

УДК 576.895.122

DOI: 10.31016/1998-8435-2020-14-2-11-28

Морфо-биологические особенности партеногенетических и раздельнополого поколений *Schistosoma turkestanicum* Skrjabin, 1913

Бахром Тураевич Норкобилов¹, Улугбек Абдулакимович Шакарбаев²,
Фируза Джалалиддиновна Акрамова², Джалалиддин Азимович Азимов²,
Мухаммедияр Торемуратов²

¹ Самаркандский институт ветеринарной медицины, Узбекистан, г. Самарканд, ул. Мирзо Улугбека

² Институт Зоологии АН РУз, Узбекистан, 100053, г. Ташкент, ул. Богишамол, 232 б, e-mail: ushakarbaev@mail.ru

Поступила в редакцию: 30.01.2020; принята в печать: 27.04.2020

Аннотация

Цель исследований: изучение морфо-биологических особенностей партеногенетических и раздельнополого поколений трематоды *Schistosoma turkestanicum* – паразита млекопитающих Узбекистана.

Материалы и методы. Собраны и исследованы популяции зрелых трематод от животных и моллюски *Lymnaea auricularia* из разнотипных водоемов Узбекистана. Экспериментально воспроизведены циклы развития трематоды в организме промежуточного и дефинитивного хозяев по общепринятым методам.

Результаты и обсуждение. Выявлены морфо-биологические особенности всех стадий развития *Sch. turkestanicum* в условиях эксперимента. Приведены некоторые новые данные по морфологии паразита, имеющие таксономическое значение, и по распространению *Sch. turkestanicum* в Узбекистане.

Ключевые слова: партениты, *Schistosoma turkestanicum*, шистосомы, моллюски, Узбекистан.

Для цитирования: Норкобилов Б. Т., Шакарбаев У. А., Акрамова Ф. Д., Азимов Д. А., Торемуратов М. Морфо-биологические особенности партеногенетических и раздельнополого поколений *Schistosoma turkestanicum* Skrjabin, 1913 // Российский паразитологический журнал. 2020. Т. 14. № 2. С. 11–28.

<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2020-14-2-11-28>

© Норкобилов Б. Т., Шакарбаев У. А., Акрамова Ф. Д., Азимов Д. А., Торемуратов М., 2020

Morphological and Biological Features of Parthenogenetic and Dioecious Generations *Schistosoma turkestanicum* Skrjabin, 1913

Bahrom T. Norkobilov¹, Ulugbek A. Shakarbaev², Firuza D. Akramova²,
Dzhalaliddin A. Azimov², Muhamediyar Toremuratov²

¹ Samarkand Institute of Veterinary Medicine, Samarkand, Uzbekistan, Mirzo Ulugbek st., 77

² Institute of Zoology, Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan, Tashkent, Uzbekistan, 100053, Bogishamol st., 232 b, e-mail: ushakarbaev@mail.ru

Received on: 30.01.2020; accepted for printing on: 27.04.2020

Abstract

The purpose of the research is to study of the morphological and biological characteristics of parthenogenetic and dioecious generations of the trematode *Schistosoma turkestanicum* – a parasite of mammals of Uzbekistan.

Materials and methods. Populations of mature trematodes from animals and mollusks *Lymnaea auricularia* from different types of water bodies of Uzbekistan were collected and studied. Experimentally reproduced the development of trematodes in the body of the intermediate and definitive hosts according to generally accepted methods.

Results and discussion. The morphological and biological features of all phases of the development of *Sch. turkestanicum* under experimental conditions. Some new data on the morphology of the parasite having taxonomic meanings and the distribution of *Sch. turkestanicum* in Uzbekistan.

Keywords: partenites, *Schistosoma turkestanicum*, schistosomes, mollusks, Uzbekistan.

For citation: Norkobilov B. T., Shakarbaev U. A., Akramova F. D., Azimov D. A., Toremuratov M. Morphological and Biological Features of Parthenogenetic and Dioecious Generations *Schistosoma turkestanicum* Skrjabin, 1913. *Rossiyskiy parazitologicheskii zhurnal = Russian Journal of Parasitology*. 2020; 14 (2): 11–28.

<https://doi.org/10.31016/1998-8435-2020-14-2-11-28>

Введение

Среди паразитарных болезней животных и человека важнейшее социальное и экономическое значение имеют шистосомозы.

Шистосомоз, вызываемый *Schistosoma turkestanicum* Skrjabin, 1913, как нозологическая единица, был отмечен еще в 1936 г. у домашних животных в Ираке [36]. Исследователь расшифровал жизненный цикл трематоды и установил в качестве промежуточного хозяина моллюска *Lymnaea tenera euphratica*. По данным автора, в заболоченных зонах Ирака, в районе рисовых плантаций по обоим берегам реки Тигр, заражение овец, коз, крупного рогатого скота и буйволов этим паразитом достигает 80% и около 15% – лошадей, ослов, мулов и верблюдов.

Публикация работы MacNattie привлекла внимание паразитологов, и подобные находки *Sch. turkestanicum* у различных видов животных стали регистрировать не только в Ираке, но и в других странах Азии и Европы [1, 2]. Несмотря на значительные достижения науки в разработке проблемы шистосомоза животных, это заболевание в большинстве стран имело тенденцию к распространению. Так, например, до недавнего времени, шистосомоз регистрировали только в хозяйствах низовья Амударьи (Республика Каракалпакстан, Хорезмская область Узбекистана и Ташаузская область Туркменистана), а в настоящее время его регистрируют у животных и в хозяйствах среднего течения

Сырдарьи (Ташкентская и Сырдарьинская области) в пределах Узбекистана [2].

Подтверждением широкого распространения шистосомы *Sch. turkestanicum* среди животных в других странах могут служить опубликованные данные ряда авторов [27, 31–38, 40, 46, 47]. Примечательно то, что в 2010 г., по данным последних авторов, *Sch. turkestanicum* зарегистрирован у благородного оленя в Венгрии.

В настоящее время эпизоотическая ситуация по шистосомозу животных в Узбекистане остается достаточно напряженной, что требует постоянного мониторинга и проведения комплекса профилактических мероприятий. Кроме того, установлены медицинские аспекты этой шистосомы в зонах распространения инвазии. Церкарии этой трематоды вызывают у человека церкариозы [3, 5, 6, 20, 21].

В связи с участвовавшими случаями церкариозов людей предпринимаются более интенсивные исследования по данной проблеме в регионах распространения рассматриваемой трематоды [24, 25, 42, 50]. Церкариозы людей, вызываемые церкариями *Sch. turkestanicum*, к настоящему времени зарегистрированы во многих странах Азии и Европы.

До недавнего времени рассматриваемый вид (*Sch. turkestanicum*) перемещался из одного рода в другой в системе Schistosomatidae Stiles et Hassall, 1898 [3, 28, 39, 44]. Такое перемещение было предметом дискуссии. И, только, благодаря работам Aldhoun, Littlewood

[23], основанным на анализе результатов морфо-биологического изучения и секвенирования нуклеотидных последовательностей, *Sch. turkestanicum* – как суверенный вид включен в состав рода *Schistosoma* Weinland, 1858. Мы разделяем это мнение. Важно отметить, что *Sch. turkestanicum* в настоящее время обрел свое естественное место в системе семейства Schistosomatidae.

Целью настоящей работы было обобщение результатов оригинальных исследований авторов, направленные на изучение морфо-биологических особенностей партеногенетических и раздельнополого поколений *Sch. turkestanicum*.

Материалы и методы

Материалом для данной работы послужили результаты возобновленных исследований по изучению морфологии, биологии и экологии трематоды *Sch. turkestanicum* в 2000–2020 гг. Проведены эколого-фаунистические исследования в водных и наземных ценозах бассейна реки Амударья и выполнен большой объем экспериментальных исследований. Исследовано большое число домашних и диких животных по принятым методам [18] Северо-западного региона Узбекистана. Собраны и исследованы моллюски семейств Lymnaeidae, Planorbidae и Physidae из различных типов водоемов известными методами гидробиологии и гельминтологии [9, 10].

Для изучения развития партеногенетических и раздельнополого поколений *Sch. turkestanicum* использовали яйца паразита от естественно зараженных овец и крупного рогатого скота из хозяйств Республики Каракалпакстан.

Вышедшие в лабораторных условиях из яиц мирацидии были использованы для искусственного заражения пресноводных моллюсков. Для получения мирацидиев использовали разработанную нами методику [20]. Метод основан на наличие у мирацидиев положительного фото- и отрицательного геотаксиса. Метод прост и эффективен для сбора мирацидиев (рис. 1).

Для проведения мирацидиоскопии берут 10–15 г фекалий животных в капроновый или марлевый мешочек и помещают в специальную колбу с водой при температуре 30–32 °С. К горлышку колбы припаяна изогнутая стеклянная трубочка диаметром 1 см. Все части колбы, кроме трубочки, покрывают, например, картоном.

Стеклянную трубочку можно освещать и с помощью лампы. Если животные заражены шистосомами, то через 30–40 мин в трубочке можно наблюдать движение мирацидиев. Затем с помощью пипетки из верхней части трубочки берут несколько капель воды и помещают их на часовое стекло, стекло с лункой или в чашку Петри и просматривают под микроскопом.

Для экспериментального заражения мирацидиями *Sch. turkestanicum* использовали моллюсков, выращенных в лабораторных условиях и собранных в водоемах, не посещаемых животными. Заражение моллюсков проводили индивидуально. При этом в чашки Петри помещали одного моллюска и 1–2 активных одновозрастных мирацидий (использовали мирацидиев в течение 1–2 ч после выхода из яиц). Через сутки моллюсков пересаживали в небольшие аквариумы по 25–30 экз. Зараженных моллюсков содержали при температуре 28–30 °С. Затем моллюсков регулярно вскрывали для обнаружения партенит исследуемой шистосомы.

Кормление моллюсков, содержащихся в аквариумах с определенным температурным режимом, проводили листьями винограда и тутовника.

Морфологические и биологические особенности партеногенетических поколений изучали при вскрытии живых подопытных моллюсков по общеизвестной методике [9].

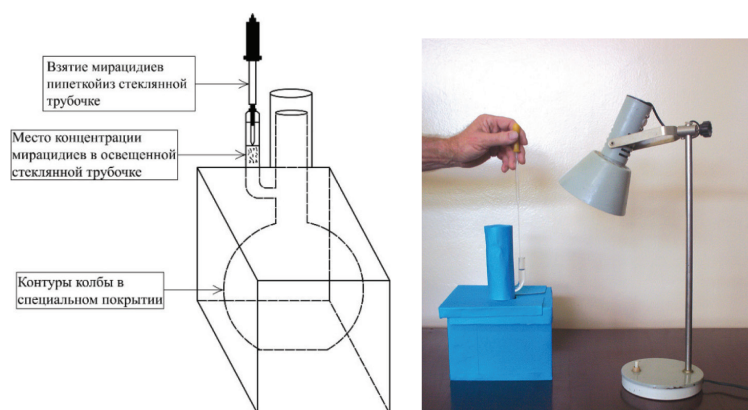


Рис. 1. Специальная колба с покрытием

При изучении морфологии мирацидиев и церкарий использовали витальные краски по методике Гинецинской [9]. При рассмотрении формулы экскреторной системы использованы разработки Галактионова и Добровольского [8]. Для выявления сенсилл церкарий *Sch. turkestanicum* использовали метод импрегнации 1%-ным раствором азотнокислого серебра [49]. На стекло с лункой помещали в воду 25–30 церкарий, выделенных из моллюска. Затем воду отсасывали тонкой пипеткой, добавляли 2–3 капли азотнокислого серебра и лунку с церкариями в реактиве накрывали черной бумагой. Продолжительность экспозиции составила 3–5 мин. Затем раствор серебра отсасывали пипеткой и церкарии тщательно промывали. Эту процедуру повторяли до 10 раз дистиллированной водой, после чего церкарий переносили на яркий дневной свет на 5–10 мин и далее на предметное стекло в каплю просветлителя, состоящего из молочной кислоты и глицерина в равных частях, накрывали покровным стеклом.

Для экспериментального заражения животных (овец, крупного рогатого скота, кроликов) использовали церкарии, собранные в течение 3–5 ч после их выхода из промежуточ-

ного хозяина. В опытах использовали ягнят, телят, кроликов. Каждого животного заражали церкариями (погружали одну из ушей в сосуд с водой, содержащей церкарий, с экспозицией 10–30 мин при температуре 28–30 °С). Вскрывая животных через 5, 10, 15, 20, 30 сут после заражения, изучали миграцию молодых марит (шистосомул) *Sch. turkestanicum*. Исследование проводили с помощью микроскопа с фазово-контрастным устройством, инвентированного СК2-TR (Olympus, Japan), микроскопа LOMO, охлаждающих центрифуг TR7 (Dupont, USA), бинокюляра ML-2200 (Olympus, Japan). Рисунки выполнены с использованием рисовального аппарата РА 4.

Объем материала полевых и экспериментальных исследований иллюстрирует таблица 1.

Результаты и обсуждение

Яйцо. Как показали результаты исследования, зрелые популяции самок *Sch. turkestanicum* для откладки яиц пробирются в мельчайшие вены брыжейки в непосредственной близости к стенке кишечника и здесь откладывают в просвет капилляров еще не вполне зрелые яйца. Только что отложенные яйца имеют удлинено-овальную форму и по одному шипику на полюсах. Один из них имеет вид слегка загнутого отростка, а другой – искривленного придатка с перетяжкой на границе с телом самого яйца. По выходе из матки яйцо содержит оплодотворенную яйцеклетку. Она окружена желточными клетками. По форме и орнаментам яйца *Sch. turkestanicum* уникальны, нет аналогов среди видов рода *Schistosoma*. Дальнейшее развитие и формирование мирацидия в яйце происходит в организме окончательного хозяина. При исследовании соскобов слизистого слоя тонкого кишечника обнаруживают многочисленные яйца на разных стадиях эмбрионального развития (рис. 2).

В процессе своего развития яйца шистосомы претерпевают морфологические изменения. Начинается оно с последовательного деления зародышевой клетки на две, четыре, восемь, шестнадцать. Далее зародыш проходит стадии морулы, бластулы и, наконец, превращается в мирацидия. В период развития зародыша желточные клетки, служащие питательным материалом для будущего мирацидия, начинают постепенно убывать и при полном формировании мирацидия они исчезают совершенно.

Таблица 1

Видовой состав и число исследованных животных (природные и экспериментальные)

Вид	Исследовано экземпляров
Природные	
Овца (<i>Ovis aries</i>)	2175
Коза (<i>Capra hircus</i>)	104
Крупный рогатый скот (<i>Bos taurus</i>)	2452
Верблюд (<i>Camelus bactrianus</i>)	26
Кабан (<i>Sus scrofa nigripes</i>)	16
Сайгак (<i>Saiga tatarica</i>)	11
Джейран (<i>Gazella subgutturoza</i>)	13
Бухарский олень (<i>Cervus elaphus</i>)	11
<i>Lymnaea auricularia</i>	3525
<i>L. stagnalis</i>	1746
<i>Planorbis planorbis</i>	1060
<i>Anisus spirorbis</i>	718
<i>Physa acuta</i>	1520
Экспериментальные	
<i>Lymnaea auricularia</i>	310
Крупный рогатый скот (молодняк)	5
Овцы	11
Кролики	25



Рис. 2. Яйца, извлеченные из подслизистого слоя кишечника крупного рогатого скота, на разных стадиях эмбрионального развития (оригинал)

В процессе эмбриогенеза яйца этой шистосомы претерпевают значительные изменения, как морфологические, так и метрические. Если свежее отложенное яйцо имело 0,074–0,082 мм в длину, то к моменту выхода из организма хозяина оно имеет 0,13–0,14 мм в длину. По мере прохождения по сосудам и к тканям хозяина яйца шистосомы созревают и они выходят с фекалиями животного зрелыми, содержа полностью сформированного мирацидия. Это – одно из биологических приспособлений шистосомы и всех представителей семейства Schistosomatidae на ранней стадии онтогенеза.

Эмбриогенез данного типа, на наш взгляд, является прогрессивным и указывает на предельное приспособление шистосом к паразитированию в замкнутых системах – венозных сосудах своих хозяев.

Выделенные из фекалий животных яйца *Sch. turkestanicum* имеют удлинённо-овальную форму и по одному шипику на каждом полюсе. Один из них обычно заострен, а другой тупой. Яйца имеют серовато-пепельную окраску. Размеры зрелых яиц – 0,13–0,14 × 0,042–0,064 мм.

Мирацидий в яйце и его вылупление. Нами установлено, что мирацидий имеется почти во всех яйцах *Sch. turkestanicum*, обнаруживаемых в фекалиях хозяев. Когда яйцо, содержащее вполне развитого мирацидия, соприкасается с водой уже можно наблюдать движение ресничек и самого мирацидия. При этом активность мирацидиев в яйце возрастает (рис. 3).

Хоботком мирацидий плотно контактирует с внутренней поверхностью оболочки яйца. При этом он совершает маятникообразные движения, которые в дальнейшем становятся

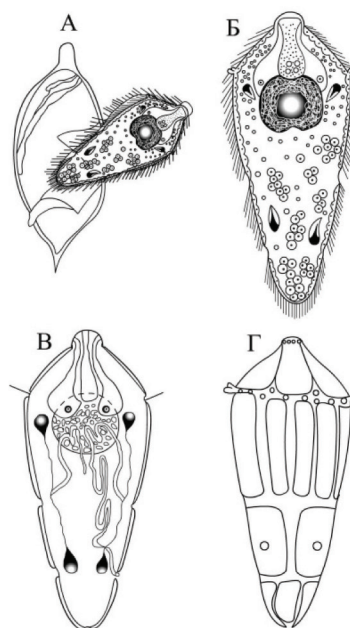


Рис. 3. *Schistosoma turkestanicum* Skrjabin, 1913: А – процесс вылупления мирацидия; Б, В – детали органов; Г – расположение эпителиальных пластин и сенсилл (по Азимову, 1975)

более энергичными. Затем мирацидий начинает быстро вращаться вокруг продольной оси яйца, после чего вращение становится еще более энергичным, но уже вокруг поперечной оси яйца. Разрыв яйца всегда происходит в боковой стенке; он никогда не наблюдается у места расположения шипа. В механизме вылупления мирацидия из яйца большую роль играет движение самого мирацидия и, по-видимому, повышение давления внутри яйца. В процессе вылупления мирацидия важную роль играют факторы внешней среды. Оптимальной температурой для вылупления мирацидия из яйца шистосом является 25–28 °С при рН 6–7 и, безусловно, наличие света. Процесс вылупления мирацидия из яйца длится 30–60 с.

Форма, соотношение длины и ширины тела живого мирацидия могут изменяться в зависимости от его движения. Однако в состоянии покоя и на фиксированных препаратах мирацидии имеют удлинённую форму, тупо заканчивающуюся хвостовым концом. Хвостовой конец уже переднего.

Мирацидий – первая личиночная стадия в сложном жизненном цикле шистосом. Его биологическая роль сводится к осуществлению заражения промежуточного хозяина.

Тело мирацидия, кроме хоботка, покрыто ресничками, которые размещены на эпители-

альных пластинках. Кишечник состоит из короткого и сравнительно толстого ствола. По бокам кишечного ствола расположены железы проникновения (две). Они длиннее, чем кишечник, и их задние окончания граничат с нервным узлом. Нервная система состоит из сравнительно толстой массы. Форма ее шарообразная, занимает она как бы центральное положение в теле мирацидия. От нее отходят нервные стволы, состоящие из нервных волокон.

Экскреторная система состоит из двух пар пламеневидных клеток и их протоков. Одна пара из них располагается в передней части тела, а другая – в задней. Пламеневидные клетки соединены между собой при помощи капиллярных трубок.

Зародышевые клетки расположены позади нервных клеток и занимают большое пространство внутри тела мирацидия. В большинстве случаев они находятся в задней части тела, где располагаются группами. Они довольно крупные, сферические, с хорошо заметным ядром.

Строение мирацидия *Sch. turkestanicum* соответствует плану организации других мирацидиев сем. Schistosomatidae. Это подчеркивает единообразие в строении мирацидиев одной филогенетической группы раздельнополых трематод.

При изучении морфологии покровов мирацидиев паразита мы выявили различное число эпидермальных пластинок у отдельных особей личинок – 20–22. Однако, эпидермальные пластинки в количестве 21 обнаруживают у единичных особей мирацидиев. Для развитых мирацидиев *Sch. turkestanicum* характернее наличие 22 пластинок – 6 : 9 : 4 : 3.

Мирацидий, только что вылупившийся из яйца, чрезвычайно энергично движется по прямой линии. При этом делает резкие повороты во время смены направления, то уходя в глубокие слои воды, то подплывая к поверхности. Нами отмечено, что эти мирацидии до момента их естественной гибели не прекращают своего движения. Они находятся в постоянном поиске своего промежуточного хозяина.

В жизнедеятельности мирацидиев очень большую роль играют таксисы. В результате взаимодействия разных таксисов мирацидии попадают в тот участок водоема, в котором обычно обитают моллюски, играющие роль промежуточного хозяина для данного вида трематод [11].

Нами установлено, что мирацидии *Sch. turkestanicum* имеют положительный фото- и отрицательный геотаксис. Эти данные согласуются с литературными материалами [12]. Мирацидии очень активны при рассеянном свете и концентрируются в поверхностных слоях воды. Следовательно, таксисы мирацидиев следует рассматривать как выработанные в процессе эволюции адаптации, обеспечивающие контакт личинок с промежуточными хозяевами.

Т. А. Гинецинская [11] отмечает, что геотаксис мирацидиев чаще оказывается отрицательным, причем знак таксиса обычно находится в непосредственной связи с биологией того вида моллюска, который служит промежуточным хозяином данного вида мирацидий. Взаимодействие фото- и геотаксиса – главное условие, определяющее попадание мирацидия в ту или иную зону водоема. Биологический смысл сочетания таксисов мирацидиев автор связывает с экологией промежуточных хозяев – моллюсков, что и, по нашему мнению, является оправданным. Так, моллюск *Lymnaea auricularia* – промежуточный хозяин *Sch. turkestanicum* – обитает в чистых и заросших, хорошо прогреваемых водоемах с илистым грунтом [10]. Кроме того, эти моллюски встречаются в небольших болотах, в неглубоких пастбищных арыках, лужах и пойменных, степных озерах [3]. Активность проявляют в теплые солнечные дни и находятся на поверхности водоема.

В связи с положительным фото- и отрицательным геотаксисом, мирацидии этой шистосомы устремляются к освещенной поверхности водоема, где и осуществляется контакт с промежуточным хозяином – ушковым моллюском.

При встрече с моллюсками мирацидии начинают их преследовать, то подплывая вплотную к ним, то удаляясь. У моллюсков, не относящихся к числу промежуточных хозяев (сем. Planorbidae, Physidae), мирацидии обычно не задерживались, тогда как при встрече с *L. auricularia* они активно устремлялись к моллюскам и энергично атаковали их, пытаясь проникнуть в различные участки тела. При таких атаках мирацидии соприкасаются с телом моллюска и как бы прилипают. В дальнейшем, по данным наших наблюдений, мирацидии внедряются в промежуточного хозяина сквозь мантию в течение 20–30 мин. По нашим наблюдениям, жизнь мирацидий может продолжаться до 24 ч при 28–30 °С.

Развитие партенит и церкарий в промежуточном хозяине. В условиях Узбекистана нами была зарегистрирована спонтанная зараженность партенитами и церкариями *Sch. turkestanicum* только у широко распространенного моллюска – *L. auricularia* (табл. 2, 3).

цисты. Размеры материнской спороцисты 0,252–0,609 мм длины и 0,035–0,231 мм ширины. Зародышевые клетки сферической формы с ядром. Иногда встречаются зародышевые клетки продолговато-овальные, которые лежат в полости материнской спороцисты. Дочерние спороцисты формируются из зародышевых клеток материнской спороцисты. Они становятся подвижными на 8–9-е сутки после внедрения в моллюска, разрывают оболочку материнской спороцисты и свободно двигаются в органах хозяина, главным образом, в печени. Дочерняя спороциста, в свою очередь, также представляет собой удлинённый мешок, содержащий множество зародышевых клеток. Размеры дочерних спороцист колеблются. Обнаруженные дочерние спороцисты на 12–15-е сутки после заражения моллюсков 0,096–0,483 мм длины и 0,021–0,053 мм ширины. Затем дочерняя спороциста удлиняется и дает начало многочисленным зародышам церкарий. Через

Таблица 2

Инвазированность моллюсков личинками *Sch. turkestanicum* в Узбекистане (2000–2020 гг.)

Водоем	Вид моллюсков	Исследовано моллюсков, экз.	Инвазировано моллюсков, экз.
Низовья реки Амударьи	<i>Lymnaea stagnalis</i>	1746	0
	<i>Lymnaea auricularia</i>	3525	22,2
	<i>Planorbis planorbis</i>	1060	0
	<i>Anisus spirorbis</i>	718	0
	<i>Physa acuta</i>	1520	0

Таблица 3

Колебания инвазированности моллюсков *L. auricularia* личинками *Sch. turkestanicum* в природных условиях Узбекистана

Водоем	Год исследования	Исследовано моллюсков, экз.	Экстенсивность инвазии, %
Низовья реки Амударьи	2000–2004	805	0,3–15,0
	2005–2009	800	0,5–12,0
	2010–2014	785	1,0–25,0
	2015–2019	1135	3,0–45,0

Результаты опытов по заражению моллюсков *L. auricularia* мирацидиями *Sch. turkestanicum* приведены в таблице 4.

20 сут уже отмечают формирование церкарий. Сформировавшиеся церкарии на 22–25-е сутки покидают дочернюю спороцисту через концевое родильное отверстие (рис. 4).

Таблица 4

Результаты опытов по заражению моллюсков *L. auricularia* мирацидиями *Sch. turkestanicum*

Возраст моллюсков и их число	Дано мирацидий, экз.	Эмиссия церкарий, сутки от начала заражения	Экстенсивность заражения, %
10–20-суточные моллюски, 160 экз.	1–2	25	100
15–25-суточные моллюски, 160 экз.	1–2	22	100
35–45-суточные моллюски, 160 экз.	1–2	24	100

Мирацидии, внедрившись в тело хозяина, претерпевают регрессивный метаморфоз и превращаются в материнскую спороцисту.

Материнские спороцисты достигают своего развития на 7–8-е сутки; к этому времени в их полости образуются подвижные споро-

цисты. Вышедшие из организма моллюсков церкарии имеют характерный разветвленный на конце хвост. Они относятся к афарингеальным брeвифуркоцеркариям без глазков. Tegument церкарий вооружен многочисленными хорошо заметными шипиками.

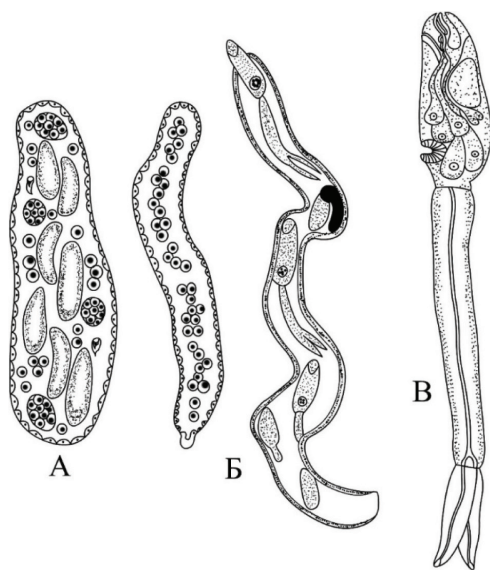
Церкарий имеет тело овальной формы 0,160–0,189 мм длины и 0,048–0,064 мм ширины.

Хвостовой стержень цилиндрический, слегка сужается к концу. Длина хвоста 0,193–0,231 мм при ширине 0,024 мм. Хвостовые фурки 0,080–0,096 мм длины (рис. 4, табл. 5).

Передний орган сильно мускулистый, грушевидный или овальный, 0,058–0,063 мм дли-

Размеры церкарий *Sch. turkestanicum* (мм), n = 20

Признак	Погибшие естественной смертью			Окрашенные уксуснокислым кармином		
	Lim	M±m	Cv	Lim	M±m	Cv
Тело: длина ширина	0,160–0,189 0,048–0,064	0,175±0,034 0,055±0,023	0,043 0,093	0,120–0,146 0,043–0,060	0,132±0,039 0,051±0,026	0,066 0,113
Передний орган	0,058–0,063	0,060±0,007	0,093	0,049–0,056	0,052±0,008	0,035
Брюшная присоска	0,050–0,059	0,055±0,012	0,049	0,042–0,051	0,046±0,013	0,061
Хвост: длина ширина	0,193–0,231 0,024–0,028	0,213±0,062 0,0263±0,006	0,065 0,052	0,101–0,196 0,021–0,024	0,152±0,014 0,22±0,005	0,20 0,051
Хвостовые фурки: длина	0,080–0,096	0,087±0,022	0,056	0,066–0,080	0,074±0,031	0,095

Рис. 4. *Schistosoma turkestanicum* Skrjabin, 1913:

А – материнская спороциста; Б – дочерние спороцисты; В – церкария (по Азимову, 1975)

ны и 0,050–0,054 мм ширины. Он занимает место непосредственно в передней части тела. Железы проникновения представлены пятью парами клеток. Их протоки направлены вперед по направлению переднего органа. Протоки очень длинные. Эти железы заполняют почти всю внутреннюю поверхность церкария. Брюшная присоска хорошо развита и расположена в задней части тела, имеет размеры 0,050–0,059 мм.

Пищеварительная система. Ротовое отверстие расположено вентрально. Оно ведет к пищеводу, который соединен с кишечником. Пищеварительная система представлена тонкостенной трубкой с расширенной частью на конце. Конфигурация кишечной трубки меняется в зависимости от положения тела.

Нервная система состоит из нервных клеток, образующих скопления, соединенные тонкими волокнами. Нервный узел находится в средней части тела.

Экскреторная система состоит из пяти пар мерцательных клеток (цитроцитов) и соединяющих их трубок. Экскреторный канал открывается на конце хвостового разветвления. Расположение цитроцитов выражается формулой $2[(2)+(2)+(1)]=10$.

Система половых органов обычно не дифференцирована. Они состоят из скопления сферических клеток, расположенных позади брюшной присоски.

Сенсорный аппарат церкарий. Сенсиллы – чувствительные окончания нервной системы личинок трематод; давно привлекают внимание паразитологов.

К настоящему времени сенсиллы выявлены у церкарий самых различных групп трематод, в том числе и у Schistosomatidae [26, 29, 45, 48, 49]. У некоторых представителей родов *Schistosoma*, *Schistosomatium*, *Ornithobilharzia* изучены хетотаксии церкарий (топографии и числа сенсилл на теле) с использованием различных методик. После введения в лабораторную практику гельминтологических исследований методов окраски сенсилл и особенно различных модификаций метода их импрегнации раствором азотнокислого серебра [8, 49], начался новый этап в изучении сенсорного аппарата церкарий. Появились специальные работы по изучению хетотаксии церкарий у некоторых видов церкарий семейства Schistosomatidae [26, 41, 49]. Авторами отмечено, что отдельные виды исследованных церкарий характеризуются определенной структурой и топографией сенсилл, имею-

щие диагностические значения. Сведения об органах чувств церкарий *Sch. turkestanicum* практически отсутствуют. Поэтому, мы проводили изучение хетотаксии церкарий *Sch. turkestanicum*, продуцируемых моллюсками *L. auricularia* из водоемов низовьев р. Амударьи.

Проведенное исследование сенсорного аппарата церкарий *Sch. turkestanicum* показало, что сенсиллы, расположенные на теле церкарий, характеризуются большим постоянством как в числе, так и в топографии. Сенсиллы обнаружены как на теле, так и на хвосте и располагаются симметрично, хотя и подвержены незначительным индивидуальным вариациям. Общее число сенсилл около 90. Основная масса их сосредоточена на теле и хвостовом стволе. Общая схема расположения сенсилл приведена на рис. 5.

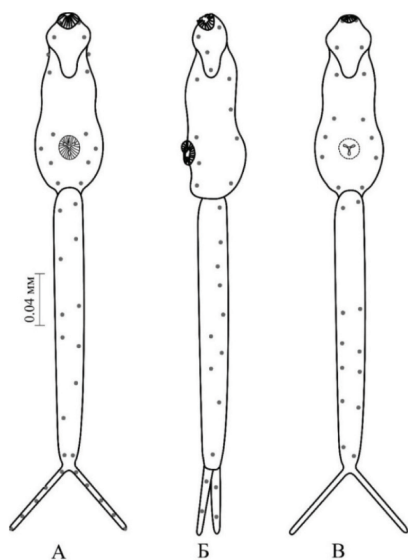


Рис. 5. *Schistosoma turkestanicum* Skrjabin, 1913: сенсорный аппарат церкарий (оригинал)

Вентральный комплекс состоит из 38 сенсилл, дорсальный – из 26 и латеральный – из 22. Общее число сенсилл – 86. У отдельных церкарий число сенсилл доходило до 90-94.

Расположение сенсилл на отдельных частях церкарий *Sch. turkestanicum* оказалось довольно стабильным. Так, на теле выявлено 42 сенсилл, на хвостовом стволе – 34 и на фурках – 10. Большую часть симметрично расположенных сенсилл отмечают на теле и хвостовом стволе.

Проведенное исследование показало, что сенсорный аппарат церкарий *Sch. turkestanicum*, состоящий из нескольких ком-

плексов, характеризуется достаточной стабильностью числа и порядка расположения сенсилл, что является дополнительным признаком для дифференциации видов рода *Schistosoma*, что согласуется с мнениями ряда авторов [26, 41, 49].

Полученные результаты о структуре сенсорного аппарата церкарий *Sch. turkestanicum* также подтверждают известные данные литературы по хетотаксии других видов шистосом [41, 43, 48, 49] о возможности использования их для видовой диагностики церкарий представителей трематод семейства Schistosomatidae.

Продолжительность жизни церкарий зависит от многих факторов и количества гликогена, заключенного в их тканях [9]. Значительное место в жизни церкарий занимает степень их активности, которая зависит от температуры и характера освещенности. В наших опытах (в каждом не менее 100 церкарий) при 10–18 °С церкарии сохраняли жизнеспособность до 72 ч, при 25–28 °С – до 48, при 28–30 °С – 37 ч.

Поведение церкарий шистосоматид характеризуется большой сложностью и, в конечном счете, направлено на эффективный поиск специфического окончательного хозяина, прикрепление к поверхности его тела, внедрение в кожные покровы и попадание в кровеносную систему [7, 13].

Церкарии, вышедшие из моллюска в воду, как правило, очень активны. Движение личинок настолько быстро, что об их характере трудно судить на основании непосредственных наблюдений. Движения осуществляются исключительно за счет активных сокращений мускулатуры хвостового стволика. Волны сокращений исходят либо «сзади к переду» (тогда церкария движется вперед хвостом), либо «спереди назад». Фурки хвоста играют при движении роль руля. Собственно тело церкарии все время вытянуто и не меняет своего положения, т. е. фактически не принимает никакого участия в плавательном движении [7].

Эксперименты по опознаванию кожи животных церкариями *Sch. turkestanicum* и определению поведения прикрепления и продолжительности контакта церкарии с липофильным, гидрофильным экстрактами и их смесями показали, что когда церкарии имели контакт с кожей животных, они прикреплялись к ней с реакцией, аналогичной для шистосом и остава-

лись на этом субстрате (длительный контакт). Химические раздражители для прикрепления и длительного контакта содержались в липофильном и гидрофильном экстрактах кожи крупного рогатого скота.

В эксперименте церкарии *Sch. turkestanicum* пытались быстро проникнуть в кожу животных. Химические раздражители для проникновения содержались в липидах кожной поверхности, а гидрофильные экстракты кожной поверхности оставались без эффекта [3].

Вероятно, церкарии *Sch. turkestanicum* свободно распространяются в воде, как и многие другие виды шистосом. Они прикрепляются к коже и остаются на ней, реагируя на липофильные и гидрофильные соединения кожи, а также на тепло, являющееся сигналом хозяина. Имеют ли они определенную ориентацию во время передвижения по поверхности хозяина или нет, неизвестно. Но проникновение стимулируется исключительно свободными жирными кислотами. Оpozнание хозяина у этой трематоды отличается от других видов шистосоматид тем, что они реагируют, по крайней мере, на два различных сигнала хозяина, когда они прикрепляются и остаются на нем.

У церкарий шистосом, очевидно, выработались приспособления не только к отысканию животных – хозяев, но и к проникновению в него через неповрежденные покровы. Главную роль при этом играет физиологическая адаптация церкарий, закрепившаяся в ходе эволюции системы «паразит-хозяин». Об этом свидетельствуют результаты экспериментов по биохимическим аспектам адаптации некоторых трематод к условиям среды обитания [3, 14–16, 19, 22].

Динамика инвазированности моллюсков церкариями шистосом находится в прямой зависимости от факторов внешней среды, прежде всего температуры. Впервые появление зрелых церкарий в моллюсках мы наблюдали в июне (0,3–0,4%), максимум в июле (0,5–45,0%). Наиболее крупные очаги инвазии отмечены в прибрежных зонах водоемов Чимбайского, Кегейлийского, Бозатауского, Кунградского, Муйнакского, Ходжейлийского, Канлыккульского, Амударьинского, Турткульского районов.

Наблюдение в природных биотопах системы Дауткульских озер показало, что число церкарий, вышедших из одного прудовика за

сутки, доходило до 8000. Из них выход 4235 личинок отмечен утром между 8 и 12 ч; между 13 и 16 ч – 2990 экз. Ночью выход церкарий прекращается (рис. 6, 7).

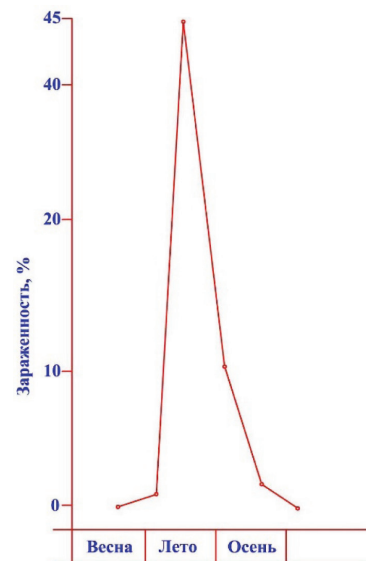


Рис. 6. Сезонная динамика зараженности моллюсков *L. auricularia* личинками *Sch. turkestanicum* в Каракалпакстане (оригинал)

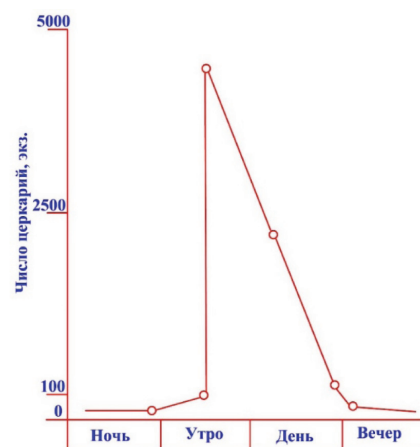


Рис. 7. Суточный ритм выхода церкарий *Sch. turkestanicum* из моллюска *L. auricularia* при температуре 25–30°C (оригинал)

Таким образом, ушкovidные моллюски в условиях Северо-западного региона Узбекистана в зоне, неблагоприятной по шистосомозу, формируют устойчивые популяции. Они, выделяя огромное число церкарий, обеспечивают высокую концентрацию инвазионных элементов в прибрежных частях водоема, что способствует интенсивному заражению definitivoных хозяев шистосомами. Кроме того, зараженные моллюски, проникая из одного водоема в другой, выполняют расселитель-

Таблица 6

Сравнительная эффективность заражения разных видов животных церкариями *Sch. turkestanicum*

Вид животных	Число животных в опыте	Число введенных церкарий	Число вскрытых животных	Экстенсивность заражения, %	Среднее число развившихся шистосом в венах	
					мезентериальных	печеночных
Кролик	25	300	15	93.3	90	30
Овца	11	500	8	100	210	88
Крупный рогатый скот	5	1000	3	100	502	160

ную функцию. Тем самым они способствуют широкому распространению инвазии среди восприимчивых животных и церкариозов у человека.

Развитие раздельнополого поколения *Sch. turkestanicum* в дефинитивном хозяине. Результаты опытов по заражению крупного рогатого скота, овец и кроликов церкариями *Sch. turkestanicum* показали, что животные заражаются активным проникновением церкарий через покровы и частично, перорально (табл. 6), что соответствует известным данным [3, 7].

Процесс внедрения церкарий шистосомы в организм дефинитивного хозяина происходит в течение короткого времени. Достаточно 5–10-минутного контакта личинок с телом хозяина для их внедрения. Результаты наших исследований в основном согласуются с данными других исследователей [11] с той разницей, что внедрение церкарий в наших опытах было более быстрым. Внедрившиеся в организм хозяина церкарии превращаются в шистосомулы (рис. 8), которые претерпевают значительные качественные изменения и через 32–35 сут после заражения как в сосудах брыжейки, так и в печени трематоды достигают половой зрелости (рис. 9, 10).

Зрелые популяции *Sch. turkestanicum* представлены самцами и самками. Как показали опыты, при перкутанном заражении животных соответствующими дозами церкарий приживаемость шистосом составила у кроликов 40,0 %, овец – 58,0 и крупного рогатого скота – 66,0 % (табл. 6). Зрелые шистосомы обнаруживают, главным образом, в венах брыжейки и намного меньше в сосудах печени, зрелые яйца паразита – в фекалиях животных через 45–50 сут после заражения, т. е. через 10–15 сут после достижения половой зрелости шистосом.

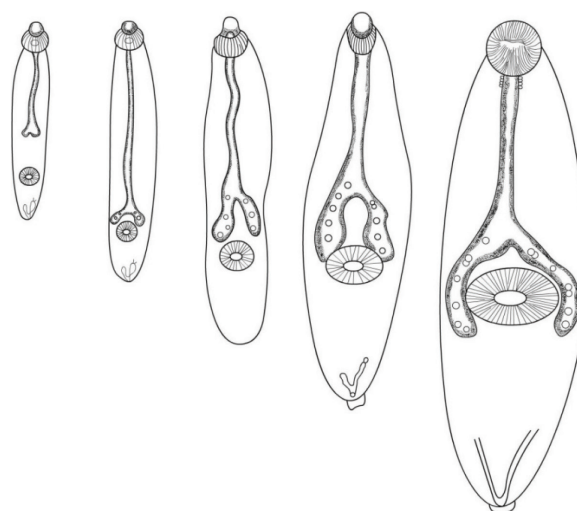


Рис. 8. Развитие *Sch. turkestanicum* Skrjabin, 1913 в организме дефинитивного хозяина: шистосомулы (по Азимову, 1975)

Самец и самка. Общая морфология и размеры шистосом (по экземплярам в возрасте 45 сут от крупного рогатого скота, зафиксированных 70%-ным спиртом после естественной смерти в воде, окрашенные квасцовым кармином).

Самец. Тело молочно-белого цвета 8,6–15,0 мм длины и 0,50–0,80 мм ширины. Ротовая присоска почти круглая 0,30–0,36 мм в диаметре, брюшная – слегка продолговатая, располагающаяся на 0,512–0,559 мм от ротовой, 0,36–0,40 мм в диаметре. Пищевод состоит из двух вздутый; перед брюшной присоской он подразделяется на два кишечных ствола, соединяющихся в непарный ствол на расстоянии 2,10–2,58 мм от хвостового конца.

Семенники продолговато-овальной формы, расположены в два ряда между кишечными стволами на протяжении 3,16–3,35 мм. Число семенников в большинстве случаев 48–50, у некоторых особей – более 60. Гинекофорный канал хорошо развит. Кутикула без шипов и бугорков.

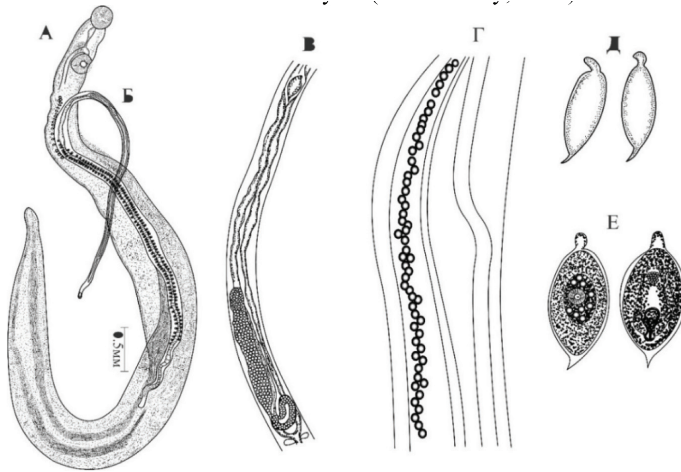


Рис. 9. *Sch. turkestanicum* Skrjabin, 1913:

А – общий вид самца; Б – общий вид самки; В – участок тела самки с маткой и яичником; Г – участок тела самца с семенниками; Д – яйца, извлеченные из матки; Е – стадии развития яиц (по Азимову, 1975)

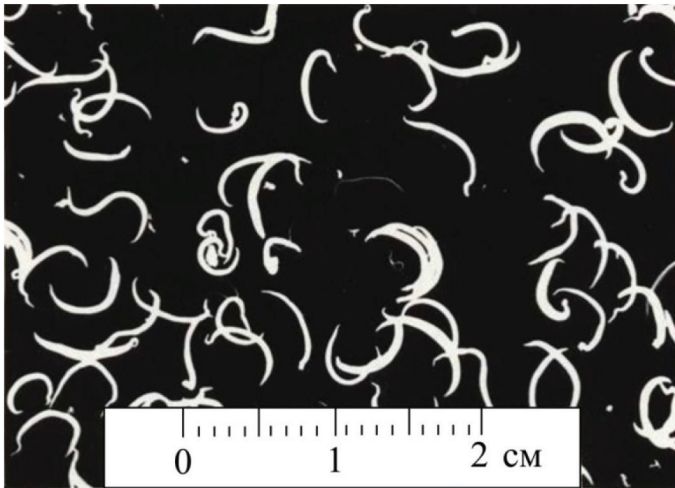


Рис. 10. Половозрелые трематоды *Sch. turkestanicum* Skrjabin, 1913, выделенные из сосудов брыжейки крупного рогатого скота (оригинал)

Самка. Имеет длину 6,5–8,5 мм и ширину 0,093–0,139 мм (всегда меньше самцов). Присоски рудиментарные. Диаметр ротовой присоски 0,036–0,048 мм. Брюшная присоска лежит на расстоянии 0,206–0,216 мм от ротовой, 0,028–0,038 мм длины и 0,0186 мм ширины. Пищевод простой, у переднего края брюшной присоски подразделяется на два кишечных ствола, которые соединяются в непарный ствол перед желточниками. Яичник в виде спиралевидноокругленной трубки, располагается осью по длине тела; размеры 0,380 × 0,046 и 0,420 × 0,046 мм. Желточники округлой формы, лежат по сторонам от непарного кишечного ствола. В матке одно яйцо удлинен-

но-овальной формы, имеет по одному шипику на каждом из полюсов. Длина яйца 0,078–0,084 мм, ширина 0,024–0,027 мм. Длина заостренного шипика 0,008–0,009 мм.

Одним из важных биологических особенностей зрелых популяций этой шистосомы является продолжительность жизни паразита в организме дефинитивного хозяина.

Нашими наблюдениями установлено, что *Sch. turkestanicum* могут оставаться жизнеспособными в организме дефинитивных хозяев длительный период. Так, срок жизни шистосомы в организме крупного рогатого скота более 10 лет, овец – 8 лет, кроликов – 3,5 года. Практически, шистосомы могут паразитировать до гибели хозяина. Эти особенности зрелых популяций шистосом, вероятно, находятся в зависимости от формы взаимоотношений в системе «паразит-хозяин», которая возникла в ходе эволюции в результате их длительной взаимной адаптации [4].

Sch. turkestanicum обладает чрезвычайно широкой гостальной специфичностью к своим дефинитивным хозяевам. Зрелые шистосомы отмечены у широкого круга дефинитивных хозяев. Только в условиях Узбекистана шистосомы зарегистрированы у 14 видов млекопитающих, принадлежащих семействам Leporidae, Muridae, Felidae, Suidae, Cervidae, Bovidae, Camelidae и Equidae [1, 2, 11, 37]. Круг

дефинитивных хозяев *Sch. turkestanicum* расширяется до 20 и более видов – домашних и диких млекопитающих. У большинства видов исследованных нами животных степень зараженности шистосомами довольно высокая. Об этом свидетельствуют результаты возобновленных исследований авторов настоящей работы (табл. 7).

Зараженность домашних и диких млекопитающих зрелыми шистосомами (*Sch. turkestanicum*) в природных условиях Узбекистана рассмотрена ранее (Азимов, 1986). В настоящей статье мы приводим результаты возобновленных исследований (2000–2020 гг.) о распространении *Sch. turkestanicum* у домашних животных и дополни-

Таблица 7

Инвазированность отдельных видов животных зрелыми шистосомами в Узбекистане

Вид	Исследовано, гол.	Заражено, %	
		лимит	M±m
Крупный рогатый скот	2452	26,2-85,3	56,4±6,8
Овца	2175	20,0-46,0	34,1±2,9
Коза	104	10,5-20,5	15,4±1,1
Верблюд	26	5,2-15,2	10,1±1,1
Лошадь	102	8,5-34,5	22,2±3,0
Заяц	36	5,5	
Бухарский олень	11	9,0	
Сайгак	11	9,0	
Джейран	13	7,6	

тельных данных о регистрации этого вида шистосом у зайца, сайгака, джейрана и бухарского оленя (табл. 7).

Материалы таблицы свидетельствуют о широком распространении этой трематоды у исследуемых животных, главным образом, у сельскохозяйственных животных, инвазированность которых довольно высокая.

Таким образом, нами рассмотрены онтогенезы *Sch. turkestanicum* на всех стадиях развития с акцентом на их морфо-биологические особенности. Выявленные особенности партеногенетических и раздельнополого поколений *Sch. turkestanicum* рассмотрены ранее [3, 17, 25, 27, 31, 32, 36–38, 42]. Авторами приведены данные о жизненном цикле *Sch. turkestanicum* в соответствующих частях ареала этой шистосомы, где в качестве промежуточного хозяина зарегистрированы виды моллюсков рода *Lymnaea* (=Radix), главным образом, популяции *L. auricularia*.

В целом, результаты наших исследований подтверждают известные данные литературы о жизненном цикле *Sch. turkestanicum*. Материалы наших исследований в определенной степени дополняют существующие данные литературы по морфологии, биологии партеногенетических и раздельнополого поколений *Sch. turkestanicum*.

Можно считать, что комплекс отмеченных морфологических признаков самцов, самок и церкарий служат надежной основой для видовой диагностики исследуемого вида шистосом.

Заключение

Наши многолетние исследования показали, что зрелые популяции *Sch. turkestanicum*

широко распространены среди животных Узбекистана. Круг дефинитивных хозяев включает 14 видов домашних и диких млекопитающих.

Партеногенетические поколения паразита отмечены у популяции *L. auricularia*, зараженность которых в разнотипных водоемах низовьев Амударьи весьма высока.

Полученные результаты по экспериментальному воспроизведению жизненного цикла *Sch. turkestanicum* в Узбекистане подтверждают предшествующие данные литературы о роли моллюсков в циркуляции инвазии. Уточнены некоторые морфо-биологические особен-

сти партеногенетических и раздельнополого поколений этой шистосомы, пригодные для таксономии.

В целом, обобщенные сведения авторов настоящей работы, несомненно, расширят знания о трематоды *Sch. turkestanicum* и послужат основой для совершенствования тактики и стратегии профилактики шистосомоза у животных.

Литература

1. Азимов Д. А. Шистосоматиды животных и человека. Ташкент: Фан, 1975. 152 с.
2. Азимов Д. А. Трематоды – паразиты животных и человека. Ташкент: Мехнат, 1986. 128 с.
3. Азимов Д. А., Акрамова Ф. Д., Шакарбаев У. А., Шакарбоев Э. Б. Ориентобильгарции – трематоды млекопитающих. Ташкент: Фан, 2014. 224 с.
4. Азимов Д. А., Акрамова Ф. Д., Шакарбоев Э. Б., Норкобилов Б. Т., Шакарбаев У. А., Сайиткулов Б. С. Шистосомоз животных. Ташкент: Фан, 2019. 320 с.
5. Азимов Д. А., Арифджанов З. К. Условия внешней среды – основные факторы распространения *Orientobilharzia turkestanica* и формирования очага инвазии // Бюлл. Всес. ин-та гельминтол. М., 1969. Вып. 2. С. 5–7.
6. Азимов Д. А., Шакарбоев Э. Б., Исакова Д. Т., Акрамова Ф. Д. Паразитология терминларни изохли луғати. Тошкент: Фан, 2007. 210 с.
7. Безр С. А., Воронин М. В. Церкариозы в урбанизированных экосистемах. М.: Наука, 2007. 240 с.
8. Галактионов К. В., Добровольский А. А. Гермафродитное поколение трематод. Ленинград: Наука, 1987. 192 с.

9. Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Ленинград: Наука, 1968. 411 с.
10. Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Определители по фауне СССР. Москва-Ленинград: АН СССР, 1952. 374 с.
11. Захрялов Я. Н. Пути заражения дефинитивного хозяина орнитобилгарциями туркестанскими // Матер. докл. науч. конф. Всес. о-ва гельминтол. 1968. Ч. 1. С. 118–122.
12. Лавров Л. И., Всеволодов Б. П. Патоморфология орнитобилгарциоза крупного рогатого скота. Гельминты и гельминтозы животных Казахстана // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. 1967. № 27. С. 156–168.
13. Москвин А. С. Этология церкарий трематоды *Schistosoma turkestanica* Skrjabin, 1913 при эмиссии из естественно инвазированных моллюсков *Lymnaea auricularia* L., 1758 // Матер. докл. Междунар. науч. конф. Всерос. о-ва гельминтол. РАН «Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями». М., 2019. С. 371–378.
14. Ойматов М., Шакарбаев Э. Б. Жирнокислотный состав фосфолипидов печени коров *Bos taurus* при заражении трематодой *Orientobilharzia turkestanica* // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Санкт-Петербург, 2000. 36(1). С. 30–32.
15. Ойматов М., Шакарбаев Э. Б., Заимова А. З. Модификация фосфолипидного статуса печени крупного рогатого скота, зараженного трематодами *Orientobilharzia turkestanica* // Паразитология. Санкт-Петербург, 1996. № 5. С. 460–463.
16. Ойматов М., Шакарбаев Э. Б., Заимова А. З., Азизов А. А., Тарасов В. А., Азимов Д. А. Фосфолипиды и их жирнокислотный состав гомогената печени моллюсков *Lymnaea auricularia*, инвазированных партенитами трематоды *Orientobilharzia turkestanica* // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Санкт-Петербург, 1996. 3(32). С. 256–260.
17. Панин В. Я., Лавров Л. И., Увалиева К. К. Изучение цикла развития *Ornithobilharzia turkestanica* (Skrjabin, 1913) // Матер. докл. конф., посвящ. памяти Н. В. Баданина. Ташкент: Фан, 1968. С. 246–247.
18. Скрябин К. И. Методы полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая и человека. Ленинград.: 1-го МГУ, 1928. 45 с.
19. Шакарбаев Э. Б. Азимов Д. А. Биохимические аспекты адаптации трематоды *Orientobilharzia turkestanica* (Skrjabin, 1913) к условиям среды обитания // Доклады АН РУз. Ташкент, 1997. С. 43–46.
20. Шакарбаев Э. Б. Структура фауны трематод млекопитающих Узбекистана // Вестник Каракалпакского отделения Академии наук Республики Узбекистан. Нукус, 2008. С. 25–27.
21. Шакарбаев Э. Б. Трематоды позвоночных Узбекистана (видовой состав, пути циркуляции и эколого-биологические особенности): дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент: ИЗ АН РУз, 2009. 243 с.
22. Шакарбаев Э. Б. Эколого-функциональные взаимоотношения *Orientobilharzia turkestanica* (Skrjabin, 1913) – *Bos taurus* Linnaeus, 1758 в системе паразит-хозяин: дис. ... канд. биол. наук. Ташкент: ИЗ АН РУз, 1996. 134 с.
23. Aldhoun J. A., Littlewood D. T. J. *Orientobilharzia* Dutt & Srivastava, 1955 (Trematoda: Schistosomatidae) a junior synonym of *Schistosoma* Weihland, 1858. Syst. Parasitol. 2012; 82: 81–88.
24. Athari A., Amini H., Sahba G. H. Investigation of cercarial dermatitis in Iran. Bull. Soc. fr. Parasitol., 1990; 8 (2): 888.
25. Athari Amid, Sahba Gohar, Mojtaba Rosnami. Dermination of definitive and intermediate hosts of cercarial dermatitis-producing agents in northern Iran. Archives of Iranian Medicine, 2006; 9(1): 11–15.
26. Bayssade-Dufour Ch. Variations du system sensorial de la cercaire de *Schistosoma mansoni*. Interet eventual en epidemiologie. Ann. parasitol. hum. Et comp., 1979 ; 54 (6): 593-614.
27. Chauhan A. S., Srivastava C. B., Chauhan B. S. Studies on the trematode fauna of India. Part 6. Digenea: Schistosomatidae. A monographie aid to the identification of Indian schistosomes. J. Zool. Soc. India, 1973; 25(1-2): 83–127.
28. Dutt S. C., Srivastava H. D. A revision of the genus *Ornithobilharzia* Odner 1912 (Trematoda: Schistosomatidae). Proc. Indian Sci. Cong. 1955; 42. 3(7): 283.
29. Gordon R. M., Davey T. H., Peaston H. The transmission of human bilharziasis in Sierra Leone, with an account of the life cycle of the schistosomes concerned, *Schistosoma mansoni* and *Schistosoma haematobium*. Ann. Trop. Med. Parasitol., 1934; 28: 323–418.
30. Juhász A., Majoros G. Investigations on the distribution of *Schistosoma turkestanicum* Skrjabin, 1913 (Trematoda: Schistosomatidae) infection of red deer in Hungary and a combined method for the detection of *S. turkestanicum* eggs

- in droppings. Acta Veterinaria Hungarica. 2018; 66 (4): 587–606.
31. Kumar V. Studies on snail hosts of *Orientobilharzia turkestanicum* (Skrjabin, 1913) Dutt et Srivastava, 1955 (Schistosomatidae: Trematoda) in India. Ann. Soc. Belge Med. Trop., 1973; 53 (1): 17–23.
 32. Li L., Yu L. Y., Zhu X. Q., Wang C. R., Zhai Y. Q., Zhao J. P. *Orientobilharzia turkestanicum* is grouped within African schistosomes based on phylogenetic analyses using sequences of mitochondrial genes. Parasitol. Res., 2008; 102: 939–943.
 33. Lien Chien-an, Pai Kung-mao, Su Lung, Liu Chao-ming, Chen Min-sen, Liu Chung. A survey of the aetiological agent of rice-field dermatitis in Chegnan peoples commune, Hailung Hsien, Kirin Province, with a preliminary observation of the life history of *Orientobilharzia turkestanica* var. *tuberculata*. Дунъу сюэбао, Acta Zool. sinica, 1975; 21 (2): C. 183-189.
 34. Liu Zhong, Li Zhenbao and Wang Nabin. Scanning electron microscopic observation on argentophilic papillae of *Orientobilharzia turkestanica* var. *tuberculata* cercariae. Journal of Jilin University of (Medicine Edition), 1987; 3.
 35. Lockyer 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 review of the cercomer theory. Biologikal Journal of the Linnean Society, 2003; 78: 155-173.
 36. MacHattie C. A preliminary note on the life history of *Schistosoma turkestanicum* Skrjabin, 1913. Trans. Royal Soc. Trop. Med. and Hyg. 1936; 30: 115–124.
 37. Majoros G., Dan A., Erdelyi K. A natural focus of the blood fluke *Orientobilharzia turkestanica* (Skrjabin, 1913) (Trematoda: Schistosomatidae) in red deer (*Cervus elaphus*) in Hungary. Vet. Parasitol., Budapest, 2010; 1.
 38. Massoud J. Studies on the *Schistosomes* of Domestic Animals in Iran. I. Observations on *Ornithobilharzia turkestanica* (Skrjabin, 1913) in Khuzestan. J. Helminthol., 1973; 67 (2): 165–80.
 39. Price E. W. A synopsis of the Trematode family Schistosomidae with descriptions of new Genera and Species. Proc. US. Nat. Mus., 1929; 75 (18): 1–39.
 40. Qiu J. H., Li L., Wang C. R., Chen J., Chen A. H., Zhai Y. Q. ITS and 28S rDNA-LSU Sequence Analysis of *Orientobilharzia turkestanicum* from Bovine and Caprine Hosts. Chin. J. Parasitol., 2008; 26 (3): 183.
 41. Richard J. La chetotaxie des cercaires des Schistosomes. C.R. Acad. Sci., 1968. D266, P. 1856–1859.
 42. Sahba Gholam H.A., Malek Emile A. Dermatitis caused by cercariae of *Orientobilharzia turkestanica* in the Caspian Sea area of Iran. Amer. J. Trop. Med. and Hyg., 1979; 28 (5): 912–912.
 43. Short R. B., Cartrett M. L. Argentophilic "papillae" of *Schistosoma mansoni* cercariae. J. Parasitol. 1973; 59 (6): 1041–1059.
 44. Skrjabin K. I. *Schistosomum turkestanicum* n. sp., ein neuer Parasit des Rindes aus Russischen-Turkestan. Zeitschr. fur Infektionskrankheiten, parasitare Krankheiten und Hygiene der Haustiere., 1913. Bd XIII. 7: 458–468.
 45. Szidat L. Neue Arten der Trematoden familie Aporocotylidae aus dem Blut und der Leibeshöhle von Süßwasserfischen des Rio de la Plata. Zeitschrift für Parasitenkunde. 1951; 15: 70–86.
 46. Tang Chongti, Tang Zhongzhang, Cao Hua, Tang Liang, Cui Quiwe Quian Yuchung, Lu Hongchang. Изучение паразита овец *Orientobilharzia turkestanica* в восточной части автономного района Внутренней Монголии. Дунъу сюэбао, Acta zool. sin., 1983; 29 (3): 249–255.
 47. Tang Chongti, Tang Zhongzhang, Cao Hua, Tang Liang, Cui Quiwe Quian Yuchung, Lu Hongchang. Изучение паразита овец *Orientobilharzia turkestanica* в восточной части автономного района Внутренней Монголии. Дунъу сюэбао, Acta zool. sin., 1983; 29(3): 249–255.
 48. Vercamen-Granjean P. H. Sur la chaetotaxie de larve infestante de *Schistosoma mansoni*. Ann. parasitol. hum. comp., 1951; 26: 412–414.
 49. Wagner A. Parillae of three species of *Schistosome cercariae*. J. Parasitol., 1961; 47(4): 614–618.
 50. Wang C. R., Li L., Ni H. B., Zhai Y. Q., Chen A. H., Cheh J., Zhu X. Q. *Orientobilharzia turkestanicum* is a member of *Schistosoma* genus based on phylogenetic analysis using ribosomal DNA sequences. Experimental Parasitology, 2009; 121: 193–197.

References

1. Azimov D. A. Schistosomatids of animals and humans. Tashkent: Fan, 1975; 152. (In Russ.)
2. Azimov D. A. Trematodes are parasites of animals and humans. Tashkent: Mehnat, 1986; 128. (In Russ.)

3. Azimov D. A., Akramova F. D., Shakarbayev U. A., Shakarboev E. B. *Orientobilgarzia* – mammalian trematodes. Tashkent: Fan, 2014; 224. (In Russ.)
4. Azimov D. A., Akramova F. D., Shakarboev E. B., Norkobilov B. T., Shakarbayev U. A., Sayitkulov B. S. Schistosomosis of animals. Tashkent: Fan, 2019; 320. (In Russ.)
5. Azimov D. A., Arifjanov Z. K. Environmental conditions are the main factors in the distribution of *Orientobilharzia turkestanica* and the formation of the infection focus. *Byulleten' Vsesoyuznogo instituta gel'mintologii = Bulletin of the All-Union Institute of Helminthology*. Moscow, 1969; 2: 5–7. (In Russ.)
6. Azimov D. A., Shakarboev E. B., Isakova D. T., Akramova F. D. The parasitology of the terminal larney has died. Tashkent: Fan, 2007; 210. (In Russ.)
7. Beer S. A., Voronin M. V. Cercariosis in urban ecosystems. Moscow: Nauka, 2007; 240. (In Russ.)
8. Galaktionov K. V., Dobrovolsky A. A. Hermaphroditic generation of trematodes. Leningrad: Nauka, 1987; 192. (In Russ.)
9. Ginetsinskaya T. A. Trematodes, their life cycles, biology and evolution. Leningrad: Science, 1968; 411. (In Russ.)
10. Zhadin V. I. Shellfish fresh and brackish waters of the USSR. Keys to the fauna of the USSR. Moscow-Leningrad: Academy of Sciences of the USSR, 1952; 374. (In Russ.)
11. Zakhryalov Y. N. Ways of infection of the definitive host with Turkestan ornithobilgarzia. *Mater. dokl. nauch. konf. Vses. o-va gel'mintol. = Materials of the research and practice conference of All-Union Helminthologist Society*. 1968; 1: 118–122. (In Russ.)
12. Lavrov L. I., Vsevolodov B. P. Pathomorphology of ornithobilgarzia cattle. Helminths and helminthiases of animals of Kazakhstan. *Trudy Instituta zoologii AN KazSSR = Proceedings of the Institute of Zoology of the Academy of Sciences of the Kazakh SSR*. 1967; 27: 156–168. (In Russ.)
13. Moskvina A. S. Ethology of cercariae trematodes *Schistosoma turkestanica* Skrjabin, 1913 when emitted from naturally invaded mollusks *Lymnaea auricularia* L., 1758. *Mater. dokl. nauch. konf. Vseros. o-va gel'mintol. RAN "Teoriya i praktika bor'by s parazitarnymi boleznyami" = Materials of the research and practice conference of All-Russian Helminthologist Society of Russian Academy of Sciences "Theory and practice of protection from parasitic diseases"*. Moscow, 2019; 371–378. (In Russ.)
14. Oimatov M., Shakarbaev E. B., Zaitova A. Z. Modification of the phospholipid status of the liver of cattle infected with trematodes *Orientobilharzia turkestanica*. *Zhurnal evolyutsionnoy biokhimii i fiziologii = Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. St. Petersburg, 2000; 36 (1): 30–32. (In Russ.)
15. Oimatov M., Shakarbaev E. B., Zaitova A. Z., Azizov A. A., Tarasov V. A., Azimov D. A. Phospholipids and their fatty acid composition of the liver homogenate of the mollusks *Lymnaea auricularia* invaded by the parthenites of the *Orientobilharzia turkestanica* trematode. *Parazitologiya = Parasitology*. 1996; 5: 460–463. (In Russ.)
16. Oimatov M., Shakarbaev E. B. The fatty acid composition of the liver phospholipids of bovine taurus cows upon infection with *Orientobilharzia turkestanica* trematode. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. St. Petersburg, 2000; 1 (36): 30–32. (In Russ.)
17. Panin V. Ya., Lavrov L. I., Uvalieva K. K. Studying the development cycle of *Ornithobilharzia turkestanica* (Skrjabin, 1913). *Materialy dokladov konferentsii, posvyashchennoy pamyati N. V. Badanina = Materials of reports of the conference dedicated to the memory of N. V. Badanin*. Tashkent: Fan, 1968; 246–247. (In Russ.)
18. Skryabin K. I. Methods of complete helminthological dissections of vertebrates, including humans. Leningrad: 1-st Moscow State University, 1928; 45. (In Russ.)
19. Shakarboev E. B., Azimov D. A. Biochemical aspects of adaptation of *Orientobilharzia turkestanica* trematode (Skrjabin, 1913) to environmental conditions. *Doklady AN RUz = Reports of the Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan*. Tashkent, 1997; 43–46. (In Russ.)
20. Shakarboev E. B. The structure of the mammalian trematode fauna of Uzbekistan. *Vestnik Karakalpakskogo otdeleniya Akademii nauk Respubliki Uzbekistan = Bulletin of the*

- Karakalpak branch of the Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan*. Nukus, 2008; 25–27. (In Russ.)
21. Shakarboev E. B. Trematodes of vertebrates of Uzbekistan (species composition, circulation pathways and ecological and biological features): Dis. ... doctor biol. sciences. Tashkent: IZ AN RUz, 2009; 243. (In Russ.)
 22. Shakarboev E. B. Ecological and functional relationships of *Orientobilharzia turkestanica* (Skrjabin, 1913) – *Bos taurus* Linnaeus, 1758 in the parasite-host system: Dis. ... cand. biol. sciences. Tashkent: IZ AN RUz, 1996; 134.
 23. Aldhoun J. A., Littlewood D. T. J. *Orientobilharzia* Dutt & Srivastava, 1955 (Trematoda: Schistosomatidae) a junior synonym of *Schistosoma* Weihland, 1858. *Syst. Parasitol.* 2012; 82: 81–88.
 24. Athari A., Amini H., Sahba G. H. Investigation of cercarial dermatitis in Iran. *Bull. Soc. fr. Parasitol.*, 1990; 8 (2): 888.
 25. Athari Amid, Sahba Gohar, Mojtaba Rosnami. Dermination of definitive and intermediate hosts of cercarial dermatitis-producing agents in northern Iran. *Archives of Iranian Medicine*, 2006; 9 (1): 11–15.
 26. Bayssade-Dufour Ch. Variations du system sensorial de la cercaire de *Schistosoma mansoni*. Interet eventual en epidemiologie. *Ann. parasitol. hum. Et comp.*, 1979 ; 54 (6): 593–614.
 27. Chauhan A. S., Srivastava C. B., Chauhan B. S. Studies on the trematode fauna of India. Part 6. Digenea: Schistosomatidae. A monographie aid to the identification of Indian schistosomes. *J. Zool. Soc. India*, 1973; 25 (1-2): 83–127.
 28. Dutt S. C., Srivastava H. D. A revision of the genus *Ornithobilharzia* Odner 1912 (Trematoda: Schistosomatidae). *Proc. Indian Sci. Cong.* 1955; 42. 3 (7): 283.
 29. Gordon R. M., Davey T. H., Peaston H. The transmission of human bilharziasis in Sierra Leone, with an account of the life cycle of the schistosomes concerned, *Schistosoma mansoni* and *Schistosoma haematobium*. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 1934; 28: 323–418.
 30. Juhász A., Majoros G. Investigations on the distribution of *Schistosoma turkestanicum* Skrjabin, 1913 (Trematoda: Schistosomatidae) infection of red deer in Hungary and a combined method for the detection of *S. turkestanicum* eggs in droppings. *Acta Veterinaria Hungarica*. 2018; 66 (4): 587–606.
 31. Kumar V. Studies on snail hosts of *Orientobilharzia turkestanicum* (Skrjabin, 1913) Dutt et Srivastava, 1955 (Schistosomatidae: Trematoda) in India. *Ann. Soc. Belge Med. Trop.*, 1973; 53 (1): 17–23.
 32. Li L., Yu L. Y., Zhu X. Q., Wang C. R., Zhai Y. Q., Zhao J. P. *Orientobilharzia turkestanicum* is grouped within African schistosomes based on phylogenetic analyses using sequences of mitochondrial genes. *Parasitol. Res.*, 2008; 102: 939–943.
 33. Lien Chien-an, Pai Kung-mao, Su Lung, Liu Chao-ming, Chen Min-sen, Liu Chung. A survey of the aetiological agent of rice-field dermatitis in Chegnan peoples commune, Hailung Hsien, Kirin Province, with a preliminary observation of the life history of *Orientobilharzia turkestanica* var. *tuberculata*. *Dun'khu Syue Bao, Acta Zool. sinica*, 1975; 21 (2): C. 183–189.
 34. Liu Zhong, Li Zhenbao and Wang Nabin. Scanning electron microscopic observation on argentophilic papillae of *Orientobilharzia turkestanica* var. *turbeculata* cercariae. *Journal of Jilin University of (Medicine Edition)*, 1987; 3.
 35. Lockyer 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 review of the cercomer theory. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2003; 78: 155–173.
 36. MacHattie C. A preliminary note on the life history of *Schistosoma turkestanicum* Skrjabin, 1913. *Trans. Royal Soc. Trop. Med. and Hyg.* 1936; 30: 115–124.
 37. Majoros G., Dan A., Erdelyi K. A natural focus of the blood fluke *Orientobilharzia turkestanica* (Skrjabin, 1913) (Trematoda: Schistosomatidae) in red deer (*Cervus*

- elaphus) in Hungery. *Vet. Parasitol.*, Budapest, 2010; 1.
38. Massoud J. Studies on the Schistosomes of Domestic Animals in Iran. I. Observations on *Ornithobilharzia turkestanica* (Skrjabin, 1913) in Khuzestan. *J. Helminthol.*, 1973; 67 (2): 165–180.
 39. Price E. W. A synopsis of the Trematode family Schistosomidae with descriptions of new Genera and Species. *Proc. US. Nat. Mus.*, 1929; 75 (18): 1–39.
 40. Qiu J. H., Li L., Wang C. R., Chen J., Chen A. H., Zhai Y. Q. ITS and 28S rDNA-LSU Sequence Analysis of *Orientobilharzia turkestanicum* from Bovine and Caprine Hosts. *Chin. J. Parasitol.*, 2008; 26 (3): 183.
 41. Richard J. La chetotaxie des cercaires des Schistosomes. *C.R. Acad. Sci.*, 1968. D266, P. 1856–1859.
 42. Sahba Gholam H.A., Malek Emile A. Dermatitis caused by cercariae of *Orientobilharzia turkestanica* in the Caspian Sea area of Iran. *Amer. J. Trop. Med. and Hyg.*, 1979; 28 (5): 912–912.
 43. Short R. B., Cartrett M. L. Argentophilic "papillae" of *Schistosoma mansoni* cercariae. *J. Parasitol.* 1973; 59 (6): 1041–1059.
 44. Skrjabin K. I. *Schistosomum turkestanicum* n. sp., ein neuer Parasit des Rindes aus Russischen-Turkestan. *Zeitschr. für Infektionskrankheiten, parasitare Krankheiten und Hygiene der Haustiere.*, 1913. Bd XIII. 7: 458–468.
 45. Szidat L. Neue Arten der Trematoden familie Aporocotylidae aus dem Blut und der Leibeshöhle von Süßwasserfi schen des Rio de la Plata. *Zeitschrift für Parasitenkunde.* 1951; 15: 70–86.
 46. Tang Chongti, Tang Zhongzhang, Cao Hua, Tang Liang, Cui Quiwe Quian Yuchung, Lu Hongchang. The study of the parasite of the sheep *Orientobilharzia turkestanica* in the eastern part of the autonomous region of Inner Mongolia. *Dun'khu Syue Bao, Acta zool. sin.*, 1983; 29 (3): 249–255.
 47. Tang Chongti, Tang Zhongzhang, Cao Hua, Tang Liang, Cui Quiwe Quian Yuchung, Lu Hongchang. The study of the parasite of the sheep *Orientobilharzia turkestanica* in the eastern part of the autonomous region of Inner Mongolia. *Dun'khu Syue Bao, Acta zool. sin.*, 1983; 29 (3): 249–255.
 48. Vercamen-Granjean P. H. Sur la chaetotaxie de larve infestante de *Schistosoma mansoni*. *Ann. parasitol. hum. comp.*, 1951; 26: 412–414.
 49. Wagner A. Parillae of three species of *Schistosome cercariae*. *J. Parasitol.*, 1961; 47 (4): 614–618.
 50. Wang C. R., Li L., Ni H. B., Zhai Y. Q., Chen A. H., Cheh J., Zhu X. Q. *Orientobilharzia turkestanicum* is a member of *Schistosoma* genus based on phylogenetic analysis using ribosomal DNA sequences. *Experimental Parasitology*, 2009; 121: 193–197.