

УДК 576.895.122

DOI: 10.31016/1998-8435-2018-12-2-11-22

Система отряда Schistosomatida (Platyhelminthes: Trematoda)

Джалалиддин Азимович Азимов¹, Фируза Джалалиддиновна Акрамова²,
Эркинжон Бердикулович Шакарбоев³,

¹⁻³ Институт зоологии АН Республики Узбекистан, 100053, Узбекистан, г. Ташкент, ул. Багишамол, 232;
e-mail: shakarboev@rambler.ru

Поступила в редакцию: 08.08.2017; принята в печать: 16.04.2018

Аннотация

Цель исследований: модернизация системы отряда Schistosomatida с учетом их морфо-биологических особенностей.

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. Взрослые стадии трематод идентифицировали известными методами. Идентификацию церкарий, продуцируемых водными моллюсками (*Lymnaeidae*, *Planorbidae*, *Physidae*, *Melanoididae*), проводили по определителям. Анализируется существующая в настоящее время система трематод отряда Schistosomatida – паразитов позвоночных животных и человека.

Результаты и обсуждение. Предложен новый вариант системы трематод отряда Schistosomatida. В основу положены морфо-биологические особенности и жизненные циклы Schistosomatida. В этом отряде выделяются два семейства: Schistosomatidae и Bilharziellidae, представляющие паразитов теплокровных позвоночных. В отряде Sanguinicolida – два семейства Sanguinicolidae и Spirorchidae, состоящие из паразитов рыб и ренгиллий, соответственно. Для отряда Schistosomatida обосновывается новый подкласс Schistosomatidea. Отряд Sanguinicolida остаётся в составе подкласса Digenea, состоящего из гермафродитных сосальщиков.

Ключевые слова: трематода, система, Schistosomatidae, Bilharziellidae, Schistosomatida, нмцы, млекопитающие

Для цитирования: Азимов Д. А., Акрамова Ф. Д., Шакарбоев Э. Б. Система отряда Schistosomatida (Platyhelminthes: Trematoda) // Российский паразитологический журнал. 2018. Т. 12. № 2. С. 11–22. <https://doi.org/10.31016/1998-8435-2018-12-2-11-22>

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

System of Suborder Schistosomatida (Platyhelminthes: Trematoda)

Djalaliddin A. Azimov¹, Firuza D. Akramova², Erkinjon B. Shakarboev³

¹⁻³ The Institute of Zoology of Uzbek Academy of Science, 232, Bagishamol Street, Tashkent, Uzbekistan, 100053;
e-mail: shakarboev@rambler.ru

Submitted: 08.08.2017; accepted for printing: 16.04.2018

Abstract

The purpose of the research: system retrofit of suborder Schistosomatida in reliance on their morfo-biological distinctions.

Materials and methods. Samples of adult and 5 species of larvae have been collected and tested: *Schistosoma turkestanicum* Skryabin, 1913, *Bilharziella polonica* (Kowalewsky, 1899), *Trichobilharzia ocellata* (La Valette, 1854), *Dendritobilharzia loossi* Skryabin, 1924 and *Gigantobilharzia acotylea* Odhner, 1910. Adult phases of trematode have been identified in accordance to common methods. Identification of cercaria larva produced by water living shell-fish (*Lymnaeidae*, *Planorbidae*, *Physidae*, *Melanoididae*) has been carried out according to indicators. Current system of trematode suborder Schistosomatida – vertebrate animals and man parasites are analyzed.

Results and discussion. *New variant of system of trematode suborder Schistosomatida order is proposed. Schistosomatida morfo-biological distinctions and biocycles are taken as a basis. Two families are distinguished in this suborder: Schistosomatidae and Bilharziellidae, which represent parasites of warm-blooded vertebrate animals. There are two families of Sanguinicolidae and Spirorchiidae in suborder Sanguinicolida, which consist of fish and reptile parasites respectively. For Schistosomatida order the new underclass Schistosomatidea is founded. Sanguinicolida order is left as the part of Digenea underclass consisting of androgynous fluke.*

Keywords: trematode, system, Schistosomatidae, Bilharziellidae, birds, mammal.

For citation: Azimov D. A., Akramova F. D., Shakarboev E. B. System of suborder Schistosomatida (Platyhelminthes: Trematoda). *Rossiyskiy parazitologicheskii zhurnal = Russian Journal of Parasitology*. 2018; 12(2):11–22. <https://doi.org/10.31016/1998-8435-2018-12-2-11-22>

Введение

Повышенный интерес к шистосоматидам вызван тем, что они являются возбудителями весьма опасных заболеваний человека и животных. Шистосомозы человека в ряде стран тропического и субтропического поясов из медицинской проблемы переросли в социально-экономическую. Всемирная организация здравоохранения держит под пристальным вниманием эти гельминтозы. По данным этой организации [54], шистосомами заражено около 230 млн. человек. Более того, за последние годы наблюдается широкое распространение церкариозов человека, вызываемых церкариями шистосом птиц и млекопитающих [9, 14, 37].

Несмотря на достигнутые успехи в изучении кроветрематод, многие вопросы остаются невыясненными. Наиболее серьезные разногласия отмечены по вопросам оценки надвидовых таксонов Schistosomatida и их места в системе класса Trematoda.

Учитывая вышеизложенное, целью нашего исследования была модернизация системы отряда Schistosomatida с учетом их морфобиологических особенностей.

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). Взрослые стадии трематод идентифицировали известными методами в соответствии с опубликованной литературой [3, 23, 35, 55]. Определение церкарий, продуцируемых водными моллюсками (Lymnaeidae, Planorbidae, Physidae, Melanoididae), проводили согласно работам [9, 14, 16].

Экспериментально изучены жизненные циклы указанных 5 видов трематод, принадлежащих семействам Schistosomatidae и Bilharziellidae, с целью изучения морфологических признаков и особенностей биологии взрослых и личиночных стадий сосальщиков. Для сравнительного анализа морфобиологических особенностей турбеллярий отряда Tricladida использованы материалы из известных руководств и монографий [20, 48].

Результаты и обсуждение

Система кроветрематод, как и все группы трематод, в значительной степени не устоялась. Ни одна из предложенных систем не получила широкое признание у паразитологов.

В последнем варианте системы, отраженной «Keys to the Trematoda» [35], в рамках класса Trematoda (Rudolphi, 1808) выделены два подкласса Aspidogastrea (Faust et Tang, 1936) и Digenea (Carus, 1863), где шистосоматиды в ранге надсемейства Schistosomatoidea (Stiles et Hassall, 1898) с тремя семействами – Schistosomatidae (Stiles et Hassall, 1898), Sanguinicolidae (von Graff, 1907) и Spirorchiidae (Stunkard, 1921) включены в отряд Diplostomida подкласса Digenea.

Годом позже, группа авторов [45] на основании результатов молекулярно-генетических исследований трематод в составе Digenea рассматривают 14 подотрядов. Schistosomatoidea в ранге надсемейства включены в подотряд Diplostomata наряду с Brachylaimoidea и Diplostomoidea. Одновременно, авторы сближают Clinostomoidea к общей филогенетической ветви с трематодами крови. Развиваемые взгляды авторов в известной мере дискуссионны. Между трематодами Schistosomatoidea и Clinostomoidea имеются значительные различия, которые проявляются в общем строении зрелых гельминтов, их биологии и жизненных циклах.

Клиностомоидеи формируют небольшую группу трематод, в составе которой в настоящее время насчитывают около 40 видов. Половозрелые стадии клиностомоидей отличает наличие своеобразных признаков: это сравнительно крупные трематоды. Ротовая присоска маленькая, пищевод короткий. Кишечные стволы длинные, извитые или с боковыми дивертикулами. Брюшная присоска в передней половине тела. Матка мешковидная и занимает участок тела между брюшной присоской и передним семенником. Яйца крупного размера, содержат зародыш, полностью сформированный в момент яйцекладки [18, 22, 25]. Они паразитируют в ротовой полости птиц и рептилий. Их церкарии инцистируются в мышцах пресноводных рыб, изредка амфибий. Заражение дефинитивных хозяев происходит при поедании ими рыб, содержащих личинок – метацеркарий.

Клиностомоидеи – гермафродиты и их жизненные циклы характеризуются триксенным типом. В отличие от клиностомоидей, надсемейство *Schistosomatoidea* в нашем представлении [6] достаточно крупная группа (около 110 видов), состоящая из раздельнополых трематод – паразитов кровеносных сосудов птиц и млекопитающих, включая человека. Характерной особенностью шистосоматоидей является присущий им диксенный жизненный цикл и способ заражения церкариями окончательных хозяев. Морфо-биологические особенности шистосоматоидей уникальны; они отличаются не только от клиностомоидей, но и от остальных групп трематод подкласса *Digenea*.

Из сказанного выше вытекает, что сближение авторами [45] четырех семейств *Sanguinicolidae*, *Schistosomatidae*, *Spirorchidae*, *Clinostomidae* с разнотипной морфологией вряд ли справедливо. Естественно, что упомянутые морфо-биологические различия сравниваемых трематод носят принципиальный характер, и их следует учитывать при анализе филогенетических связей конкретных групп трематод. Мы подчеркиваем, что далеко не всегда результаты работ с использованием молекулярно-генетических методов совпадают с точными морфологическими характеристиками исследуемых трематод. Все это предполагает комплексный подход, где основное внимание должно быть уделено морфо-биологическим особенностям групп трематод во

всех стадиях развития с учетом эволюционных преобразований отдельных структур.

Наиболее крупный вклад в разработку системы шистосоматид, в частности тех групп, в которых представлены формы паразитирующие у экто- и эндотермных животных, включая и человека, внес академик К. И. Скрябин [23]. Он обосновал подотряд *Schistosomata* для двух надсемейств *Schistosomatoidea* и *Sanguinicoidea*. В последующих крупных работах по трематодологии К. И. Скрябин и Л. Г. Гушанская [24] этот подотряд рассматривают в составе отряда *Fasciolida*.

Большие изменения в систему К. И. Скрябина внес Д. А. Азимов [1–4]. Он поднял подотряд *Schistosomata* до ранга самостоятельного отряда *Schistosomatida*, включив сюда два подотряда – *Schistosomata* и *Sanguinicolata*. При этом Д. А. Азимов рассматривает подотряд *Schistosomata* в качестве паразитов эндотермных позвоночных в составе семейств *Schistosomatidae* и *Bilhalziellidae*. В подотряд *Sanguinicolata* он включает представителей семейств *Sanguinicolidae* и *Spirorchidae* – трематод эктотермных животных, соответственно, паразитов рыб и рептилий. Систему Д. А. Азимова поддержали большинство трематодологов Стран Содружества Независимых Государств (СНГ) и отдельные паразитологи зарубежных стран.

В монографии Шульца, Гвоздева [26] «Основы общей гельминтологии» принята система трематод Скрябина, Гушанской [24]. Согласно этой системе, шистосоматиды в ранге подотряда *Schistosomata* также включены в отряд *Fasciolida* подкласса *Prosostomidea*.

Примечательно, что Шульц, Гвоздев [26], как и Азимов [1, 3] рассматривают раздельнополых и гермафродитных кроветрематод в ранге обособленных самостоятельных подотрядов *Schistosomata* и *Sanguinicolata*. Однако, эти предложенные системы не получили широкой поддержки у зарубежных трематодологов. Зарубежные паразитологи обычно пользуются системой La Rue [43] с модифицированными вариантами [35, 44, 45, 50]. Кроветрематоды – *Schistosomatidae*, *Sanguinicolidae* и *Spirorchidae* рассматриваются в составе надсемейства *Schistosomatoidea* отряда *Strigeida* или *Diplostomida* подкласса *Digenea*.

Что касается таксонов – семейств, подсемейств и родовой группы, то они, конечно,

всякий раз, по мере накопления фактических данных, подвергались преобразованиям и часто значительным [1, 3, 9, 6, 10, 30–34, 39–42, 48, 49, 55].

Следует признать, что результаты исследований упомянутых авторов способствовали лучшей трактовке границы и объема отдельных надвидовых таксонов шистосоматид. На этом фоне, среди них имеются работы сугубо дискуссионного характера, связанные с некорректностью оценки диагностических признаков зрелых стадий трематод. Так, Platt et al. [46] сообщают об обнаружении нового представителя трематод семейства Schistosomatidae у крокодилов – *Crocodylus johnstoni* в Австралии. Они описывают новый вид *Griphobilharzia amoena* n.sp. и обосновывают новый род *Griphobilharzia* gen.n. и новое подсемейство – Griphobilharziinae subfam.n., которые авторами включены в сем. Schistosomatidae.

Brant Loker [29] выразили сомнение в принадлежности *G. amoena* к шистосоматидам и указали близость этого вида к спирорхидам. Правомерность сомнений авторов были подтверждены и результатами наших исследований [7].

Мы считаем, что диагностические признаки этой трематоды несовместимы с Schistosomatidae и они свободно укладываются в рамки диагноза семейства Spirorchidae.

По морфологии и таксономии *G. amoena* имеются противоречивые взгляды. Такое нередко случается в зоологической науке. Brant, Loker [29] по этому поводу сообщают «... наш анализ показал, что *G. amoena* на самом деле не является базальной шистосомой, но более тесно связана со спирорхидами, выделенными из пресноводных черепах. Этот факт расширяет круг спирорхид, включая и рептилий. Предполагается, что шистосомы паразитируют только в эндотермах ...». Взгляды авторов, в принципе, совпадают с нашей точкой зрения о принадлежности *G. amoena* к спирорхидам. Уместно отметить, что *G. amoena* в настоящее время включена в семейство Spirorchidae группой трематодологов Европы [38]. Однако, Platt, Hoberg and Chisholm [47] выражают не согласие со взглядами паразитологов [7, 29, 38] о принадлежности *G. amoena* к спирорхидам (и представили новую версию морфологии и таксономии этой трематоды с соответствующими иллюстрациями в статье «On the

Morphology and Taxonomy of *Griphobilharzia amoena* Platt and Blair, 1991 (Schistosomatoidea), a Dioecious Digenetic Trematode Parasite of the Freshwater Crocodile, *Crocodylus johnstoni*, in Australia [47]. В статье описаны ошибочные оценки признаков, как и в прежней работе Platt et al. [46]. Обращают на себя внимание рис. 1–3 [47] с обозначениями, которые, с нашей точки зрения, требуют соответствующих комментариев.

1. На рис. 1 авторами отмечены якобы самец (m) и самка (f). Здесь не прослеживается наличие двух особей – ни самца и ни самки. Это особь с выраженной гермафродитной половой системой.
2. К сожалению, авторы приняли длинный семенник самца за самку (f) паразита и на рис. 2 этот же орган указан как матка (ut)? Вызывает удивление, что одному и тому же органу авторы придают двойкий смысл. Утверждения авторов относительно матки *G. amoena* принципиально неверны. Такой длинной матки, составляющей около 2/3 длины тела паразита не отмечено среди кроветрематод – ни шистосоматид, ни спирорхид, ни сангвиниколоид.
3. На этом же рис. 1 узкое (свободное) пространство между желточниками и семенниками искажено и признано в качестве гинекофорного канала (gc), что не соответствует действительности.
4. Рис. 2, по существу, демонстрирует общее строение *G. amoena*, относящееся к трематодам с гермафродитной половой системой. Отмечены [46, 47]: матка (ut) – это семенник, семенник (t) – «лимфатический пузырек». Длинный массивный семенник и «лимфатический пузырек» относятся к характерным признакам ряда групп подсемейства Napalotrematinae (Stunkard, 1921) семейства Spirorchidae [23, 53].
5. В опубликованных работах [46, 47] касательно *G. amoena*, прослеживаются манипуляции отдельными частями и органами паразита, которые не позволяют объективно оценить диагностические признаки, характерные для самцов и самок. Более того, авторы четко указывают голотипы со знаком ♂ и аллотипы – ♀, хранящихся в South Australian Museum. Однако, при иллюстрации морфологии этой трематоды авторы

ограничиваются только микрофотографиями, которые свидетельствуют об отсутствии отдельных особей самца и самки. Их нет.

6. Мы подчеркиваем весьма сомнительные изображения отдельных органов «самца» и «самки» в одной особи трематоды, которые представлены авторами [47]. Они основаны на произвольных и неправдоподобных допущениях, которые не соответствуют действительности.

В целом, по общей архитектонике *G. amoena* наиболее близки к представителям рода *Vasotrema* (Stunkard, 1926) (Spirorchiidae). *G. amoena* отличается от видов *Vasotrema* лишь по форме «лимфатического пузырька», представленной в грушевидной форме. У известных видов рода *Vasotrema* «лимфатические пузырьки» имеют вид спиралевидной трубки, замкнутой с обоих концов [23, 53].

Мы обрисовали общую ситуацию вокруг трематоды *G. amoena* и выразили свои убеждения о принадлежности этой трематоды к гермафродитным группам сосальщиков семейства Spirorchiidae, что соответствует результатам исследований паразитологов Америки и Европы [29, 38].

В подавляющем большинстве работ по систематике шистосоматид, паразитирующих у позвоночных, кроветрематоды рассматриваются в ранге надсемейства *Schistosomatoidea*, состоящее из трёх семейств – *Schistosomatidae*, *Sanguinicolidae* и *Spirorchiidae* [35, 45, 51, 52]. Отметим, что помимо рассматриваемого варианта, имеются и другие. Шульц, Гвоздев [26] выделяют этих трематод на два подотряда: *Schistosomata* с семейством *Schistosomatidae* – паразитов эндотермных позвоночных и *Sanguinicolata* с семействами *Sanguinicolidae* и *Spirorchiidae* – паразитов эктотермных животных. Азимов [1, 5] обосновывает отряд *Schistosomatida* и сюда включает подотряды *Schistosomata* и *Sanguinicolata*. Азимов, Акрамова, Шакарбоев [6] считают, что кроветрематоды представлены двумя крупными филогенетически обособленными группами и соответственно выделяют два отряда: *Schistosomatida* и *Sanguinicolida*, рассматривая их в ином объеме.

Длительная эволюция близких жизненных форм, возникших на самом разнородном генетическом материале, приводила к образованию в ходе процессов конвергенции и па-

раллелизма весьма сходных функциональных групп таксонов [13, 19–21]. Эти таксоны часто необоснованно сближались или даже объединялись в единые систематические группы. К числу таких разнокачественных групп, рассматривающихся в едином таксоне, относятся *Schistosomatida* и *Sanguinicolida*.

Отряд *Schistosomatida* (Skrjabin et Schulz, 1937), по нашим представлениям, формирует небольшую четко очерченную группу трематод, состоящую из 110 видов, объединенных в 14 родов, которые распределены между двумя семействами [6, 9]. Половозрелые шистосоматиды исключительно раздельнополые. Они локализируются в кровеносных сосудах птиц и млекопитающих, включая человека.

При сравнении *Schistosomatida* с другими отрядами Digenea нетрудно заметить разительный контраст между ними. Несомненно, что само однообразие планов морфологического строения шистосоматид следует считать одной из самых характерных особенностей этого отряда, свидетельствующей о его эволюционной самостоятельности.

Общая картина морфологической организации видов *Schistosomatida*, обладающих раздельной половой системой, наводит на мысль о первичности этого признака. Методически невозможно, чтобы трематоды – раздельнополые и гермафродитные группы имели общего предка (*Rhabdocoela*: *Dalyelliida*) с гермафродитной половой системой. Вряд ли можно объединить в один подкласс трематод с половой системой столь различного типа. Правомерность такого взгляда поддерживается также особенностями общей архитектоники пищеварительной системы и строения яиц шистосоматид. Кишечник обладает парными стволами, которые соединяются сзади от середины тела, образуя непарный ствол, имеющий характер более или менее выраженного зигзага; непарный ствол относительно короткий.

По строению яиц *Schistosomatida* не имеют сходства с другими трематодами. Своеобразие их яиц выражается прежде всего в отсутствии крышечки, характерной для яиц остальных сосальщиков. Иначе происходит вылупление мирацидиев семейства *Schistosomatidae* – *Sch. turkestanicum* и *Bilharziellidae* – *Bilharziella polonica*, *Trichobilharzia ocellata*, *Dendrobilharzia loossi*, *Gigantobilharzia acotylea* [5, 8, 9]. Яйца этих трематод после попада-

ния в пресную воду к моменту вылупления личинки лопаются в передней его трети, где скорлупка более тонкая. Мирацидий покидает скорлупку через образовавшуюся щель. При контакте с моллюсками личинки активно проникают в организм промежуточного хозяина. Эта морфологическая особенность яиц у Schistosomatida уникальна.

Своеобразие Schistosomatida не ограничивается только морфологией, оно наблюдается и в особенностях биологии и жизненного цикла, что отличает их от других отрядов Digenea.

На основании анализа оригинальных исследований жизненных циклов шистосоматид: *Sch. turkestanicum*, *B. polonica*, *T. ocellata*, *D. loossi*, *G. acotylea* [5, 8–12, 27, 28] и данной литературы [15–17, 35–37], нам представляется логичным, что циклы развития шистосоматид в процессе их эволюции претерпели вторичное усложнение. Вероятно, моллюски – в настоящее время промежуточные хозяева, в историческом прошлом были их основными хозяевами [16], а позвоночные – птицы и млекопитающие включились в их жизненный цикл значительно позже, с выходом их на сушу. Жизненный цикл Schistosomatida стал протекать с участием двух хозяев – моллюска и позвоночного. В ходе эволюции жизненного цикла конкретных групп трематод, в частности Schistosomatida, прослеживаются своеобразные адаптивные черты, которые не присущи другим группам сосальщиков. Сюда с уверенностью можно отнести известные черты, как стратегии поиска и активного внедрения церкарий в кровеносные сосуды через покровы окончательного хозяина. Все шистосоматиды заражают исключительно эндотермных позвоночных – птиц и млекопитающих, включая и человека только в водоемах. Церкарии атакуют хозяина в процессе пребывания в водоеме, не будучи связанными со спецификой питания птиц и млекопитающих.

Уместно также отметить способность шистосоматид к групповой специфичности дефинитивным хозяевам. Как правило, приуроченность зрелых форм проявляется на уровне отрядов и классов позвоночных.

Анализ системы шистосоматид свидетельствует о наличии двух противоположных тенденций. Первая группа авторов рассматривает Schistosomatoidea в составе трех семейств – Spirorchiidae, Sanguinicolidae и Schistosomatidae.

Несостоятельность такой тенденции наглядно демонстрирует факт объединения сосальщиков, несовместимых по морфологическим типам зрелых червей. Вторая группа авторов [5, 6] признают валидными Sanguinicolida (семействами Sanguinicolidae, Spirorchidae), представленные гермафродитными трематодами – паразитами рыб и рептилий и Schistosomatida (семействами Schistosomatidae и Bilharziellidae) – состоящие исключительно из раздельнополых гельминтов – паразитов птиц и млекопитающих.

Считаем принципиально важным разграничение морфологически разнотипных таксонов кроветрематод, обладающих своеобразной экологической специализацией. Такой подход способствует оптимальной диагносцируемости и четкому определению объема и границы каждого таксона надвидовых категорий.

Таким образом, морфологическое своеобразие Schistosomatida, отличающее их от известных отрядов подкласса Aspidogastrea и Digenea, а также анализ особенностей их жизненного цикла, претерпевшего в процессе исторического развития ряд вторичных изменений, неизбежно приводит к выводу о эволюционной самостоятельности этой группы сосальщиков, представляющей в настоящее время суверенный подкласс Schistosomatidea. На этом основании объединение трёх подклассов – Aspidogastrea, Digenea, Schistosomatidea в класс Trematoda, с нашей точки зрения вполне оправдано. Первые два подкласса состоят из гермафродитных, а третий – из раздельнополых трематод.

В настоящее время подкласс Schistosomatidea – это небольшая (около 110 видов) и четко обособленная группа трематод, состоящая из двух семейств Schistosomatidae и Bilharziellidae, которые приурочены к конкретным классам теплокровных позвоночных. Отдельные представители шистосоматидей распространены по всем материкам, кроме Антарктиды. Они образуют две экологические группы, приуроченные к определенным классам эндотермных позвоночных – тропических, субтропических и умеренных зон.

Диагноз подкласса Schistosomatidea. Это раздельнополые трематоды, лишенные фаринкса, с удлиненным нитевидным телом. Tegument гладкий или снабжен шипиками и бугорками. Органы прикрепления чаще всего представлены двумя присосками – ротовой и

брюшной. Одна из них или обе могут отсутствовать. Два кишечных ствола, соединенных своими задними концами воедино, образуют непарный отдел.

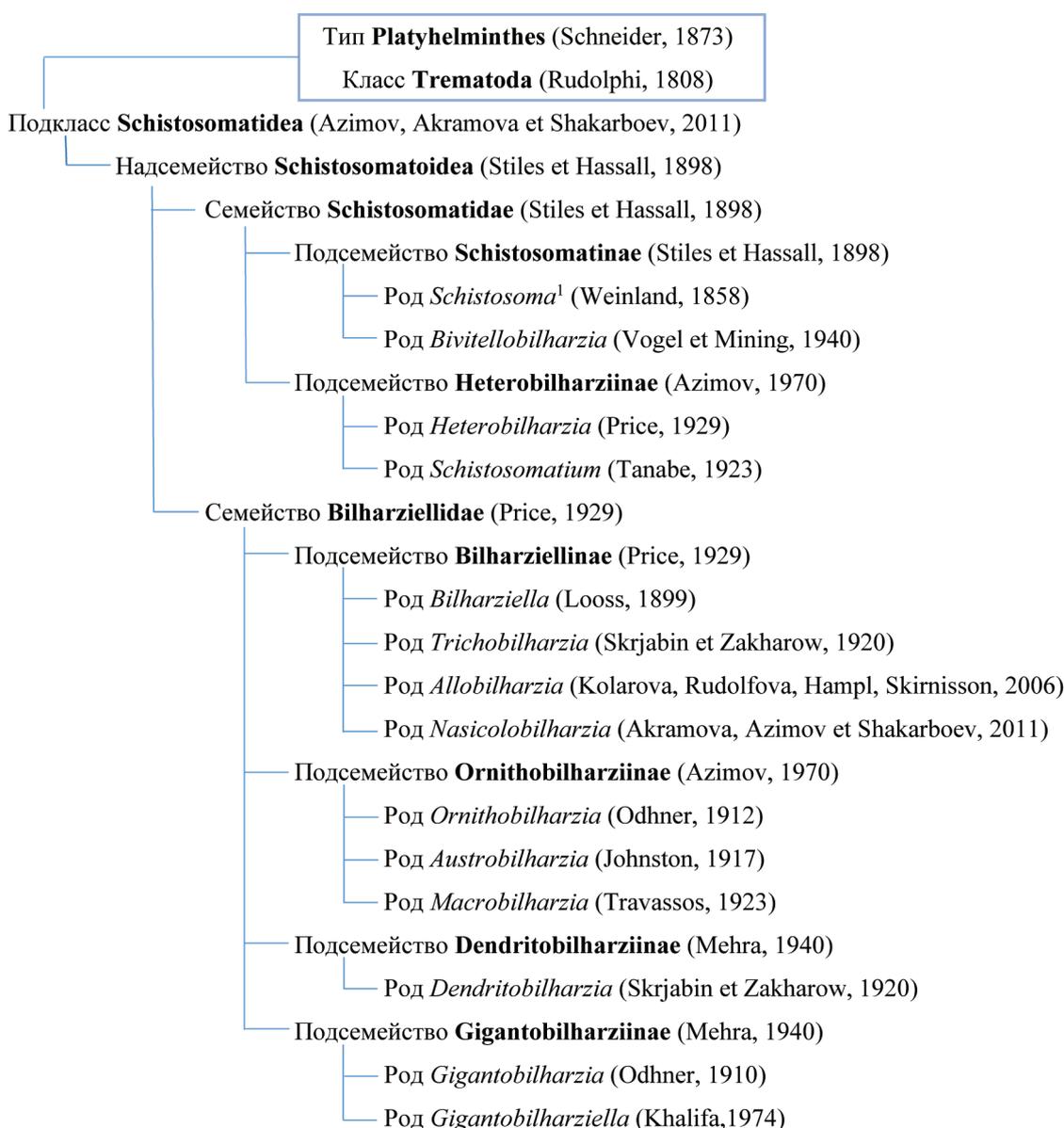
Самец. Тело позади брюшной присоски расширяется, образуя гинекофорный канал. Число семенников – от нескольких десятков до сотен. Половая бурса имеется или отсутствует.

Самка. Обычно тоньше самца. Яичник удлиненный, иногда свернутый спиралью, расположен на небольшом расстоянии от слияния кишечных стволов. Желточники хорошо развиты. В матке одно или много яиц. Яйца различной формы и без крышечек.

Развитие происходит со сменой хозяев. Промежуточным хозяином являются водные моллюски. Стадия редий отсутствует. Церкарии формируются в полости дочерних спороцист. Церкарии типа *Furcocercariae*. Церкарии активно проникают через покровы окончательного хозяина. Зрелые стадии локализуются в кровеносной системе эндотермных позвоночных: птиц и млекопитающих.

Типовой и единственный отряд: *Schistosomatida* (Skrjabin et Schulz, 1937).

В итоге, предлагаемая нами система подкласса *Schistosomatidea* имеет следующую структуру:



¹ В настоящее время виды рода *Orientobilharzia* рассматриваются в составе рода *Schistosoma* (Aldhoun, Timothy, Littlewood, 2012). Мы присоединяем к этой точке зрения.

Заключение

В нашем представлении система подкласса Schistosomatidea, которая имеет отношение к формам, паразитирующим у эндотермных позвоночных, включает один отряд Schistosomatida, надсемейства Schistosomatoidea, состоящего из двух семейств – Schistosomatidae² и Bilharziellidae.

Идеи, развиваемые в настоящей работе, очевидно входят в противоречие с существующими взглядами на систему кроветрематод.

Сравнение морфологии и биологии разных стадий развития Schistosomatidea, с одной стороны, и Aspidogastrea и Digenea – с другой, говорит нам о целесообразности обособления шистосоматид с отдельной половой системой в ранге самостоятельного подкласса в системе Trematoda.

Литература

1. Азимов Д. А. Перестройка системы трематод подотряда Schistosomatata Skrjabin et Schulz, 1937 // Зоол. журн. 1970. Т. 69. № 8. С. 1126–1131.
2. Азимов Д. А. О филогенетических взаимоотношениях трематод отряда Schistosomatida // Гельминты пищевых продуктов. 1972. С. 76–79.
3. Азимов Д. А. Шистосоматиды животных и человека (систематика). Ташкент: Фан, 1975. 152 с.
4. Азимов Д. А. О дифференциации и соотношении пола трематоды *Orientobilharzia turkestanica* (Skrjabin, 1913) // Fourth International congress of Parasitology. Warszawa. Sec. A., 1978. P. 11–12.
5. Азимов Д. А. Трематоды – паразиты животных и человека. Ташкент: Мехнат, 1986. 128 с.
6. Азимов Д. А., Акрамова Ф. Д., Шакарбоев Э. Б. Обоснование нового подкласса Schistosomatidea в системе класса трематод (Plathelminthes: Trematoda) // Доклады АН РУз. Ташкент: Фан, 2011. № 4. С. 75–78.
7. Азимов Д. А., Филимонова Л. В., Шакарбоев Э. Б., Акрамова Ф. Д. Об идентификации вида *Griphobilharzia amoena* Platt, Blair, Purdie et Melville, 1991 – паразита крокодилов Австралии // Паразитология. Санкт-Петербург, 2011. № 3. С. 245–252.
8. Азимов Д. А., Шакарбаев У. А., Шакарбоев Э. Б., Акрамова Ф. Д. Ориентобильгарции – трематоды млекопитающих. Ташкент, 2014. 224 с.
9. Акрамова Ф. Д., Трематоды бильгарциеллиды, их происхождение и эволюции: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 2011. 46 с.
10. Акрамова Ф. Д., Азимов Д. А., Шакарбоев Э. Б. О правомочности видов рода *Bilharziella* Looss, 1899 (Schistosomatida, Bilharziellidae) // Материалы Международной научной конференции “Теоретические и практические проблемы паразитологии”. Москва, 2010. С. 18–22.
11. Акрамова Ф. Д., Голованов В. И., Азимов Д. А. Эколого-фаунистический анализ трематод рода *Trichobilharzia* – паразитов гидрофильных птиц // Российский паразитологический журнал. 2009. № 2. С. 5–15.
12. Акрамова Ф. Д., Шакарбоев Э. Б. Морфобиологические особенности трематоды *Bilharziella polonica* (Kowalewsky, 1895) // Научный вестник ФГУ. 2005. № 2. С. 12–15.
13. Беклемишев В. Н. Класс ресничных червей (Turbellaria) / В кн.: Руководство по зоологии. 1937. С. 386–457.
14. Бэер С. А., Воронин М. В. Церкариозы в урбанизированных экосистемах. 2007. 240 с.
15. Галактионов К. В., Добровольский А. А. Гермафродитное поколение трематод. 1987. 193 с.
16. Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. 1968. 412 с.
17. Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. Жизненный цикл трематод как система адаптаций // Свободноживущие и паразитические беспозвоночные. 1983. С. 112–157.
18. Грошавт Я. Определитель трематод рыбоядных птиц Палеарктики. Отряд Clinostomida Odening, 1963. 1985. С. 19–26.
19. Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л.: Учпедгиз, 1947. 371 с.
20. Иванов А. В., Мамкаев Ю. В. Ресничные черви, их происхождение и эволюция. Л.: Наука, 1973. 222 с.
21. Леме Ж. Основы биогеографии. М.: Прогресс, 1976. 309 с.

² Включение Platt et al. (1991, 2013) вида *Griphobilharzia amoena*, рода *Griphobilharzia* и подсем. *Griphobilharziinae* в Schistosomatidae, мы считаем глубоко ошибочным и эти таксоны исключаем из шистосоматид и их включаем к сем. Spirorchidae.

22. Скрябин К. И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Москва-Ленинград, 1947. Т. 1. С. 64–97.
23. Скрябин К. И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. М.: Изд. АН СССР, 1951. Т. 5. 622 с.
24. Скрябин К. И., Гушанская Л. Х. Новая система крупных таксономических категорий класса Trematoda Rudolphi, 1808 // Helminthologia. 1962–1963. 4(1–4): 472.
25. Фейзуллаев Н. А. Трематоды птиц Причерноморских и Прикаспийских районов. Семейство Clinostomidae. М.: Наука, 1983. С. 15–23.
26. Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. Л.: Наука, 1970. Т. 1. С. 85–196.
27. Akramova F. D., Azimov D. A., Shakarboev E. B. The morphology and biology of the trematode *Gigantobilharzia acotylea* (Digenea, Schistosomatidae). Vestnik zoologii. Kiev, 2010. 44(5): 403–412.
28. 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 platyrinchos* (Anatidae). Parasite. Paris, 2011. 18: 39–48.
29. Brant S. V., Loker E. S. Can Specialized Pathogens Colonize Distantly Related Hosts? Schistosome Evolution as a Case Study. PLoS Pathogens., 2005. 1: 167–169.
30. Brant S. V., Loker E. S. Molecular systematic of the Avian schistosome genus *Trichobilharzia* (Trematoda: Schistosomatidae) in North America. J. parasitol. 2009. 95 (4): 941–963.
31. Bray R., Gibson D., Jones A. (Eds) Keys to the Trematoda. CAB International and Natural History Museum. London. 2008. 3. 824 p.
32. Dutt S. C., Srivastava H. D. A revision of the genus *Ornithobilharzia* Odhner, 1912 (Trematoda: Schistosomatidae). Proc. 42-nd. Indian Sci. Cong. 1955; 3(7): 283.
33. Dutt S. C., Srivastava H. D. A revision of the genus *Ornithobilharzia* Odhner, 1912, with the creation of two genera *Orientobilharzia* Dutt and Srivastava, 1955 and *Sinobilharzia* Dutt and Srivastava, 1955 (Trematoda: Schistosomatidae). Indian J. Helminthol. 1962; 13(1): 61–73.
34. Farley J. A review of the family Schistosomatidae: excluding the genus *Schistosoma* from Mammals. J. of Helminthol. 1971; 45(4): 289–320.
35. Gibson D., Jones A., Bray R. (Eds) Keys to the Trematoda. CAB International and Natural History Museum. London. 2002; 1. 544 p.
36. Ginecinskaja T. A. Trematodes, their life cycles, biology and evaluation. New Delhi, 1988. 559 p.
37. Horák P., Kolářova L., Adema C. M. Biology of the schistosome genus *Trichobilharzia*. Adv. Parasitol. 2002; 52: 155–233.
38. Horák P., Kolářova L., Mikeš L. Digenetic Trematodes (Advances in Experimental Medicine and Biology) Chapter 10. Schistosomatoidea and Diplostomoidea. 2014; P. 331–364.
39. Jones A., Bray R., Gibson D. (Eds) Keys to the Trematoda. CAB International and Natural History Museum. London. 2005; 2. 745 p.
40. Khalifa Refaat. Studies on Schistosomatidae Looss, 1899 (Trematoda) of aquatic birds of Poland. I. On the life cycle of *Bilharziella polonica* Kowalewcki, 1895, with discussion of the subfamily Bilharziellinae Price, 1929. Acta parasitol. polonica. 1972; 20: 343–365.
41. Khalifa Refaat. Studies on Schistosomatidae Looss, 1899 (Trematoda) of aquatic birds of Poland. II. *Gigantobilharzia masuriana* sp.n., with a discussion of the subfamily *Gigantobilharziinae* Mehra, 1940. Acta parasitol. Polonica. 1994; 22: 265–285.
42. Kolářova L., Horák P., Hampl V., Skirnisson K. *Allobilharzia visceralis* gen.nov.sp.nov. (Schistosomatidae: Trematoda) from *Cygnus cygnus* (L.) (Anatidae). Parasitology International. 2006; 55: 179–186.
43. La Rue G. R. The classification of Digenetic Trematoda: A review and system. Exp. Parasitol. 1957; 6(3): 306–344.
44. Mehra H. R. New blood flukes of the family Spirorchidae from Indian fresh water tortoises with discussion of the systematic position of the genus *Coeuretrema* n.gen. and the relationships of the families of blood-flukes. Bull. Acad. Sc. Allahabad. 1933; 2: 203–222.
45. Olson P. D., Crib T. H., Tkach V. V., Bray R. A., Littlewood D. T. J. Phylogeny and Classification of the Digenea (Platyhelminthes: Trematoda). International Journal for Parasitology. 2003; 33: 733–755.
46. Platt T. R., Blair D., Purdie J., Melville L. *Griphobilharzia amoena* n.gen., n.s. (Digenea: Schistosomatidae) a parasite of the freshwater crocodile *Crocodylus johnstoni* (Reptilia:

- Crocodylia) from Australia, with the erection of a new subfamily, Griphobilharziinae. *J. Parasitology*. 1991; 77(1): 65–68.
47. Platt T. R., Hoberg E. P., Chisholm L. A. On the morphology and Taxonomy of Griphobilharzia amoena Platt and Blair, 1991 (Schistosomatoidea), a Dioecious Digenetic Trematode Parasite of the Freshwater Crocodile, Crocodylus johnstoni, in Australia. *J. Parasitol.* 2013; 99(5): 884–891.
 48. Sluys R. Monograph of the marine triclads (Plathelminthes, Serita, Tricladida (JSBN 90-6191-872.3). A. A. Balkema, Rotterdam-Brookfield, 1989. P. 463.
 49. Smith J. W. The blood flukes (Digenea: Sanguinicolidae and Spirorchiiidae) of cold-blooded vertebrates: Part I. A Review of the literature published since 1971 and Bibliography. *Helminthological Abstracts*. 1997; 66(7): 229–344.
 50. Smith J. W. The blood flukes (Digenea: Sanguinicolidae and Spirorchiiidae) of cold-blooded vertebrates: Part II. Appendix I: Comprehensive host-parasite list. *Helminthological Abstracts*. 1997; 66(8): 229–344.
 51. Snyder S. D. Phylogeny and paraphyly among tetrapod blood flukes (Digenea: Schistosomatidae and Spirorchidae). *Int. J. Parasitol.* 2004; 69: 3–22.
 52. Snyder S. D., Loker E. S. Evolutionary relationship among the Schistosomatidae (Plathelminthes: Digenea) and an Asian origin for Schistosoma. *J. Parasitol.* 2000; 86: 283–288.
 53. Stunkard H. W. Studies an North American blood flukes. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1923; 48: 165–221.
 54. World Health Organization. The Word Health Report. Geneva, 2001.
 55. Yamaguti S. Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates. Tokio. Keigaku publ. co., 1971; 1.1074 p.
 3. Azimov D. A. Schistosomatids of animals and humans (taxonomy). Tashkent: Fan, 1975. 152 p. (In Russ.)
 4. Azimov D. A. On the differentiation and sex ratio of the trematode Orientobilharzia turkestanica (Skrjabin, 1913). *4-y mezhdunarodnyy kongress po parazitologii = Fourth International congress of Parasitology*. Warszawa. Sec.A., 1978. pp. 11–12. (In Russ.)
 5. Azimov D. A. Trematodes are parasites of animals and humans. Tashkent: Mehnat, 1986. 128 p. (In Russ.)
 6. Azimov D. A., Akramova F. D., Shakarboev E. B. Substantiation of a new subclass of Schistosomatidea in the trematode class system (Plathelminthes: Trematoda). *Doklady AN RUz = Reports of the Academy of Sciences of Uzbekistan*. Tashkent: Fan, 2011; (4): 75–78. (In Russ.)
 7. Azimov D. A., Filimonova L. V., Shakarboev E. B., Akramova F. D. On the identification of the species Griphobilharzia amoena Platt, Blair, Purdie et Melville, 1991 – crocodile parasite of Australia. *Parazitologiya = Parasitology. Sankt-Peterburg*, 2011; (3): 245–252. (In Russ.)
 8. Azimov D. A., Shakarbaev U. A., Shakarboev E. B., Akramova F. D. Orientobilgations – trematodes of mammals. Tashkent, 2014; 224 p. (In Russ.)
 9. Akramova F. D. Trematodes bilharziellids their origin and evolution: Avtoref. diss. ... dokt. biol. nauk. Tashkent, 2011; 46 p. (In Russ.)
 10. Akramova F. D., Azimov D. A., Shakarboev E. B. On the eligibility of species of the genus Bilharziella Looss, 1899 (Schistosomatida, Bilharziellidae). *Materialy Mejdunarodnoy nauchnoy konferentsii "Teoreticheskoe I prakticheskoe problem parazitologii" = Materials of the International Scientific Conference "Theoretical and practical problems of parasitology"*. Moskva, 2010; pp. 18–22. (In Russ.)
 11. Akramova F. D., Golovanov V. I., Azimov D. A. Ecological and faunistic analysis of trematodes of the genus Trichobilharzia - parasites of hydrophilic birds. *Rossiyskiy parazitologicheskij jurnal = Russian Journal of Parasitology*. Moskva, 2009; (2): 5–15. (In Russ.)
 12. Akramova F. D., Shakarboev E. B. Morphobiological features of the trematode Bilharziella polonica (Kowalewsky, 1895). *Nauchniy vestnik FGU = Scientific Bulletin of the FGU*. Fergana, 2005; (2): 12–15. (In Russ.)

References

1. Azimov D. A. Reorganization of the trematode system of the suborder Schistosomatata Skrjabin et Schulz, 1937. *Zoologicheskij zhurnal = Zoological journal*. 1970; 69(8): 1126–1131. (In Russ.)
2. Azimov D. A. On the phylogenetic relationships of the trematodes of the order Schistosomatida. *Gel'minty pishevyx produktov = Helminths of food products*. Samarkand, 1972; 76–79. (In Russ.)

13. Beklemishev V. N. Class of ciliated worms (Turbellaria). *V kn.: Rukovodstvo po zoologii = In: Guide to zoology. Biomedgiz.* M.-L., 1937; 386–457. (In Russ.)
14. Beer S. A., Voronin M. V. Cercariosis in urbanized ecosystems. Moskva: Nauka, 2007; 240 p. (In Russ.)
15. Galaktionov K. V., Dobrovol'skiy A. A. Hermaphrodite generation of trematodes. Leningrad: Nauka, 1987; 193 p. (In Russ.)
16. Ginetsinskaya T. A. Trematodes, their life cycles, biology and evolution. L.: Nauka, 1968; 412 p. (In Russ.)
17. Ginetsinskaya T. A., Dobrovol'skiy A. A. The life cycle of trematodes as a system of adaptations. *Svobodnojivushiy I paraziticheskie bespozvonochnye = Free-living and parasitic invertebrates.* Leningrad, 1983; 112–157. (In Russ.)
18. Groshavt Ya. Determinant of trematode fish-eating birds of the Palearctic. Order Clinostomida Odening, 1963. Moskva: Nauka, 1985; pp. 19–26. (In Russ.)
19. Dogel' V. A. General parasitology course. L.: Uchpedgiz, 1947; 371 p.
20. Ivanov A. V., Mamkaev Yu. V. Ciliated worms are their origin and evolution. L.: Nauka, 1973; 222 p. (In Russ.)
21. Leme J. Bases of biogeography. M.: Progress, 1976; 309 p. (In Russ.)
22. Skrjabin K. I. Trematodes of animals and humans. Fundamentals of trematodology. Moskva-Leningrad, 1947; T. 1. pp. 64–97. (In Russ.)
23. Skrjabin K. I. Trematodes of animals and humans. Fundamentals of trematodology. M.: Izd. AN-SSSR, 1951; T. 5. 622 p. (In Russ.)
24. Skrjabin K. I., Gushanskaya L. X. A new system of large taxonomic categories of the Trematoda Rudolphi class, 1808. *Helminthologiya = Helminthology.* 1962–1963; 4(1–4): 472. (In Russ.)
25. Feyzullaev N. A. Trematodes of birds of the Black Sea and Caspian littoral regions. Family Clinostomidae. Moskva: Nauka, 1983; pp. 15–23. (In Russ.)
26. Shul'ts R. S., Gvozdev E. V. Fundamentals of General Helminthology. L.: Nauka, 1970; pp. 85–196. (In Russ.)
27. Akramova F. D., Azimov D. A., Shakarboev E. B. The morphology and biology of the trematode *Gigantobilharzia acotylea* (Digenea, Schistosomatidae). *Vestnik zoologii = Herald of zoology.* Kiev, 2010; 44(5): 403–412.
28. Akramova F. D., Azimov D. A., Shakarboev E. B. Morphology, biology and taxonomy of *Dendrobilharzia loossi* Skrjabin, 1924 (Trematoda: Bilharziellidae), a parasite of *Pelecanus onocrotalus* (Pelecanidae) and *Anas Plathyrinchos* (Anatidae). *Parasite.* Paris, 2011; (18): 39–48.
29. Brant S. V., Loker E. S. Can Specialized Pathogens Colonize Distantly Related Hosts? *Schistosome Evolution as a Case Study.* PLoS Pathogens., 2005; (1): 167–169.
30. Brant S. V., Loker E. S. Molecular systematic of the Avian schistosome genus *Trichobilharzia* (Trematoda: Schistosomatidae) in North America. *J. parasitol.* 2009; 95(4): 941–963.
31. Bray R., Gibson D., Jones A. (Eds) Keys to the Trematoda. *CAB International and Natural History Museum.* London. 2008; (3): 824.
32. Dutt S. C., Srivastava H. D. A revision of the genus *Ornithobilharzia* Odhner, 1912 (Trematoda: Schistosomatidae). *Proc. 42-nd. Indian Sci. Cong.* 1955; 3(7): 283.
33. Dutt S. C., Srivastava H. D. A revision of the genus *Ornithobilharzia* Odhner, 1912, with the creation of two genera *Orientobilharzia* Dutt and Srivastava, 1955 and *Sinobilharzia* Dutt and Srivastava, 1955 (Trematoda: Schistosomatidae). *Indian J. Helminthol.* 1962; 13(1): 61–73.
34. Farley J. A review of the family Schistosomatidae: excluding the genus *Schistosoma* from Mammals. *J. of Helminthol.* 1971; 45(4): 289–320.
35. Gibson D., Jones A., Bray R. (Eds) Keys to the Trematoda. *CAB International and Natural History Museum.* London. 2002; (1): 544.
36. Ginecinskaja T. A. Trematodes, their life cycles, biology and evaluation. New Delhi, 1988. 559 p.
37. Horák P., Kolářova L., Adema C. M. Biology of the schistosome genus *Trichobilharzia*. *Adv. Parasitol.* 2002; (52): 155–233.
38. Horák P., Kolářova L., Mikeš L. Digenetic Trematodes (Advances in Experimental Medicine and Biology) Chapter 10. Schistosomatoidea and Diplostomoidea. 2014; P. 331–364.
39. Jones A., Bray R., Gibson D. (Eds) Keys to the Trematoda. *CAB International and Natural History Museum.* London. 2005; (2): 745.

40. Khalifa Refaat. Studies on Schistosomatidae Looss, 1899 (Trematoda) of aquatic birds of Poland. I. On the life cycle of *Bilharziella polonica* Kowalewcki, 1895, with discussion of the subfamily *Bilharziellinae* Price, 1929. *Acta parasitol. polonica*. 1972; (20): 343–365.
41. Khalifa Refaat. Studies on Schistosomatidae Looss, 1899 (Trematoda) of aquatic birds of Poland. II. *Gigantobilharzia masuriana* sp.n, with a discussion of the subfamily *Gigantobilharziinae* Mehra, 1940. *Acta parasitol. Polonica*. 1994; (22): 265–285.
42. Kolářova L., Horák P. Hampl V., Skirnisson K. *Allobilharzia visceralis* gen.nov.sp.nov. (Schistosomatidae: Trematoda) from *Cygnus cygnus* (L.) (Anatidae). *Parasitology International*. 2006; (55): 179–186.
43. La Rue G. R. The classification of Digenetic Trematoda: A review and system. *Exp. Parasitol.* 1957; 6(3): 306–344.
44. Mehra H. R. New blood flukes of the family Spirorchidae from Indian fresh water tortoises with discussion of the systematic position of the genus *Coeuretrema* n.gen. and the relationships of the families of blood-flukes. *Bull. Acad. Sc. Allahabad*. 1933; (2): 203–222.
45. Olson P. D., Crib T. H., Tkach V. V., Bray R. A., Littlewood D. T. J. Phylogeny and Classification of the Digenea (Platyhelminthes: Trematoda). *International Journal for Parasitology*. 2003; (33): 733–755.
46. Platt T. R., Blair D., Purdie J., Melville L. *Griphobilharzia amoena* n.gen., n.s.(Digenea: Schistosomatidae) a parasite of the freshwater crocodile *Crocodylus johnstoni* (Reptilia: Crocodylia) from Australia, with the erection of a new subfamily, *Griphobilharziinae*. *J. Parasitology*. 1991; 77(1): 65–68.
47. Platt T. R., Hoberg E. P., Chisholm L. A. On the morphology and Taxonomy of *Griphobilharzia amoena* Platt and Blair, 1991 (Schistosomatidae), a Dioecious Digenetic Trematode Parasite of the Freshwater Crocodile, *Crocodylus johnstoni*, in Australia. *J. Parasitol.* 2013; 99(5): 884–891.
48. Sluys R. Monograph of the marine triclads (Plathelminthis, Serita, Tricladida (JSBN 90-6191-872.3). A. A. Balkema, Rotterdam-Brookfield, 1989. P. 463.
49. Smith J. W. The blood flukes (Digenea: Sanguinicolidae and Spirorchidae) of cold-blooded vertebrates: Part I. A Review of the literature published since 1971 and Bibliography. *Helminthological Abstracts*. 1997; 66(7): 229–344.
50. Smith J. W. The blood flukes (Digenea: Sanguinicolidae and Spirorchidae) of cold-blooded vertebrates: Part II. Appendix I: Comprehensive host-parasite list. *Helminthological Abstracts*. 1997; 66(8): 229–344.
51. Snyder S. D. Phylogeny and paraphyly among tetrapod blood flukes (Digenea: Schistosomatidae and Spirorchidae). *Int. J. Parasitol.* 2004; (69): 3–22.
52. Snyder S. D., Loker E. S. Evolutionary relationship among the Schistosomatidae (Plathelminthes: Digenea) and an Asian origin for *Schistosoma*. *J. Parasitol.* 2000; (86): 283–288.
53. Stunkard H. W. Studies an North American blood flukes. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1923; (48): 165–221.
54. World Health Organization. The Word Health Report. Geneva, 2001.
55. Yamaguti S. Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates. Tokio. Keigaku publ. co., 1971; 1. 1074 p.