Purdie J., Melville L. *Griphobilharzia amoena* n gen., n. sp. (Digenea: Schistosomatidae), a parasite of the freshwater crocodile *Crocodylus johnstoni* (Reptilia: Crocodylia) from Australia, with the erection of a new subfamily, Griphobilharziinae. Journal of Parasitology, 1991, vol. 77, pp. 65–68.

36. Platt T. R., Brooks D. R. Evolution of the schistosomes (Digenea: Schistosomatoidea): the origin of dioecy and colonization of the venous system. Journal of Parasitology, 1997, vol. 83, pp. 1035–1044.

37. Snyder S. D., Loker E. S. Evolutionary relationships among the Schistosomatidae (Platyhelminthes: Digenea) and an Asian origin for Schistosoma. Journal of Parasitology, 2000, vol. 86, pp. 283–288.

38. Snyder S. D. Phylogeny and paraphyly among tetrapod blood flukes (Digenea: Schistosomatidae and Spirorchiidae). International Journal for Parasitology, 2004, vol. 34, pp. 1385–1392.

39. Sluys R. A Monograph of the marine triclads (Plathelminthis, Serita, Tricladida), (JSBN 90-6191 – 872.3) A. A. Balkema, Rotterdam – Brookfield, 1989, 463 p.

40. Stunkard H. W. Studies an North American blood flukes. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 1923, vol. 48, pp. 165–221.

41. Stone R. H., Frontera–Acevedo K., Saba C. F. et al. Lymphosarcoma associated with *Heterobilharzia americana* infection in a dog. J. Vet. Diagn Invest., 2011, vol. 23, pp. 1065–1070.

42. Yamaguti S. Synopsis of Digenetic Trematodes of Vertebrates Keigaku Publishing Co; Tokyo, Japan, 1971, 1074 p.

Russian Journal of Parasitology, 2017, V.42, Iss.4
Received 10.08.2017
Accepted 14.12.2017

PHYLOGENY AND EVOLUTION OF THE SCHISTOSOMATIDAE (PLATHELMINTHES: TREMATODA)

Azimov D. A., Akramova F. D., Shakarboev E. B.

Institute of Botany and Zoology of the Academy of Sciences of Uzbekistan, 100053, Tashkent, 232 Bagishamol St., e-mail: shakarboev@rambler.ru

Objective of research: The purpose of the study was to study the phylogeny and evolution of trematodes of the order Schistosomatida (Plathelminthes: Trematoda) – endoparasites of animals and humans.

Materials and methods. Samples of adult specimens and 5 larva species were collected and examined: *Schistosoma turkestanicum* Skryabin, 1913, *Bilharziella polonica* (Kowalewsky, 1899), *Trichobilharzia ocellata* (La Valette, 1854), *Dendritobilharzia loossi* Skryabin, 1924 and *Gigantobilharzia acotylea* Odhner, 1910. We were exploring their life cycles under both natural and experimental conditions. Adult forms of trematodes were identified by standard methods. The determination of cercariae produced by aquatic mollusks (Lymnaeidae, Planorbidae, Physidae, Melanoididae) was performed according to the studies. For a comparative analysis of morphological and biological features of the *Tricladida turbellarians*, we used materials from well-known manuals and monographs.

Results and discussion. Based on the original study of morphology, biology, and life cycles of the five species of blood flukes - *Schistosoma turkestanicum, Bilharziella polonica, Trichobilharzia ocellata, Dendritobilharzia loossi, Gigantobilharzia acotylea* and the analysis of literature data on the phylogeny and evolution of the order Schistosomatida, a hypothesis of the origin of dioecy of schistosomatids was proposed. There is controversy about the phylogeny and evolution of representatives of the families Schistosomatidae and Bilharziellidae - parasites of endothermic vertebrates, including humans. The idea according to which dioecious and hermaphroditic state of flukes is primary and associated with morphological organization of free-living progenitors which the appropriated signs are inherited from. The above-mentioned opinion enables to explain the dioecy of trematodes of the order Schistosomatidae, their phylogeny and evolution.

Keywords: hemopoietis, Schistosomatida, Tricladida, biology, phylogeny, evolution.

© 2017 The Authors. Published by All-Russian Scientific Research Institute of Fundamental and Applied Parasitology of Animals and Plants named after K.I. Skryabin. This is an open access article under the Agreement of 02.07.2014 (Russian Science Citation Index (RSCI)http://elibrary.ru/projects/citation/cit_index.asp) and the Agreement of 12.06.2014 (CABI.org / Human Sciences section: http://www.cabi.org/Uploads/CABI/publishing/fulltext-products/cabi-fulltext-material-from-journals-by-subject-area.pdf