

Первая регистрация паразитической нематоды *Clavinema mariae* (Dracunculoidea: Philometridae) у трескообразных рыб (Osteichthyes: Gadiformes)

С.Г. Соколов¹, С.Е. Фролова², Е.В. Фролов²

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский пр., 33, Москва 119071, Россия.

e-mail: sokolovsg@mail.ru

² Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, ул. Комсомольская 196, Южно-Сахалинск 693023, Россия.

РЕЗЮМЕ: Нематода *Clavinema mariae* отмечена у тихоокеанской наваги, пойманной в лагунном озере Изменчивое (о. Сахалин). Это первая регистрация данного паразита у трескообразных рыб. Получены новые данные о расположении дорсальной пищеводной железы у этого вида нематод. Внесены изменения в диагноз р. *Clavinema*.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: *Clavinema mariae*, Dracunculoidea, *Eleginus gracilis*, Philometridae.

The first record of parasitic nematode *Clavinema mariae* (Dracunculoidea: Philometridae) in gadiform fishes (Osteichthyes: Gadiformes)

S.G. Sokolov¹, S.E. Frolova², E.V. Frolov²

¹ A.N. Severtsov Ecology and Evolution Institute, Leninskiy pr. 33, Moscow 119071, Russia.

e-mail: sokolovsg@mail.ru

² Sakhalin Research Institute of Fisheries and Oceanography, Komsomolskaya str. 196, Yuzhno-Sakhalinsk 693023, Russia.

ABSTRACT: Nematode *Clavinema mariae* has been found in Pacific saffron cod *Eleginus gracilis*, caught in Izmenchivoye lagoon (Sakhalin). This is the first report of this parasite from gadiform fishes. The new data on location of dorsal oesophageal gland in this species has been obtained. Diagnosis of the genus *Clavinema* has been adjusted.

KEY WORDS: *Clavinema mariae*, Dracunculoidea, *Eleginus gracilis*, Philometridae.

Введение

Clavinema Yamaguti, 1935 — небольшой по числу видов род филOMETРИДНЫХ нематод (Philometridae), эндемичный для бассейна Северной Пацифики (Moravec, 2006). *Clav-*

inema mariae (Layman, 1930) — единственный представитель этого рода, отмеченный у морских и солоноватоводных рыб. Взрослые особи данного вида паразитируют под кожей у камбалообразных, скорпенообразных и окунеобразных рыб (Ляйман, 1930;

Kuitunen-Ekbaum, 1933; Yamaguchi et al., 1973; Margolis, Moravec, 1987; Буторина, Скиба, 2001 и др.). Ряд авторов отмечали *C. mariae* в гонадах рыб (Ляйман, 1930; Маркевич, Буторина, 2005), однако вслед за Ф. Моравцем и К. Нагасавой (Moravec, Nagasawa, 1985), мы считаем эти указания сомнительными. Большинство авторов зарегистрированы только самки *C. mariae*. Самец отмечен единственный раз (Kuitunen-Ekbaum, 1933). Жизненный цикл этого вида изучен неполно. Самки *C. mariae* являются живородящими и продуцируют личинок I стадии. Личинки высвобождаются при разрыве тела материнской особи (Sakaguchi, Fukuhara, 1975; Lewis, 1978). Их дальнейшее развитие осуществляется при участии промежуточного хозяина, в котором они проходят две линьки и превращаются в личинок 3 стадии. В экспериментальных условиях в качестве промежуточного хозяина зарегистрированы веслоногие рачки *Tigriopus japonicus* Mori, 1932, *Microsetella* sp. и *Macrosetella* sp. (Sakaguchi, Fukuhara, 1975). Заражение рачков происходит алиментарным путем.

Нами нематода *C. mariae* отмечена у тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810), пойманной в лагунном озере Изменчивое (о. Сахалин). Это первая регистрация данного паразита у трескообразных рыб (Gadiformes). Цель публикации — документация находки *C. mariae* у нового хозяина и уточнение морфологических признаков этого вида.

Материал и методы

Озеро Изменчивое расположено на юго-востоке о. Сахалин в северо-восточной части Корсаковского плато и имеет лагунное происхождение. Площадь озера 9,5–13,0 км², максимальная глубина 7 м, соленость воды более 25‰ (Бровко, 1990; Бровко и др., 2002). Озеро от моря (зал. Мордвинова) отделяет песчаная коса шириной 100–200 м. Водобмен с морем осуществляется через протоку длиной около 100 м и глубиной 3–4 м.

В период с ноября 2005 г. по январь 2006 г. после нескольких сильных штормов произошло частичное замыкание протоки (Горбунов, 2008). В течение 2006 г. процесс изоляции водоема продолжался, и к весне 2007 г. он перешёл в состояние изолированного мелководного соленого озера. Связь с морем возобновили в 2008 г. искусственным путём усилиями предприятий, ведущих в акватории озера хозяйственную деятельность (Горбунов, 2008). Ихтиофауна озера представлена 40 видами 18 семейств (Гудков, Заварзина, 2006).

Паразитологический материал собран 15 декабря 2007 г. Обследовано 100 экз. тихоокеанской наваги с телом длиной (L) 15,5–31,0 см. Нематод умерщвляли в 0,9%-ном физиологическом растворе хлорида натрия, а затем фиксировали в 70%-ном этиловом спирте.

Описание самок *C. mariae* выполнено по 35 экземплярам, из которых 20 исследованы с использованием светового микроскопа (при этом размеры сняты с 9 экз.), а 15 изучены под сканирующим электронным микроскопом (СЭМ). Для изучения в световой микроскоп самок заключали в глицериновые препараты, используя стандартную методику. Материал для СЭМ подготавливался по методике, предложенной для нематод в ряде руководств (см, например, Спиридонов, Иванова, 2002). Кроме самок были изучены личинки *C. mariae* (50 экз., размеры сняты с 10 экз.), которых заключали в глицериновые препараты и окрашивали галлоцианином с хромовыми квасцами по методике В.В. Ломакина (1994). Глицериновые препараты были просмотрены в световой микроскоп Carl Zeiss Amplitval и зарисованы. Материал передан в музей гельминтологических коллекций Центра паразитологии ИПЭЭ РАН.

Дополнительно изучено 7 экз. *C. mariae* из плавников камбалы Шренка *Pseudopleuronectes yokohamae* (Gunther, 1877), пойманной в зал. Анива в мае 2005 г. Данный вид рыб принадлежит к числу облигатных хозяев *C. mariae*.

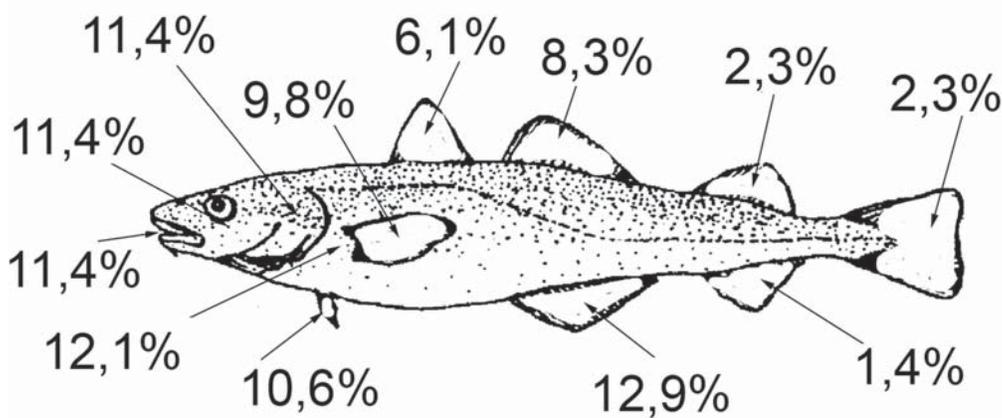


Рис. 1. Локализация *Clavinema mariae* в теле тихоокеанской наваги ($n_{\text{рыб}} = 15$; $n_{\text{паразитов}} = 132$).
 Fig. 1. Localization *Clavinema mariae* in body of Pacific saffron cod ($n_{\text{of fish}} = 15$; $n_{\text{of parasites}} = 132$)

Результаты

Нематоды отмечены у 73% обследованных тихоокеанских наваг. Интенсивность инвазии 3–95 экз. Паразиты располагались под кожей у основания и вдоль лучей плавников, с наружной и внутренней сторон жаберных крышек, в стенке глазницы и ротовой полости (небо, дно полости под языком) (рис. 1). Обнаружены только самки паразита.

Описание зрелой самки из тихоокеанской наваги (рис. 2А–С; 3А–С)

Длина тела 2,40–4,35 см, максимальная ширина 1,38–1,93 мм. Головной и хвостовой концы закругленные, без придатков. Кутикула с мелкой кольчатостью, менее выраженной на переднем конце тела. Головные папиллы собраны в два круга. В наружном круге 4, во внутреннем 2 пары папилл. Амфициальные поры не просматриваются. Передний конец пищевода формирует крупный толстостенный бульбус, имеющий четко выраженное основание блюдцевидной формы. Основание бульбуса отделено от цилиндрической части пищевода неглубокой перетяжкой. Передний край бульбуса с тремя губовидными лопастями. Ротовое отверстие треугольной формы; в фазу расширения оно приобретает округлые черты. Длина бульбуса без основания 0,19–0,30 мм, его

наибольшая ширина 0,27–0,38 мм. Длина основания бульбуса 0,02–0,05 мм, его наибольшая ширина 0,08–0,12 мм. Длина цилиндрической части пищевода 0,95–1,25 мм, полная длина пищевода, включая бульбус и его основание 1,20–1,57 мм (3,8–5,0% от длины тела). Пищеводные железы начинаются у заднего края пищевода. Дорсальная железа веретеновидной формы, расширенная в средней части; занимает всю длину цилиндрической части пищевода. Субвентральные железы занимают задние 2/3 длины цилиндрической части пищевода. В пищеводно-кишечном клапане три ряда клеток. Кишечник слепозамкнутый, оканчивается вблизи заднего конца тела, переходя в лигамент, прикрепленный к стенке тела. Расстояние от переднего края тела до середины нервного кольца 0,30–0,38 мм. Экскреторное отверстие не обнаружено. Вульва отсутствует. Матка, заполненная личинками, занимает почти всю полость тела и оттесняет кишечник к стенке тела.

Описание личинки I стадии из матки материнской особи (рис. 4А–С)

Длина тела 0,397–0,411 мм, наибольшая ширина 0,016–0,018 мм. Хвост остроконечный, его длина 0,092–0,096 мм. Ротовое отверстие терминальное; щелевидное, вытянуто в латеральном направлении. Стома короткая, с тонкими стенками, ее длина 0,002 мм. Пере-

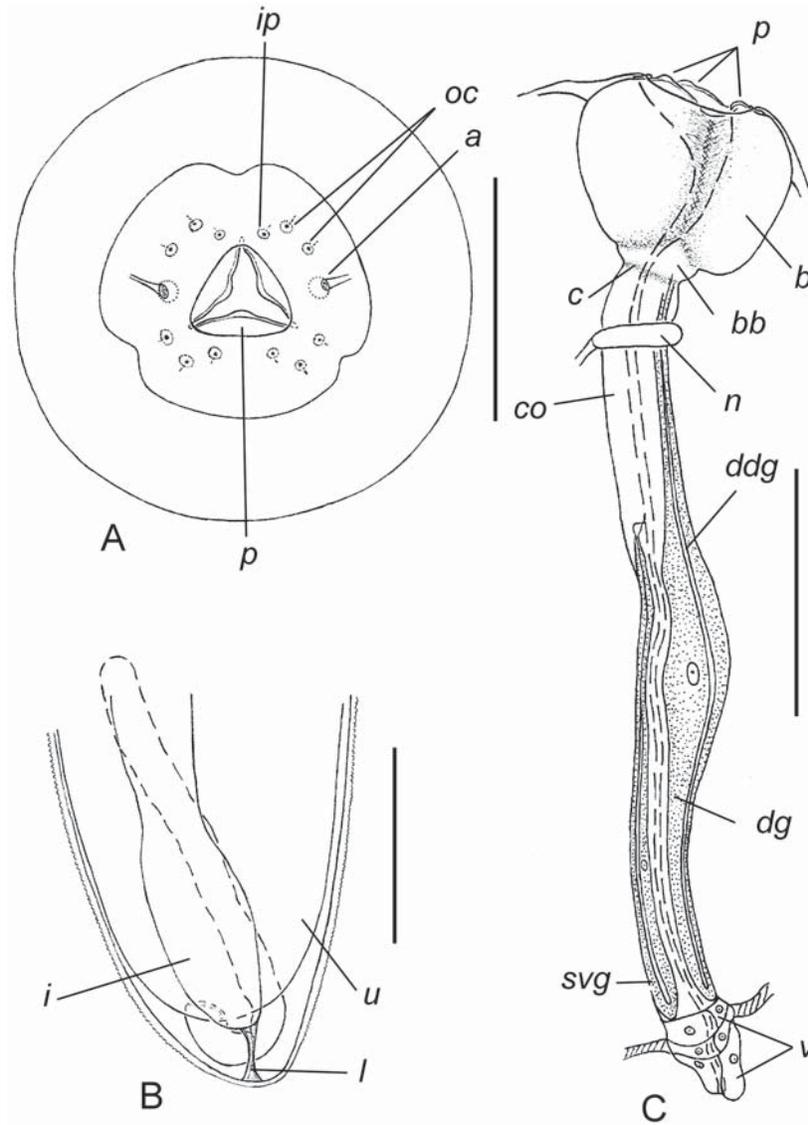


Рис. 2. Самка *Clavinema mariae* из тихоокеанской наваги.

A — головной конец тела; апикальный вид; B — хвостовой конец тела; C — пищевод.

Обозначения: *a* — амфид; *b* — бульбус пищевода; *bb* — основание бульбуса; *c* — перетяжка; *co* — цилиндрическая часть пищевода; *dg* — дорсальная пищеводная железа; *ddg* — проток дорсальной железы; *i* — кишечник; *ip* — головные папиллы внутреннего круга; *l* — лигамент; *n* — нервное кольцо; *oc* — головные папиллы внешнего круга; *p* — губовидные лопасти бульбуса; *svg* — субвентральная пищеводная железа и ее проток; *u* — матка; *v* — пищеводно-кишечный клапан. Масштаб (мм): A, C — 0,3; B — 0,6.

Fig. 2. *Clavinema mariae* female from Pacific saffron cod.

A — cephalic end of body, apical view; B — caudal end of body; C — oesophagus.

Abbreviations: *a* — amphid; *b* — bulb of oesophagus; *bb* — base bulb; *c* — constriction; *co* — cylindrical part of oesophagus; *dg* — dorsal oesophageal gland; *ddg* — duct of dorsal oesophageal gland; *i* — intestine; *ip* — cephalic papillae of inner circle; *l* — ligament; *n* — nerve ring; *oc* — cephalic papillae of outer circle; *p* — lip-like projections of bulb; *svg* — subventral oesophageal gland with duct; *u* — uterus; *v* — oesophago-intestinal valve. Scale bars (mm): A, C — 0.3; B — 0.6.

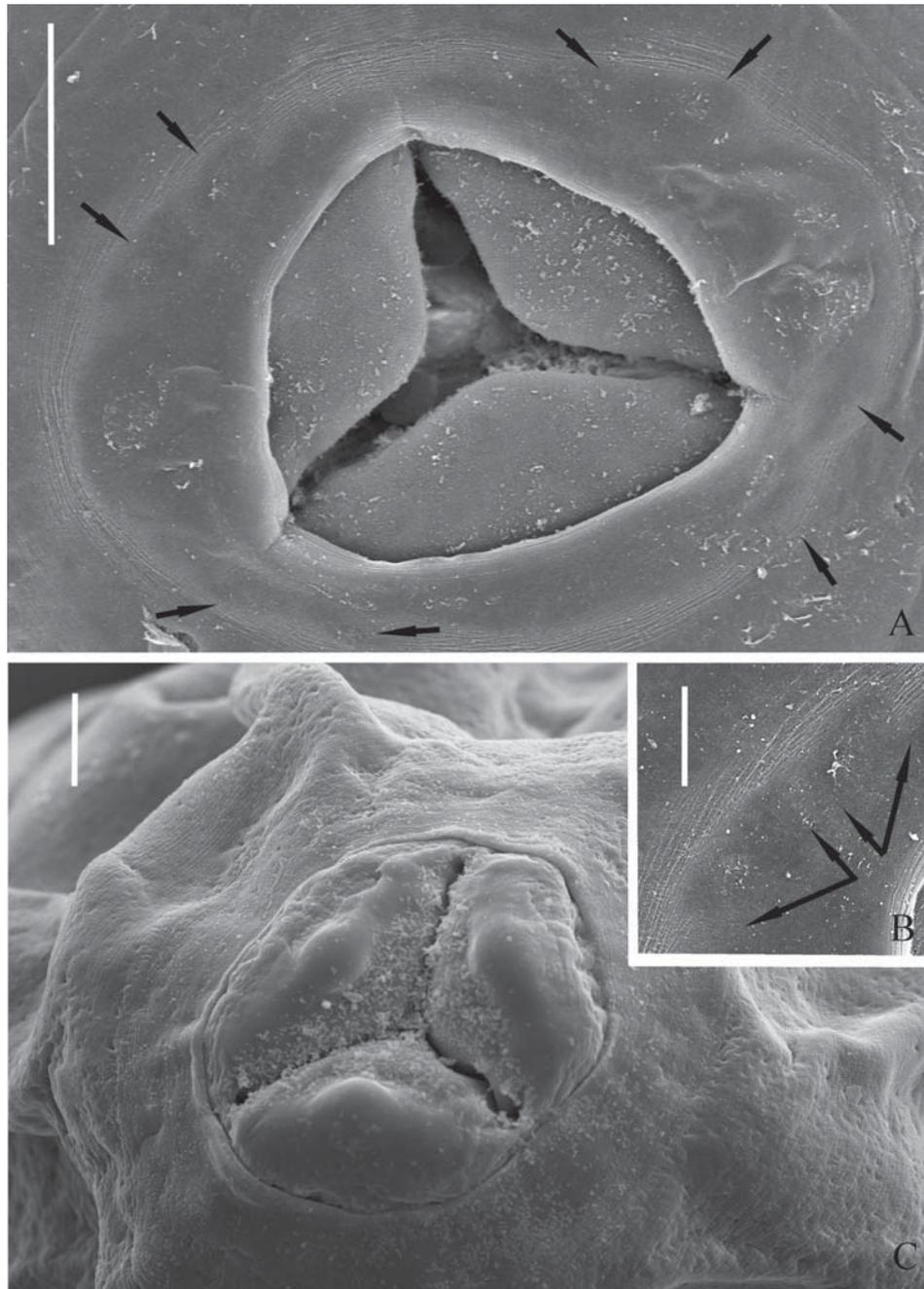


Рис. 3. Самка *Clavinema mariae* из тихоокеанской наваги, СЭМ фотографии головного конца тела. А — ротовое отверстие и вероятное местонахождение папилл наружного круга (стрелки), В — предполагаемые папиллы наружного круга (между стрелками), С — передний край пищевого бульбуса. Масштаб (мм): А — 0,006; В — 0,002; С — 0,003.

Fig. 3. *Clavinema mariae* female from Pacific saffron cod, SEM micrographs of cephalic end. А — oral aperture and possible site of outer circle papillae (arrows); В — supposed papillae of outer circle (between the arrows); С — anterior extremity of oesophageal bulb. Scale bars (mm): А — 0.006; В — 0.002; С — 0.003.

дний конец тела с направленным вперед дорсальным личиночным зубом, его длина 0,002 мм. Пищеводные железы в задней части пищевода. Длина пищевода 0,125–0,137 мм. Расстояние от переднего края тела до середины нервного кольца 0,065–0,069 мм, до экскреторного отверстия 0,074–0,080 мм. Половой зачаток в задней половине тела (0,083–0,088 мм от анального отверстия); состоит из 2 герминативных клеток с крупным ядром, расположенных в средней части зачатка, и 2 соматических — расположенных на его полюсах.

Clavinema mariae из камбалы Шренка

Изученный в сравнительных целях материал от камбалы Шренка представлен фрагментами тел зрелых и субадультных самок. Тем не менее, основные детали строения этих паразитов видны отчетливо. Передний конец их тела имеет такое же строение, как у описанных выше особей из наваги. В частности, имеется 4 пары головных папилл наружного и 2 пары папилл внутреннего круга. Амфидиальные поры не просматриваются, но видны амфидиальные каналы, уходящие вглубь тела. Пищевод разделен на передний четко обособленный бульбус с блюдцевидным основанием и заднюю цилиндрическую часть. Передний край бульбуса с тремя губовидными лопастями, выступающими из треугольного ротового отверстия. Дорсальная железа занимает всю длину цилиндрической части пищевода. Она веретеновидной формы, с узкими проксимальным и дистальным концами и расширенным срединным участком (рис. 5А, В). Субвентральные железы занимают задние 2/3 длины цилиндрической части пищевода. Размер бульбуса (по 3 экз.) с учетом основания 0,25–0,28 × 0,25–0,31 мм, длина цилиндрической части пищевода 0,74–0,90 мм, расстояние от переднего края тела до середины нервного кольца 0,34–0,37 мм. Задний конец тела не отличается от такового у особей от наваги.

Обсуждение

Морфологию *C. mariae* изучали многие авторы (Ляйман, 1930; Kuitunen-Ekbaum,

1933; Yamaguti, 1961; Machida, 1970; Yamaguchi et al., 1973; Margolis, Moravec, 1987), но наиболее полное описание этого вида выполнено Ф. Моравцем с соавторами (Moravec et al., 1998).

По литературным данным для *C. mariae* характерна короткая дорсальная пищеводная железа, лежащая в средней части пищевода (Moravec et al., 1998 и др.). У исследованных нами экземпляров от наваги и камбалы железа занимает всю длину дорсального сектора пищевода (рис. 2С; 5А, В). Относительно узкие дистальный и проксимальный концы железы, расположенные в передней и задней частях пищевода, заметны только при рассмотрении изолированного пищевода, вырезанного из тела нематоды. На тотальных препаратах паразита четко видна только расширенная средняя часть железы. По-видимому, за укороченное тело железы другие авторы принимали ее расширенную среднюю часть.

Ф. Моравец с соавторами (Moravec et al., 1998) отмечают у *C. mariae* 4 пары головных папилл наружного круга и 3 пары папилл внутреннего круга. Заметим, что эти исследователи были единственными, кто наблюдали головные папиллы у этого вида. У нематод из наваги и камбалы мы обнаружили 4 пары папилл наружного круга и только 2 пары папилл внутреннего круга: дорсальную и вентральную. Латеральные папиллы внутреннего круга, указанные Ф. Моравцем с соавторами (Moravec et al., 1998), найти не удалось. Папиллы обоих кругов четко видны только под световым микроскопом (рис. 2А). В сканирующем электронном микроскопе головные папиллы обоих кругов у филометрид, как правило, имеют вид хорошо различимых округло-конических (сосочковидных) выступов (Moravec et al., 2002; Moravec, Justine, 2008; Quiazon et al., 2008 и мн. др.). Однако у исследованных нами экземпляров четко обособленные сосочковидные образования, однозначно интерпретируемые как наружные части головных папилл, отсутствуют. С использованием СЭМ удастся обнаружить только 8 субмедианных нечетко оформленных возвышений, лежа-

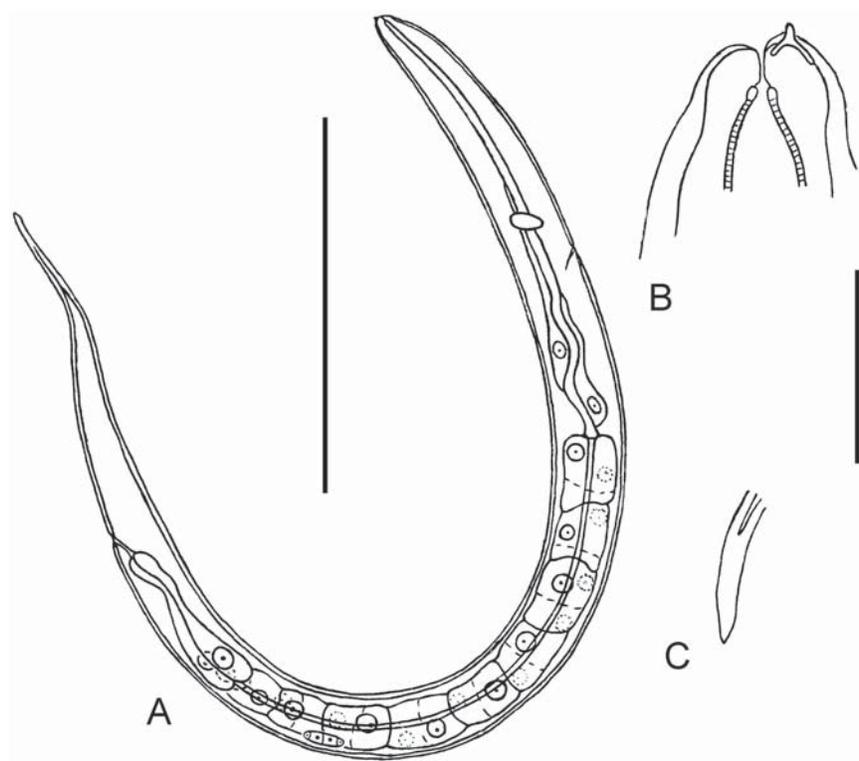


Рис. 4. *Clavinema mariae* из тихоокеанской наваги, личинка I стадии из матки.

A — общий вид тела; B — головной конец тела; C — хвостовой конец тела.

Масштаб (мм): A — 0,1; B, C — 0,02.

Fig. 4. *Clavinema mariae* from Pacific saffron cod, first-stage juvenile from uterus.

A — general view of body; B — cephalic end of body; C — caudal end of body.

Scale bars (mm): A — 0.1; B, C — 0.02.

щих 4 группами вокруг ротового отверстия (рис. 3A). Число и расположение этих структур дают основание предполагать, что каждая из них является слабо развитой внешней частью папиллы наружного круга. Головные папиллы внутреннего круга у исследуемого вида, по-видимому, скрытые, и не имеют ассоциированных с дендритными отростками сенсорных клеток оформленных выступов кутикулы.

В литературе амфида у *C. mariae* не описаны. У исследованных нами нематод, видимые под световым микроскопом элементы амфида — это округлая, лежащая под кутикулой полость, с нечетко различимыми стенками, и канал, отходящий от нее вглубь тела

(рис. 2A). Амфидалильные поры не обнаружены. Амфидалильные поры не выявлены и у ряда других филонетрид (Moravec et al., 2006; Quiazon et al., 2008; Moravec, Justine, 2009 и др.). В остальном, исследованные паразиты соответствуют описанию *C. mariae*.

Родовая и видовая таксономия Philometridae основана на морфологии самки (Rasheed, 1963; Ивашкин и др., 1971; Moravec, 2006 и др.). Для рода *Clavinema* специфично сочетание 3 признаков внешнего и внутреннего строения самок — треугольное ротовое отверстие, разделение пищевода на цилиндрическую часть и четко обособленный передний бульбус, и маленькая дорсальная пищеводная железа, расположенная в средней

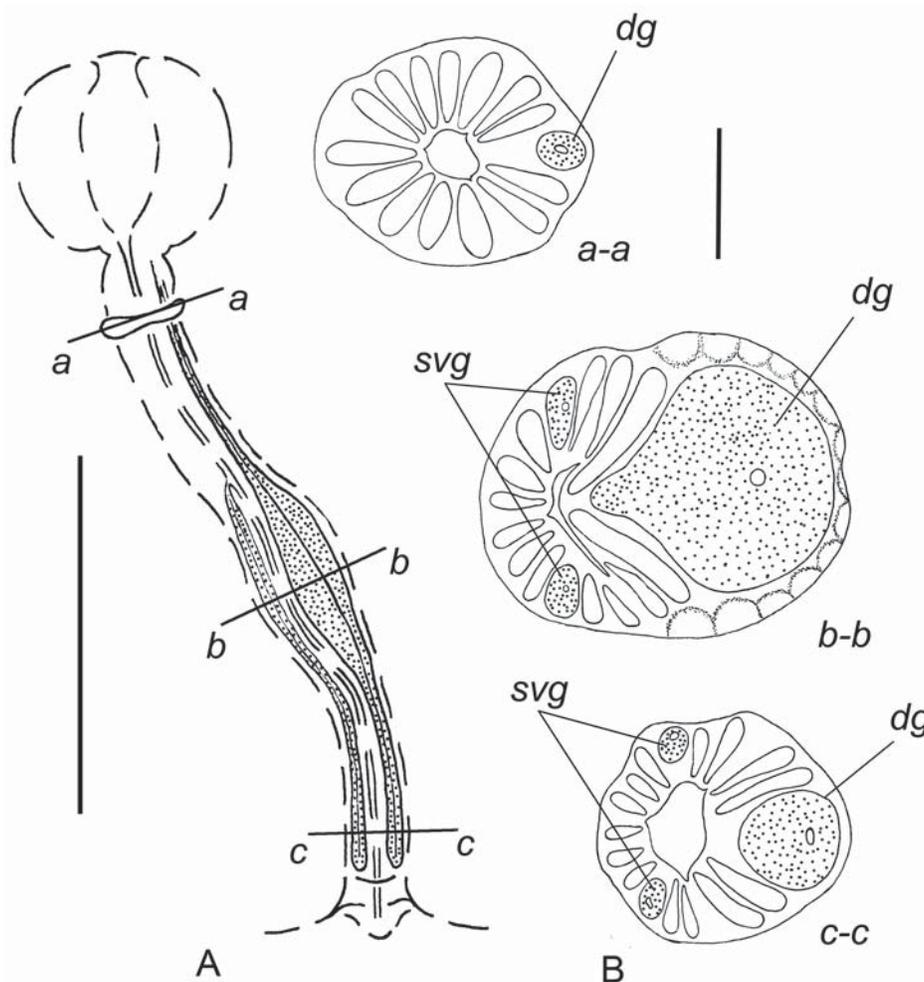


Рис. 5. Самка *Clavinema mariae* из камбалы Шренка, расположение пищеводных желез.

A — общий вид; B — поперечные срезы цилиндрической части пищевода на уровне нервного кольца (a-a), на уровне его средней части (b-b) и уровне его задней части (c-c).

Обозначения: dg — дорсальная железа и ее проток, svg — субвентральные железы и их протоки. Масштаб (мм): A — 0,5; B — 0,05.

Fig. 5. *Clavinema mariae* female from *Pseudopleuronectes yokohamae*, location of oesophageal glands.

A — general view; B — transverse sections of cylindrical part of oesophagus at level nerve ring (a-a), at level its middle portion (b-b), at level its posterior portion (c-c).

Abbreviations: dg — dorsal oesophageal gland and its duct, svg — subventral oesophageal glands and their ducts. Scale bars (mm): A — 0.5; B — 0.05.

части пищевода (Moravec, 2006). По всем другим морфологическим признакам этот род сходен с р. *Philometra* Costa, 1845. В отдельности, все перечисленные признаки могут присутствовать и у филометр. В частности, треугольное ротовое отверстие отмечено у *Philometra lateolabracis* (Yamaguti,

1935), укороченная железа характерна для *Ph. sebastisci* Yamaguti, 1941 и *Ph. cyanopodi* Moravec et Justine, 2008, а разделение пищевода на цилиндрическую часть и обособленный бульбус — для *Ph. ophisterni* Moravec, Salgado-Maldonado et Aguilar-Aguilar, 2002, *Ph. kohnae* Moravec et Rohde, 1992, *Ph.*

poblana Caspeta-Mandujano, Ramirez et Peralta-Rodriguez, 2009 и др. видов (Moravec, Rohde, 1992; Moravec et al., 1998, 2002; Moravec, Justine, 2008; Quiazon et al., 2008; Caspeta-Mandujano et al., 2009). Впрочем, присутствие укороченной дорсальной пищеводной железы у филонемат требуют дополнительного подтверждения. Подавляющее большинство филонемат имеет длинную дорсальную железу, протянувшуюся от заднего края пищевода до нервного кольца, либо еще дальше вперед. Форма железы близка к цилиндрической, ее ширина на большом протяжении более или менее одинаковая; у многих видов она в два и более раз превышает ширину субвентрального сектора пищевода (Moravec, 2006 и мн. др.). Род *Clavinema* помимо *C. mariae* включает еще два вида: *C. fujimotoi* (Furuyama, 1932) и типовой вид рода *C. parasiluri* Yamaguti, 1935 (см. Moravec, 2006). Оба описаны от пресноводных рыб: змееголовых (*C. fujimotoi*) и сомовых (*C. parasiluri*). Изучение последовательности рибосомной ДНК этих видов поддержало родовой статус *Clavinema* (см. Wijova et al., 2006). Детального, выполненного по поперечным срезам, описания цилиндрической части пищевода этих видов не существует. Таким образом, вопрос о протяженности и форме дорсальной железы у этих нематод остается открытым. Не исключено, что она у них также является веретеновидной и занимает всю длину дорсального сектора пищевода. Тем не менее, на данный момент *C. mariae* не соответствует диагнозу р. *Clavinema*. С другой стороны, по форме дорсальной пищеводной железы этот вид отличается от представителей р. *Philometra*, в том числе тех видов, которые имеют треугольное ротовое отверстие и обособленный пищеводный бульбус. Несомненно, форма железы не является достаточным основанием для описания отдельного рода. При определении родовой принадлежности *C. mariae* мы исходим из 2 положений: доказанная обособленность р. *Clavinema* и близость *C. mariae* к *C. fujimotoi* и *C. parasiluri* по сочетанию двух признаков — форме ротового отверстия и строению пищевода (разделе-

ние на бульбус и цилиндрическую часть). В соответствии с этим, считаем возможным оставить *C. mariae* в р. *Clavinema*, изменив диагноз рода, предложенный Ф. Моравцем (Moravec, 2006). Приводим скорректированный диагноз р. *Clavinema* (внесенные изменения выделены подчеркиванием). Самец с тупым хвостовым концом, снабженным двумя латеральными полукруглыми выростами. Имеются две игловидные спиккулы. Тело половозрелых самок удлинненно-булавовидное, с толстой мышечной стенкой и неорнаментированной кутикулой. Головные папиллы слабо развитые. Ротовое отверстие треугольной формы. Передняя часть пищевода преобразована в крупный бульбус, отчетливо отделенный от задней цилиндрической части. Дорсальный сектор цилиндрической части пищевода с маленькой железой в его средней части или веретеновидной, занимающей всю его длину. Кишечник, расширенный в передней части. Яичники противоположные, терминальные. Матка занимает почти всю длину тела. Задний конец тела закругленный, без хвостовых придатков. Тканевые паразиты пресноводных и морских рыб.

Зараженность тихоокеанской наваги *C. mariae* отмечена единственный раз за многие годы паразитологического мониторинга (с 1990 по 2009 г.) в оз. Изменчивое и заливе Мордвинова. Интересно, что нематоды найдены у наваги в «изолированный» период существования водоема. Отсутствие повторных находок *C. mariae* у этого вида рыб пока не имеет объяснений.

Благодарности

Авторы благодарят В.И. Радченко (СахНИРО) и М.Б. Шедько (БПИ ДВО РАН) за помощь в получении необходимой литературы. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования».

Литература

Бровко П.Ф. 1990. Развитие прибрежных лагун. Владивосток: Изд-во Дальневосточн. гос. ун-та. 148 с.

- Бровко П.Ф., Микишин Ю.А., Рыбаков В.Ф., Володарский А.Н., Терентьев Н.С., Токарчук Т.Н. 2002. Лагуны Сахалина. Владивосток: Изд-во Дальневосточн. гос. ун-та. 80 с.
- Буторина Т.Е., Скиба Н.И. 2001. Паразиты рыб бухты Северной залива Славянка // Науч. тр. Дальневосточн. гос. технич. рыбохозяйств. ун-та. Т.14. С.102–105.
- Горбунов А.О. 2008. Особенности морфодинамики бара озера Изменчивое (о. Сахалин) // Природные катастрофы: изучение, мониторинг, прогноз. Тез. докл. 3 Сахалинской молодёжной научной школы (3–6 июня 2008, Южно-Сахалинск). Южно-Сахалинск. С.111.
- Гудков П.К., Заварзина Н.К. 2006. Сравнительный анализ иктофауны некоторых водоемов Тонино-Анивского полуострова Сахалина // Тр. Сахалинск. НИИ рыбн. хоз-ва и океаногр. Т.8. С.50–66.
- Ивашкин В.М., Соболев А.А., Хромова Л.А. 1971. Камалланаты животных и человека и вызываемые ими заболевания // Основы нематодологии. М.: Наука. Т.22. 388 с.
- Ломакин В.В. 1994. Опыт использования методик окраски и анатомирования в систематике и дифференциальной диагностике паразитических животных // В.И. Фрезе (ред.). Дифференциальная диагностика паразитов и аспекты паразито-хозяйственных отношений. М.: Ин-т паразитологии РАН. С.7–12.
- Ляйман Э.М. 1930. Паразитические черви рыб залива Петра Великого // Изв. Тихоокеанской научно-промысловой станции. Т.3. С.3–104.
- Маркевич А.И., Буторина Т.Е. 2005. Патологии и инвазии паразитами некоторых морских рыб у острова Большой Пелис (Дальневосточный морской биосферный заповедник) // Вопросы рыболовства. Т.6. С.781–790.
- Спирidonov С.Э., Иванова Е.С. 2002. Строение поверхности кутикулы волосатиков рода *Spinochondodes* Kirjanova, 1950 (Nematomorpha, Chordodidae) // Тр. Ин-та паразитол. РАН. Т.43. С.246–253.
- Caspeta-Mandujano J., Ramirez J., Peralta-Rodriguez J. 2009. A new philometrid species (Nematoda) from the freshwater fish *Cichlasoma istlanum* (Jordan and Snyder, 1899) (Cichlidae) in Mexico // Journal of Parasitology. Vol.95. P.403–406.
- Kuitunen-Ekbaum E. 1933. A case of dracontiasis in Pacific coastal fishes // Contributions to Canadian Biology and Fisheries. New Series. Vol.8. P.161–168.
- Lewis J. 1978. Mechanisms of larval release in dracunculoid nematodes // Parasitology. Vol.77. No.3. P.vi.
- Machida M. 1970. [*Philometra mariae* Layman, 1930 from a right-eyed flounder, *Limanda yokohamae*] // Fish Pathology. Vol.5. P.21–24 [in Japanese, English summary].
- Margolis L., Moravec F. 1987. Record of *Clavinema mariae* (Layman, 1930) (Nematoda: Philometridae) from a North American freshwater fish, with notes on the systematic status of *Philometra americana* Kuitunen-Ekbaum, 1933 // Folia Parasitologica. Vol.34. P.31–36.
- Moravec F. 2006. Dracunculoid and anguillicoloid nematodes parasitic in vertebrates. Academia, Praha. 634 p.
- Moravec F., De Buron I., Roumillat W. 2006 Two species of *Philometra* (Nematoda: Philometridae) parasitic in the perciform fish *Cynoscion nebulosus* (Sciaenidae) in the estuaries of South Carolina, USA // Folia Parasitologica. Vol.53. P.63–70.
- Moravec F., Justine J.-L. 2008. Some philometrid nematodes (Philometridae), including four new species of *Philometra*, from marine fishes off New Caledonia // Acta Parasitologica Vol.53. P.369–381.
- Moravec F., Justine J.-L. 2009. New data on dracunculoid nematodes from fishes off New Caledonia, including four new species of *Philometra* (Philometridae) and *Ichthyofilaria* (Guyanemidae) // Folia Parasitologica. Vol.56. P.129–142.
- Moravec F., Nagasawa K. 1985. *Ichthyofilaria japonica* sp. n. (Philometridae) and some other nematodes from marine fishes from Hokkaido, Japan // Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovaca. Vol.49. P.211–223.
- Moravec F., Nagasawa K., Ogawa K. 1998. Observations on five species of philometrid nematodes from marine fishes in Japan // Systematic Parasitology. Vol.40. P.67–80.
- Moravec F., Rohde K. 1992. Three species of nematodes of the superfamily Dracunculoidea from Australian fishes // Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovaca. Vol.56. P.187–195.
- Moravec F., Salgado-Maldonado G., Aguilar-Aguilar R. 2002. Two new nematodes, *Paraseuratoides ophisterni* gen. et sp. n. (Quimperiidae) and *Philometra ophisterni* sp. n. (Philometridae) from the swamp-eel *Ophisternon aenigmaticum* in Mexico // Folia Parasitologica. Vol.49. P.109–117.
- Quiazon K., Yoshinaga T., Ogawa K. 2008. Taxonomical study into two new species of *Philometra* (Nematoda: Philometridae) previously identified as *Philometra lateolabracis* (Yamaguti, 1935) // Folia Parasitologica. Vol.55. P.29–41.
- Rasheed S. 1963. A revision of the genus *Philometra* Costa, 1845 // Journal of Helminthology. Vol.37. P.89–130.
- Sakaguchi S., Fukuhara O. 1975. [Studies on a nematode, *Philometra*, in the marine benthic fishes – II. Morphology of the larvae and experimental infection to the intermediate host] // Bulletin of the Nansei Regional Fisheries Research Laboratory. Vol.8. P.1–10 [in Japanese, English summary].
- Wijová M., Moravec F., Horák A., Lukeš J. 2006. Evolutionary relationships of Spirurina (Nematoda: Chromadorea: Rhabditida) with special emphasis on dracunculoid nematodes inferred from SSU rRNA gene sequences // International Journal for Parasitology. Vol.3. P.1067–1075.
- Yamaguchi Y., Sakaguchi S., Goto M. 1973. [Studies on a nematode, *Philometra*, in the marine benthic fishes – I. Distribution in the northwest areas of Hiroshima Bay. Morphological observations on the adult fluke] // Bulletin of the Nansei Regional Fisheries Research Laboratory. Vol.6. P.9–16 [in Japanese, English summary].
- Yamaguti S. 1961. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 57. Nematodes of fishes, III // Journal of Helminthology. R. T. Leiper Supplement. P.217–228.