

УДК 576.8:594

DOI: 10.31016/1998-8435-2019-13-3-39-46

Обнаружение и морфология личиночных стадий трематоды *Gytnorphallus rebecqui* (Bartoli, 1983) (Trematoda: Gytnorphallidae) в двустворчатых моллюсках у Черноморского побережья Крыма

Юлия Витальевна Белоусова

Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Россия, 299011, г. Севастополь, проспект Нахимова, 2, e-mail: julls.belousova@gmail.com

Поступила в редакцию: 14.02.2019; принята в печать: 20.05.2019

Аннотация

Цель исследований: описание морфологии личинок *Gytnorphallus rebecqui* (Bartoli, 1983) от двустворчатых моллюсков *Abra segmentum* Recluz, 1843 и *Cerastoderma glaucum* Poiret, 1789 в Черном море; изучить сезонную динамику численности *G. rebecqui* в Черном море.

Материалы и методы. В течение 2011–2012 гг. обследовано 875 экз. двустворок *A. segmentum* и 440 экз. *C. glaucum* из двух биотопов акватории г. Севастополя. Пробы отбирали ежемесячно. Все ткани моллюсков обследованы на наличие паразитов компрессорным методом под биноклем при увеличении $\times 98$. Обнаруженных церкарий и метацеркарий прижизненно фиксировали и окрашивали уксусно-кислым кармином и после дегидратации в серии спиртов и просветления в гвоздичном масле заключали в канадский бальзам. В работе использовали одну из общепринятых систем промеров трематод. Промеры сделаны на микроскопе XY-B2 с фотоаппаратом при увеличении $\times 1000$. Рисунки выполнены в редакторе векторной графики Inkscapе 0.48.2-1.

Результаты и обсуждение. Впервые в устье р. Черная и в Черном море у моллюсков *A. segmentum* и *C. glaucum* найдены личинки трематод *G. rebecqui*. *A. segmentum* оказалась не только вторым промежуточным хозяином для этой трематоды в исследуемой экосистеме, но у нее также отмечены партениты *G. rebecqui*. По основным диагностическим морфологическим признакам анализируемые личинки трематод идентифицированы как *G. rebecqui*: Y-образная форма выделительного пузыря без дивертикул у церкарий, отсутствие вентральной ямки и скопления простатических клеток над брюшной присоской на стадии метацеркарий. Морфометрические признаки исследованных нами церкарий и метацеркарий трематод *G. rebecqui* находятся в границах, известных для личинок этого вида, паразитирующих у моллюсков *A. segmentum* и *C. glaucum* у берегов Франции, Великобритании и Черного моря. Пик зараженности моллюсков *C. glaucum* метацеркариями *G. rebecqui* в обоих районах приходится на конец лета и начало осени.

Ключевые слова: трематоды, *Gytnorphallus rebecqui*, церкария, метацеркария, двустворчатые моллюски, *Abra segmentum*, *Cerastoderma glaucum*, Крым.

Для цитирования: Белоусова Ю. В. Обнаружение и морфология личиночных стадий трематоды *Gytnorphallus rebecqui* (Bartoli, 1983) (Trematoda: Gytnorphallidae) в двустворчатых моллюсках у Черноморского побережья Крыма // Российский паразитологический журнал. 2019. Т. 13. № 3. С. 39–46.

DOI: 10.31016/1998-8435-2019-13-3-39-46

© Белоусова Ю. В.

Detection and Morphology of the Larval Stages of the Trematode *Gymnophallus Rebecqui* (Bartoli, 1983) (Trematoda: Gymnophallidae) in Bivalve Mollusks off the Black Sea Coast of Crimea

Yulia V. Belousova

A. O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Researches of the Russian Academy of Sciences, Russia, 299011, Sevastopol, Nakhimova prospect, 2, e-mail: julls.belousova@gmail.com

Received on: 14.02.2019; accepted for printing on: 20.05.2019

Abstract

The purpose of the research description of larvae *Gymnophallus rebecqui* (Bartoli, 1983) morphology from bivalve mollusks *Abra segmentum* Recluz, 1843 and *Cerastoderma glaucum* Poiret, 1789 in the Black Sea; to study seasonal abundance of *G. rebecqui* in the Black Sea.

Materials and methods. During 2011–2012 years, 875 samples of bivalves *A. segmentum* and 440 samples of *C. glaucum* were investigated from two biotopes Sevastopol water area. The samples were selected every month. All mollusks tissues were investigated for parasites with a compressor method over binocular at increase $\times 98$. The detected cercarias and metacercarias were fixed for life and dyed with acetous carmine, and after dehydration in a series of alcohol and clarification in clove oil were placed in Canada balsam. One of the generally accepted systems of trematodes measuring was used in the work. Measurements were made on microscope XY-B2 with a film camera at increase $\times 1000$. The images were made in redactor of vector graphics Inkscape 0.48.2-1.

Results and discussion. For the first time, at the estuary of the river Chernaya and in the Black Sea, larvae of trematodes *G. rebecqui* have been found in mollusks *A. segmentum* and *C. glaucum*. *A. segmentum* has appeared to be not only the second intermediate host for such trematode in the studied ecosystem but also parthenitas *G. rebecqui* were detected in it. According to the main diagnostic and morphological features, the analyzed larvae of trematodes were identified as *G. rebecqui*: the Y-shaped secretory cyst without diverticula in cercarias, and the absence of the ventral hole and of accumulation of prostatic cells over the ventral sucker at the metacercaria stage. The morphometric features of the cercarias and metacercarias of trematodes *G. rebecqui*, which were studied by us, are within the boundaries known for larvae of this type parasitizing in mollusks *A. segmentum* and *C. glaucum* off the coasts of France, Great Britain and the Black Sea. An infection peak of mollusks *C. glaucum* with metacercarias *G. rebecqui* was observed in late summer and early autumn in both regions.

Keywords: trematodes, *Gymnophallus rebecqui*, cercaria, metacercaria, bivalve, *Abra segmentum*, *Cerastoderma glaucum*, Crimea.

For citation: Belousova Yu. V. Detection and morphology of the larval stages of the trematode *Gymnophallus rebecqui* (Bartoli, 1983) (Trematoda: Gymnophallidae) in bivalve mollusks off the Black Sea coast of Crimea. *Rossiyskiy parazitologicheskiy zhurnal = Russian Journal of Parasitology*. 2019; 13 (3): 39–46. DOI: 10.31016/1998-8435-2019-13-3-39-46

Введение

Первые сведения о жизненном цикле *Gymnophallus rebecqui* Bartoli, 1983 опубликованы Кэмпбелом [6], описавшим жизненный цикл гимнофаллидных трематод из двустворчатых моллюсков *Abra tenuis* (Montagu, 1803) и *Cerastoderma glaucum* Poiret, 1789 из водоемов у берегов Великобритании. Позднее личиночные стадии гимнофаллид были обнаружены и описаны от двустворчатых моллюсков *Macoma balthica* у побережья

Финляндии [14, 15]. Одна из недавних работ по морфологическому описанию личинок трематод рода *Parvatrema* от двустворчатых моллюсков *Turtonia minuta* в акватории Баренцева моря была опубликована в 2006 г. [9]. В работе автор описывает уникальное развитие личиночных стадий рода *Parvatrema*: из церкарий формируются зрелые метацеркарии, в которых посредством партеногенетического деления формируются метацеркарии второго поколения. В 2007 г. была опубликована

работа [10], в которой сообщается о таких же уникальных особенностях жизненного цикла трематоды *Cercaria falsicingulae* от брюхоногих моллюсков *Falsicingula spp.* у берегов Сахалинского полуострова и Курильских островов.

Цикл развития *G. rebecqui* в Черном море не описан. В связи с этим представляют интерес данные, полученные нами в 2011–2012 гг. при изучении гельминтофауны моллюсков, обитающих в бухтах г. Севастополя.

При изучении паразитофауны моллюсков *A. segmentum* Recluz, 1843 и *C. glaucum* Poiret, 1789 в Черном море были обнаружены личиночные стадии гимнофалидной трематоды, идентифицированной как *G. rebecqui*. Ранее половозрелых особей этой трематоды в Черном море не обнаруживали. Однако, ранее церкарии и метацеркарии в этих же видах моллюсков были зарегистрированы у берегов Болгарии [11]. При этом подробного описания их морфологии сделано не было.

Целью наших исследований было описание морфологии личинок *G. rebecqui* от двустворчатых моллюсков *A. segmentum* Recluz, 1843 и *C. glaucum* Poiret, 1789 в Черном море и изучение сезонной динамики численности *G. rebecqui* в Черном море.

Материалы и методы

В течение 2011–2012 гг. обследовано 875 экз. двустворок *A. segmentum* и 440 экз. *C. glaucum* из двух биотопов акватории г. Севастополя: устьевого участка р. Черная, впадающей в б. Севастопольская (44°36'29"N, 33°35'54"E), и из акватории б. Казачья (44°34'12.40"N 33°24'07.12"E). Пробы отбирали ежемесячно. Ткани моллюсков обследовали на наличие паразитов компрессорным методом [1] под бинокляром МБС-10 при увеличении $\times 98$. Обнаруженных церкарий и метацеркарий прижизненно фиксировали и окрашивали уксусно-кислым кармином и после дегидратации в серии спиртов (70–100%) и просветления в гвоздичном масле заключали в канадский бальзам. 40 ваучерных экземпляров личинок трематод (1055.Tr.35.V1-10; 1056.Tr.35.V11-20; 1057.Tr.35.V21-30; 1058.Tr.35.V31-40) депонировали в коллекцию морских паразитов Института морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН [8]. В работе была использована одна из общепринятых систем промеров трематод [12]. Про-

меры сделаны на микроскопе XY-B2 с фотоаппаратом Canon A650 при увеличении $\times 1000$. Размерные параметры в тексте и таблице приведены в микрометрах, как минимум и максимум, арифметическое среднее и стандартная ошибка среднего. Сокращения морфологических терминов приведены в таблице. Рисунки выполнены в редакторе векторной графики Inkscape 0.48.2-1 (Scalable Vector Graphics, 2011) URL: <http://www.inkscape.org>.

Результаты и обсуждение

Морфологическое описание и особенности жизненного цикла личинок трематоды *Gymnophallus rebecqui*

Личинками трематод *G. rebecqui* были заражены 537 экз. (61%) *A. segmentum* и 106 экз. (24%) *C. glaucum*. Церкарии *G. rebecqui* зарегистрированы у *A. segmentum* с конца весны до начала осени с очень высокими показателями численности в летние месяцы: интенсивность инвазии (ИИ) составила 1–202 экз., индекс обилия (ИО) 8 ± 1 экз. Спороцисты имеют мешкообразную форму и содержат от 25 до 40 церкарий в каждой.

Первый промежуточный хозяин. *Abra segmentum* Recluz, 1843.

Дополнительный первый промежуточный хозяин: *Abra tenuis* (Montagu, 1803).

Второй промежуточный хозяин. *Cerastoderma glaucum* Poiret, 1789.

Окончательный хозяин. *Aythya ferina* Linnaeus, 1758.

Локализация спороцист – мантийная полость, метацеркарий – экстраполярное пространство, мантийная полость. Место обнаружения: Черное море, г. Севастополь, эстуарий р. Черная, бухта Казачья.

Описание основано на 10 экз. спороцист и 10 экз. церкарий от моллюсков *A. segmentum*.

Описание метацеркарий основано на 10 экз. от моллюсков *C. glaucum*.

Тело церкарий имеет веретенообразную форму (рис. 1). Тегумент покрыт мелкими шипиками, которые хорошо видны на живых объектах при увеличении микроскопа $\times 1000$. Субтерминальная ротовая присоска овальная. Брюшная присоска равна или несколько меньше ротовой (табл. 1). Префаринкс у фиксированных животных не просматривается. Фаринкс хорошо развит, форма его зависит от

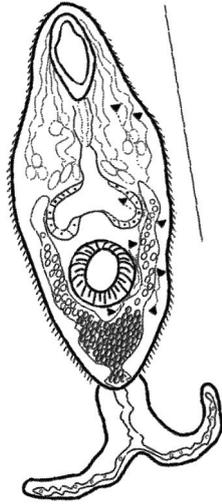


Рис. 1. Общий вид церкарии *Gymnophallus rebecqui* Bartoli, 1983 из моллюсков *Abra segmentum* Recluz, 1843 (масштабная линейка – 50 μm)

степени сокращения тела и меняется от продолговатой до овальной. Пищевод короткий. Гантелевидные ветви кишки без дивертикул и слепо заканчиваются, не достигая уровня брюшной присоски.

В выделительной системе исследуемых церкарий одна группа, состоящая из 4 циртоцитов, располагается на уровне брюшной присоски, 2 циртоцита – около кишечных ветвей и еще одна пара циртоцитов просматривается на уровне фаринкса. Формула выделительной системы $2[(2+2) + (2+2)] = 16$. Мочевой пузырь Y-образной формы, простирается от заднего конца тела до уровня начала кишечных ветвей. Хвост гимнофаллидных церкарий снабжен фурками, которые повышают эффект парения личинок трематод [2]. Длина ствола хвоста в максимально сокращенном состоянии составила 39,0–41,3, в максимально расслабленном – 50,0–62,5 мкм, соответственно, длина фурок – 47–64 и 79–89 мкм. В начале лета (июне) личинки в начале всплывают к поверхности воды, а затем парят в ее толще, медленно опускаясь на дно водоема.

В августе у двустворчатых моллюсков *S. glaucum* отмечали молодых неинцистированных метацеркарий овальной формы (рис. 2, 3). Ротовая присоска субтерминальная. Брюшная и ротовая присоски почти одинаковой величины. Префаринкс не виден. Фаринкс хорошо выражен. Пищевод короткий. Кишечник раз-

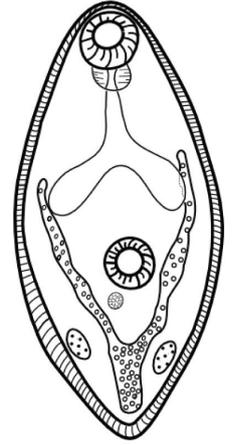


Рис. 2. Общий вид метацеркарии *Gymnophallus rebecqui* Bartoli, 1983 из моллюсков *Cerastoderma glaucum* Poiret, 1789 (масштабная линейка – 100 μm)

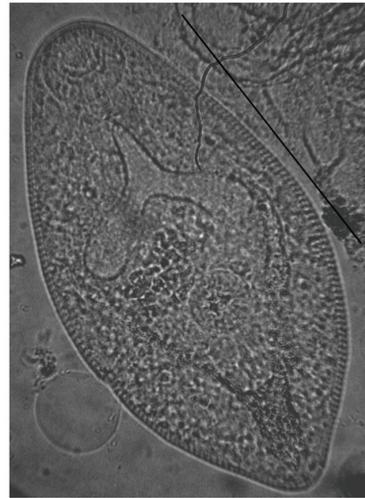


Рис. 3. Живая метацеркария *Gymnophallus rebecqui* Bartoli, 1983 из моллюсков *Cerastoderma glaucum* Poiret, 1789 (масштабная линейка – 100 μm)

ветвляется на две гантелевидные кишечные ветви, не достигающие границ брюшной присоски. Мочевой пузырь Y-образный. Семенники лежат симметрично по бокам тела. Некрупный яичник расположен несколько кзади от брюшной присоски. Зачатки половых желез не просматриваются.

По основным диагностическим морфологическим признакам анализируемые особи трематод могут быть идентифицированы как *G. rebecqui*: Y-образная форма выделительного пузыря без дивертикул у церкарий, отсутствие вентральной ямки и скопления про-

Таблица 1

Промеры личинок *Gymnophallus rebecqui* Bartoli, 1983 у моллюсков *Abra segmentum* Recluz, 1843 и *Cerastoderma glaucum* Poiret, 1789 в акватории г. Севастополя, Черное море

Показатель	Промеры (мкм)			
	церкарий		метацеркарий	
	min-max	mean±SE	min-max	mean±SE
Длина тела (BL) *	75-110	98±5	120-225	178±7
Ширина тела (BW)	32,5-60,0	46±4	55-125	92±5
Длина ротовой присоски (OSL)	17,5-27,5	20±1	20,0-42,5	29±1
Ширина ротовой присоски (OSW)	15,0-30,0	21±1	20-40	30±1
Длина брюшной присоски (VSL)	12,5-25,0	19±2	22,5-45,0	28±1
Ширина брюшной присоски (VSW)	15,0-25,0	18±1	20-50	28±1
Длина фаринкса (PHL)	7,5-15,0	10±1	10-25	16±1
Ширина фаринкса (PHW)	7,5-17,5	10±1	10-25	16±1
Длина пищевода (OL)	5,0-12,5	8±1	7,5-32,5	13±1
Расстояние от переднего конца тела до брюшной присоски (FO)	37,5-75,0	59±5	60-125	97±4
Расстояние от заднего конца тела до кишечных ветвей (CEND)	27,5-52,5	38±3	42,5-112,5	75±4
Длина семенников (TL)	-	-	17,5-30,0	25±1
Ширина семенников (TW)	-	-	12,5-17,5	15,0±0,4
Длина яичника (OVL)	-	-	7,5-15,0	11±1
Ширина яичника (OVW)	-	-	7,5-15,0	11±1
Длина ствола хвоста	50,0-62,5	54±2	-	-
Отношение OSL/BL	0,2-0,3	0,2±0,01	0,13-0,2	0,17±0,004
Отношение VSL/BL	0,1-0,2	0,19±0,01	0,12-0,22	0,16±0,005
Отношение PHL/BL	0,1-0,4	0,1±0,006	0,06-0,13	0,09±0,004
Отношение OL/BL	0,05-0,1	0,09±0,01	0,04-0,16	0,07±0,008
Отношение FO/BL	0,5-0,7	0,6±0,02	0,2-0,6	0,5±0,02
Отношение CEND/BL	0,3-0,5	0,4±0,02	0,32-0,57	0,4±0,01
Отношение TL/BL	-	-	0,11-0,2	0,1±0,05
Отношение OVL/BL	-	-	0,05-0,11	0,07±0,006
Отношение длины хвоста церкарии к длине тела	0,5-1,7	0,7±0,2	-	-
Отношение OSL/VSL	1,0-1,4	1,1±0,05	0,8-1,3	1±0,03
Отношение OSW/BW	0,4-0,7	0,48±0,03	0,28-0,46	0,3±0,01
Отношение VSW/BW	0,3-0,7	0,4±0,04	0,2-0,45	0,3±0,01
Отношение PHW/BW	0,1-0,4	0,2±0,04	0,1-0,3	0,2±0,01
Отношение TW/BW	-	-	0,1-0,3	0,2±0,01
Отношение OVW/BW	-	-	0,09-0,15	0,1±0,008

статических клеток над брюшной присоской на стадии метацеркарий. Морфометрические признаки исследованных нами церкарий и метацеркарий трематод *G. rebecqui* находятся в границах, известных для личинок этого вида, паразитирующих у моллюсков *A. segmentum* и

C. glaucum у берегов Франции, Великобритании и Черного моря.

Пик зараженности моллюсков *C. glaucum* метацеркариями *G. rebecqui* в обоих районах приходится на конец лета и начало осени. Возможно, такая сезонная динамика связана

Таблица 2

Численность метацеркарий *Gymnophallus rebecqui*
у моллюсков в акватории г. Севастополя

Вид моллюска	ИИ, min-max	ИО, экз./особь
<i>Abra segmentum</i>	1-418	14,2±1,75
<i>Cerastoderma glaucum</i>	1-313	9,3±1,84

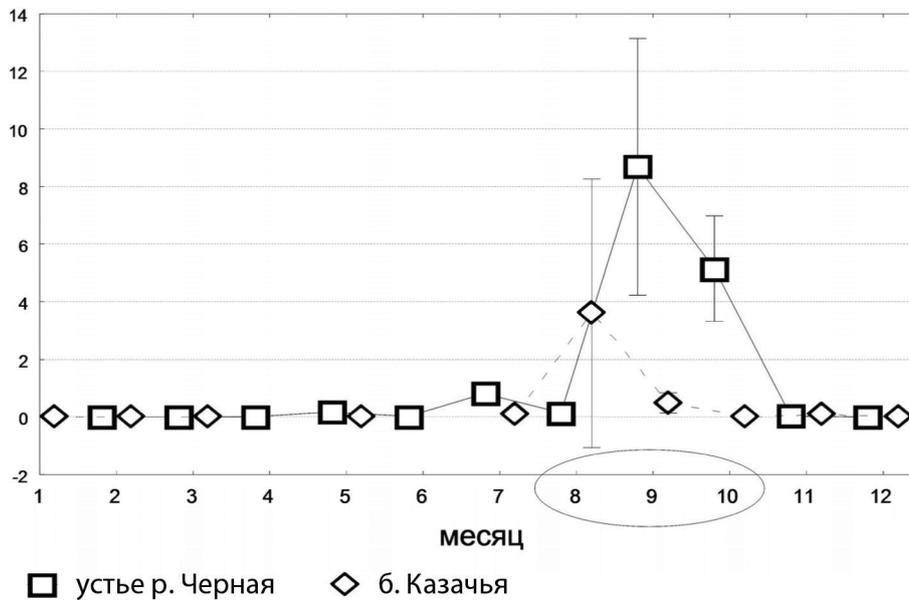


Рис. 4. Сезонная динамика численности (ИО, экз./особь) метацеркарий *Gymnophallus rebecqui* в моллюсках *Cerastoderma glaucum* в акватории г. Севастополя

с приспособлением жизненного цикла этой трематоды к моменту скопления птиц на водоемах перед осенней миграцией (табл. 2, рис. 4).

Впервые мариты *G. rebecqui* были описаны Бартоли [4] от нескольких видов уток вдоль побережья Франции. Церкарии этой трематоды первоначально были найдены у двустворчатых моллюсков *A. tenuis* и названы *Cercaria dichotoma* [18]. Позже Вилотт (Vilott, 1878) описал их как *C. fuscicauda* из пресноводного моллюска *Lymnaea stagnalis*, но Стэнкард и Юзман [17] признали эту идентификацию вида ошибочной. Похожие фуркоцеркарии были отмечены у *A. tenuis* у берегов Британии [13] и позже на материале из этого же района и от этого же хозяина, а также от *C. glaucum* Poiret, 1789, были описаны все стадии жизненного цикла этой гимнофалидной трематоды [6]. Позднее *G. rebecqui* был перемещен в род *Meiogympnophallus* [5], а последний в недавней ревизии семейства Gymnophallidae

[16] был сведен в синоним к *Parvatrema*. Таким образом, *G. rebecqui* становится младшим синонимом *P. rebecqui* [4]. В этой же работе в качестве основного диагностирующего признака рода *Parvatrema* отмечается V-образный экскреторный пузырь в противоположность Y-образному у *Gymnophallus*. Однако, последняя ревизия семейства Gymnophallidae показала, что для идентификации рода трематод *Parvatrema* в качестве основного диагностирующего признака используется наличие вентральной ямки и простатических клеток над брюшной присоской в противоположность отсутствия ее у рода *Gymnophallus*, а также наличие дивертикул выделительного пузыря у представителей рода *Parvatrema* [7].

Согласно литературным данным [3, 6], некоторые метацеркарии гимнофаллид не инцистируются во втором промежуточном хозяине, а часто наблюдаются в свободном состоянии в экстраполярной полости моллю-

сков или на поверхности мантии. Таким примером могут послужить моллюски *Hydrobia acuta* (Draparnaud, 1805), в мантийной полости которых нами были отмечены свободные «бродячие» метацеркарии *G. rebecqui* (см. табл. 2, рис. 4). Гимнофаллидные метацеркарии встречаются в большом количестве и могут наносить этим вред хозяину. В литературе отмечены случаи гиперплазии эпителиальных тканей мантии [6]. Моллюск активно избавляется от таких метацеркарий, выбрасывая их через сифоны.

Таким образом, как по морфологии личиночных стадий, так и по поведению личинок в свободном состоянии и характеру заражения хозяев наиболее правильным представляется определение выявленных личинок как трематод рода *Gymnophallus*, а именно *Gymnophallus rebecqui*.

Автор выражает благодарность сотруднику отдела экологии бентоса к. б. н. Макарову Михаилу Валерьевичу за отбор проб черноморских моллюсков из акватории Севастопольских бухт и идентификацию видового состава моллюсков.

Работа выполнена при финансовой поддержке средств федерального бюджета РАН (проект № АААА-А18-118020890074-2).

Литература

1. Быховская–Павловская И. Е. Паразитологическое исследование рыб. Л.: Наука, 1969. 108 с.
2. Прокофьев В. В., Галактионов К. В. Стратегии поискового поведения церкарий трематод // Труды зоол. ин-та РАН. 2009. 313 (3). С. 265–284.
3. Чубрик Г. К. Паразитологические исследования моллюсков прибрежной зоны восточного Мурмана и Белого моря // Труды проблемных и тематических совещаний зоол. ин-та РАН. VII совещание по паразитологическим проблемам. 1954. Вып. IV. С. 128–133.
4. Bartoli P. *Gymnophallus rebecqui* n. sp. (syn. *Parvatrema* sp. l., J. Rebecq, 1964) (Digenea: Gymnophallidae) parasite intestinal d'anatidés de Camargue (France). Annales de parasitologie humaine et compare. 1983; 58: 211–225.
5. Bowers E. A. The metacercariae of sibling species of *Meiogymnophallus*, including *M. rebecqui* comb. nov. (Digenea: Gymnophallidae), and their effects on closely related Cerastoderma host species (Mollusca: Bivalvia). Parasitology Research. 1996; 82(6): 505–510.
6. Campbell D. The life cycle of *Gymnophallus rebecqui* (Digenea: Gymnophallidae) and the response of the bivalve *Abra tenuis* to its metacercari. J. mar. biol. Ass. U.K. 1985; 65: 589–601.
7. Cremonte F., Gilardoni C., Pina S., Rodrigues P., Ituarte C. Revision of the Family Gymnophallidae Odner, 1905 (Digenea) based on morphological and molecular data. Parasitology International. 2015; 64: 202–210.
8. Dmitrieva E. V., Lyakh A. M., Kornyychuk Yu. M., Polyakova T. A., Popyuk M. P. (2015) IMBR Collection of marine parasites: the collection of marine parasites maintained by the Institute of Marine Biological Research. www.marineparasites.org. (Accessed at Nov 26, 2016.)
9. Galaktionov K. V., Irwin S. W. B., Saville D. H. One of the most complex life-cycles among trematodes: a description of *Parvatrema margaritense* (Ching, 1982) n. comb. (Gymnophallidae) possessing parthenogenetic metacercariae. Parasitology. 2006; 132: 733–746.
10. Galaktionov K. V. A description of the parthenogenetic metacercaria and cercaria of *Cercaria falsicingulae* I larva nov. (Digenea: Gymnophallidae) from the snails *Falsicingula* spp. (Gastropoda), with speculation on an unusual life-cycle. Syst. Parasitol., 2007; 68: 137–146.
11. Gibson D. I., Jones A., Bray A. Keys to the Trematoda Eds. Wallingford: CABI Publ., 2002; Vol. 1.
12. Kostadinova A. *Dicrogaster perpusilla* Loos, 1902 sensu Sarabeev, Balbuena (Digenea: Haploporidae): a note of caution. Syst. Parasitol. 2009; 73: 141–150.
13. Lebour M. V. Trematodes of Northumberland coast. Transactions of the Natural History Society of Northumberland, Durham and Newcastle-upon 1908. Tyne, 3. P. 28–45.
14. Pekkarinen M. Development of the cercaria of *Lacunovermis macomae* (Trematoda: Gymnophallidae) to the metacercaria in brackish-water *Macoma balthica* (Bivalvia). Ann. Zool. Fennici. 1986; 23: 237–250.
15. Pekkarinen M. The cercaria of *Lacunovermis macomae* (Lebour, 1908) (Trematoda: Gymnophallidae), and its penetration into the bivalve *Macoma balthica* (L.) in experimental conditions. Ann. Zool. Fennici. 1987; 24: 101–121.
16. Scholz T. Family Gymnophallidae Odhner, 1905. Keys to Trematoda. Contr.: D. I. Gibson, A. Jones, R. A. Bray. Oxon, U.K.: Cabi Publishing, 2002; 1: 245–251.

17. Stunkard H. W., Uzmann J. R. Studies on digenetic trematodes of the genera *Gymnophallus* and *Parvatrema*. Biological Bulletin. Marine Biological Laboratory, Woods Hole, Mass., 1958; 115: 276–302.
18. Vilott M. A. On the migrations and metamorphoses of the marine endoparasitic trematodes. Annales and Magazine of Natural History. 1875; 16: 302–304.

References

1. Bykhovskaya–Pavlovskaya I. E. Parasitologic study of fish. L.: Science, 1969; 108. (In Russ.)
2. Prokofiev V. V., Galaktionov K. V. Strategies of trematode cercariae' searching behavior. *Works of the Institute of Zoology of the Russian Academy of Sciences*. 2009; 313 (3): 265–284. (In Russ.)
3. Chubrik G. K. Parasitological studies of mollusks of the eastern Murman and the White Sea coastal region. *Works of problematic and topical meetings of the Institute of Zoology of the Russian Academy of Sciences*. VII meeting on parasitological issues. 1954; 4: 128–133. (In Russ.)
4. Bartoli P. *Gymnophallus rebecqui* n. sp. (syn. *Parvatrema* sp. l., J. Rebecq, 1964) (Digenea: Gymnophallidae) parasite intestinal d'anatidés de Camargue (France). *Annales de parasitologie humaine et compare*. 1983; 58: 211–225.
5. Bowers E. A. The metacercariae of sibling species of *Meiogymnophallus*, including *M. rebecqui* comb. nov. (Digenea: Gymnophallidae), and their effects on closely related *Cerastoderma* host species (Mollusca: Bivalvia). *Parasitology Research*. 1996; 82(6): 505–510.
6. Campbell D. The life cycle of *Gymnophallus rebecqui* (Digenea: Gymnophallidae) and the response of the bivalve *Abra tenuis* to its metacercari. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 1985; 65: 589–601.
7. Cremonte F., Gilardoni C., Pina S., Rodrigues P., Ituarte C. Revision of the Family Gymnophallidae Odner, 1905 (Digenea) based on morphological and molecular data. *Parasitology International*. 2015; 64: 202–210.
8. Dmitrieva E. V., Lyakh A. M., Kornychuk Yu. M., Polyakova T. A., Popyuk M. P. (2015) IMBR Collection of marine parasites: the collection of marine parasites maintained by the Institute of Marine Biological Research. www.marineparasites.org. (Accessed at Nov 26, 2016.)
9. Galaktionov K. V., Irwin S. W. B., Saville D. H. One of the most complex life-cycles among trematodes: a description of *Parvatrema margaritense* (Ching, 1982) n. comb. (Gymnophallidae) possessing parthenogenetic metacercariae. *Parasitology*. 2006; 132: 733–746.
10. Galaktionov K. V. A description of the parthenogenetic metacercaria and cercaria of *Cercaria falsicingulae* I larva nov. (Digenea: Gymnophallidae) from the snails *Falsicingula* spp. (Gastropoda), with speculation on an unusual life-cycle. *Syst. Parasitol.*, 2007; 68: 137–146.
11. Gibson D. I., Jones A., Bray A. Keys to the Trematoda Eds. Wallingford: CABI Publ., 2002; Vol. 1.
12. Kostadinova A. *Dicrogaster perpusilla* Loos, 1902 *sensu* Sarabeev, Balbuena (Digenea: Haploporidae): a note of caution. *Syst. Parasitol.* 2009; 73: 141–150.
13. Lebour M. V. Trematodes of Northumberland coast. Transactions of the Natural History Society of Northumberland, Durham and Newcastle-upon 1908. Tyne, 3. P. 28–45.
14. Pekkarinen M. Development of the cercaria of *Lacunovermis macomae* (Trematoda: Gymnophallidae) to the metacercaria in brackish-water *Macoma balthica* (Bivalvia). *Ann. Zool. Fennici*. 1986; 23: 237–250.
15. Pekkarinen M. The cercaria of *Lacunovermis macomae* (Lebour, 1908) (Trematoda: Gymnophallidae), and its penetration into the bivalve *Macoma balthica* (L.) in experimental conditions. *Ann. Zool. Fennici*. 1987; 24: 101–121.
16. Scholz T. Family Gymnophallidae Odner, 1905. Keys to Trematoda. Contr.: D. I. Gibson, A. Jones, R. A. Bray. Oxon, U.K.: Cabi Publishing, 2002; 1: 245–251.
17. Stunkard H. W., Uzmann J. R. Studies on digenetic trematodes of the genera *Gymnophallus* and *Parvatrema*. Biological Bulletin. Marine Biological Laboratory, Woods Hole, Mass., 1958; 115: 276–302.
18. Vilott M. A. On the migrations and metamorphoses of the marine endoparasitic trematodes. Annales and Magazine of Natural History. 1875; 16: 302–304.