

На правах рукописи

ВЛАСЕНКО

Павел Германович

ЦЕСТОДЫ РОДА *TRIAENOPHORUS* РЫБ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ:
ФИЛОГЕНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ

1.5.12 - зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Новосибирск 2026

Работа выполнена в лаборатории физиологии и генетики гидробионтов Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института систематики и экологии животных СО РАН

Научный руководитель: Соловьев Михаил Марьянович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией физиологии и генетики гидробионтов ИСиЭЖ СО РАН.

Официальные оппоненты: Кутырев Иван Александрович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории паразитологии и экологии гидробионтов Института общей и экспериментальной биологии СО РАН.

Гордеев Илья Иванович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник кафедры зоологии беспозвоночных Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова

Ведущая организация: Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск.

Защита состоится «__» _____ 20__ г. в ____ на заседании диссертационного совета Института систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11. Факс: (383)2170-09-73, e-mail: dis@eco.nsc.ru.

С авторефератом можно ознакомиться на сайте <http://www.eco.nsc.ru>

Автореферат разослан «__» _____ 20__ г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Петрожицкая
Людмила Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность и степень разработанности темы исследования.

Цестоды рода *Triaenophorus* Rudolphi, 1793 относятся к одним из наиболее распространённых гельминтов пресноводных рыб бореальной зоны. Их экстенсивность инвазии у вторых промежуточных и окончательных хозяев во многих водоёмах близка к 100% либо достигает этого значения [Miller, 1952; Valtonen, Rintamäki, Lappalainen, 1989; Dieterich, Eckmann, 2000]. Они имеют триксенный жизненный цикл, используя различных костистых рыб в качестве второго промежуточного и окончательного хозяина. Плероцеркоиды *Triaenophorus* spp. локализуются в мускулатуре, внутри и на поверхности внутренних органов, в зависимости от их вида, и являются серьезными патогенами. Они вызывают кровотечения при миграции внутри тела хозяина [Miller, 1952; Rosen, Dick, 1984a; Rosen, Dick, 1984b], воспаление, некроз мышц, образование гранулем, изменение формы тела, ухудшающее подвижность рыбы, и повышают смертность среди зараженных рыб [Извекова, 2001; Miller, 1952; Rosen, Dick, 1984b]. Помимо этого, они резко снижают товарное качество ценных для промысла и любительского лова видов рыб. Половозрелые цестоды вызывают повреждение стенки кишечника окончательного хозяина [Gjurčević et al., 2025; Shostak, Dick, 1986].

В настоящее время нет единого мнения о таксономической структуре рода *Triaenophorus*. До конца 1960-х годов в Евразии было зарегистрировано только два валидных вида этого рода: *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) Rudolphi, 1793 и *Triaenophorus crassus* Forel, 1868. Однако детальное изучение *Triaenophorus*, предпринятое Б.И. Куперманом [Куперман, 1968], позволило описать еще три вида: *Triaenophorus amurensis* Kuperman, 1968, *Triaenophorus orientalis* Kuperman, 1968 и *Triaenophorus meridionalis* Kuperman, 1968: первые два обитают в Амурской переходной зоогеографической области, а третий типичен для водоемов юга Европейской России. М.Н. Дубинина [Дубинина, 1987] считала, что в Евразии этот род представлен всего двумя видами – *T. nodulosus* и *T. crassus*, каждый из которых включает два подвида: *T. crassus crassus*, *T. crassus orientalis*, *T. nodulosus nodulosus* и *T. nodulosus amurensis*. Кухта с соавт. [Kuchta et al., 2007] пришли к выводу, что надежная идентификация видов, описанных Б.И. Куперманом, невозможна. Поэтому они синонимизировали *T. amurensis* с *T. nodulosus*, а *T. orientalis* и *T. meridionalis* с *T. crassus*, сведя, таким образом, разнообразие евразийской группы *Triaenophorus* всего к двум видам. В результате, в литературе существуют три конкурирующие таксономические модели для описания евразийских видов *Triaenophorus* [Дубинина, 1987; Куперман, 1973; Kuchta et al., 2007], и классические морфологические методы исследования не дают адекватного решения в пользу какой-либо из

них. Поэтому в настоящей работе используется ДНК-штрихкодирование для проверки существующих таксономических гипотез, опираясь на последовательности *cox1* (ген субъединицы 1 митохондриальной цитохром с-оксидазы) и 28S (большая субъединица ядерного гена рРНК) в качестве молекулярных маркеров. *cox1* и 28S являются двумя наиболее широко используемыми маркерами для таксономии видов паразитических плоских червей [Chambrier de et al., 2015; Vilas, Criscione, Blouin, 2005].

Представители рода *Triaenophorus* активно изучаются как патогены рыб. Основное внимание исследователей сосредоточено на разнообразии и распространении этих цестод [Дубинина, 1964; Куперман, 1973; Lawler, Scott, 1954], физиологических аспектах их взаимодействия с хозяевами [Извекова, 2001; Borvinskaya et al., 2019] и патогенном влиянии [Miller, 1952; Rosen, Dick, 1984a; Rosen, Dick, 1984b, Gjurčević et al., 2025; Shostak, Dick, 1986]. Частично исследована и структура их популяций в разных водоёмах [Miller, 1952; Schaufler et al., 2014]. При этом ощутимо не хватает сведений о межгодовой динамике заражённости рыб и фрагментарны данные о распределении *Triaenophorus* в пищевой сети водоёмов: опубликованные работы акцентируют внимание либо на конкретных хозяевах [Miller, 1948], либо на отдельных видах цестод [Miller, 1945b]. В настоящей работе рассматривается распределение двух широко распространённых видов рода *Triaenophorus* – *T. nodulosus* и *T. crassus* – у большинства рыб-хозяев в модельном водоёме. В качестве модельного водоёма выбрано оз. Телецкое, где существует стабильная популяция обоих видов цестод [Бочкарев, Гафина, 1993; Титова, 1948; Титова, 1954; Титова, 1965].

Отдельный интерес представляет распределение плероцеркоидов в симпатрической паре сигов Телецкого озера, представленной бентофагом *Coregonus lavaretus pidschian* Gmelin, 1789 (телецкий сиг) и планктофагом *Coregonus lavaretus pravdinellus* Dulkeit, 1949 (сиг Правдина) [Бочкарев, Зуйкова, 2006]. Как правило, встречаемость паразитов в популяции хозяина зависит от генетических факторов и пищевых предпочтений хозяина [Francová, Ondračková, 2011; Pulkkinen et al., 1999]. Анализ распределения *T. crassus* в симпатрической паре сигов практически исключает влияние генетических факторов, благодаря высокому сходству их геномов [Solovyev et al., 2022], фокусируя внимание на влиянии экологической ниши на заражённость плероцеркоидами двух форм/подвидов сигов.

Также актуальным вопросом при исследовании распределения цестод в трофической сети является определение их трофического уровня. Для решения подобных задач наиболее широко применяется метод соотношения стабильных изотопов углерода и азота, позволяющий судить о направлениях и источниках поступления энергии в систему [Gladyshev, 2009]. Однако результаты исследований изотопной подписи паразитов и хозяев часто противоречивы [Nachev et al., 2025]. Различные группы

гельминтов могут как накапливать изотопы азота, выступая «хищниками» по отношению к хозяину, так и не иметь достоверных отличий от него или даже демонстрировать более низкие значения $\delta^{15}\text{N}$, оказываясь на одном трофическом уровне с хозяином, либо выступая по отношению к нему в роли жертвы [Kanaya et al., 2019]. В настоящей работе методом анализа стабильных изотопов углерода и азота выполнена оценка трофических отношений в системе «паразит-хозяин» при локализации плероцеркоидов *T. crassus* в мышечной ткани хозяина. Также определен трофический уровень этих плероцеркоидов в трофической сети Телецкого озера.

Цель работы: разрешить неопределенность в таксономии рода *Triaenophorus* путем реконструкции молекулярной филогении, а также описать распределение в трофической сети модельного водоема двух широко распространенных видов – *T. crassus* и *T. nodulosus*.

Основные задачи исследования:

1. Установить филогенетические отношения внутри рода *Triaenophorus* путем анализа митохондриальных и ядерных молекулярных маркеров.
2. Протестировать существующие таксономические модели для рода *Triaenophorus* на основании установленных филогенетических отношений.
3. Оценить распределение у хозяев и межгодовую динамику инвазии *T. crassus* и *T. nodulosus* на примере модельного водоема – оз. Телецкое.
4. Выявить факторы, влияющие на распределение *T. crassus* и *T. nodulosus* в трофической сети модельного водоема – оз. Телецкое.
5. С помощью анализа стабильных изотопов углерода и азота определить трофическое положение плероцеркоидов *T. crassus* по отношению к симпатрической паре сигов рода *Coregonus* с разной пищевой специализацией.

Научная новизна

Впервые выполнен анализ филогенетических отношений на основании молекулярных маркеров внутри рода *Triaenophorus*. В результате этого анализа подтверждена таксономическая модель, подразумевающая существование у рыб Палеарктики пяти видов цестод *Triaenophorus* spp. и восстановлено три вида – *T. amurensis*, *T. nodulosus* и *T. orientalis*. Оценено распределение двух синтопически обитающих видов рода *Triaenophorus* у вторых промежуточных и окончательных хозяев. В результате анализа изотопной подписи плероцеркоидов *T. crassus* и их хозяев, симпатрической пары сигов с разной пищевой специализацией, оценен трофический уровень этих паразитов по отношению к их хозяевам.

Теоретическая и практическая значимость работы

В результате работы восстановлено 3 вида рода *Triaenophorus*, являющихся важными патогенами рыб. Уточнение видового разнообразия критически важно для дальнейшего исследования их биологии. Полученные сведения о филогении позволяют уточнить наши знания об истории развития

и расселения *Triaenophorus* spp. Сведения о структуре популяций и распределении в трофической сети необходимы для понимания путей передачи инвазии в пищевых цепях, что в дальнейшем позволит прогнозировать колебания уровня зараженности рыб в изменяющейся природной среде и разрабатывать новые подходы к контролю численности этих паразитов в водоемах, имеющих рыбохозяйственную и рекреационную значимость.

Методология и методы исследования

В работе использованы классические методы зоологии и методы молекулярной биологии. Распределение цестод в трофической сети Телецкого озера оценивалось на основе многолетнего анализа показателей зараженности массовых видов рыб. Трофический уровень плероцеркоидов установлен путем анализа изотопной подписи собранных образцов. Статистическая обработка результатов выполнена с использованием общепринятых методов.

Положения, выносимые на защиту

1. *T. amurensis*, *T. nodulosus* и *T. orientalis* являются самостоятельными видами внутри рода *Triaenophorus*.
2. Основными факторами, влияющими на распределение цестод *Triaenophorus* spp. в трофической сети, являются характер питания и трофический уровень их потенциальных хозяев.
3. Изотопная подпись плероцеркоидов *T. crassus* практически полностью соответствует изотопной подписи второго промежуточного хозяина, что свидетельствует о схожем источнике нутриентов для паразита и мышечной ткани хозяина.

Степень достоверности и апробация результатов

При выполнении работы использованы общепринятые методы сбора материала и анализа результатов. Статьи, опубликованные по теме диссертации, прошли рецензирование ведущими зарубежными специалистами в области зоологии.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на международных и всероссийских конференциях:

1. **Vlasenko P.** Diversity and taxonomy of Eurasian *Triaenophorus* spp. (Cestoda, Bothriocephalidea: Triaenophoridae) based on partial *cox1* mtDNA gene sequences / P. Vlasenko, S. Sokolov, E. Ieshko, E. Kashinskaya, A. Shokurova, N. Bochkarev, K. Andree, M. Solovyev // 13th European Multicollloquium of Parasitology (EMOP). Belgrad, Serbia. 12–16 October. – 2021. – P. 250.
2. Kashinskaya E. Feeding habits shape infection levels by plerocercoids of the tapeworm *Triaenophorus crassus* in muscle of a sympatric pair of whitefish in an oligotrophic lake / E. Kashinskaya, **P. Vlasenko**, N. Bochkarev, K. Andree, M.

Solovyev // 13th European Multicolloquium of Parasitology (EMOP). Belgrad, Serbia. 12–16 October. – 2021. – P. 215.

3. **Vlasenko P.** Genetic diversity and phylogeny of *Triaenophorus* spp. (Cestoda, Bothriocephalidae: Triaenophoridae) parasitizing freshwater fishes in Eurasia / P. Vlasenko, S. Sokolov, E. Ieshko, E. Frolov, A. Kalmykov, A. Parshukov, Yu. Chugunova, E. Kashinskaya, A. Shokurova, N. Bochkarev, K. Andree, M. Solovyev // Международный симпозиум «Modern Achievements in Population, Evolutionary and Ecological Genetics». Владивосток. 8–12 сентября – 2022. – С. 76.

4. **Власенко П. Г.** Разнообразие и распространение цестод рода *Triaenophorus* рыб Голарктики: таксономический спор и молекулярные маркеры / П. Г. Власенко, С. Г. Соколов, Е. П. Иешко, А. Н. Паршуков, Е. Н. Кашинская, А. В. Шокурова, М. М. Соловьев // Арктические исследования: от экстенсивного освоения к комплексному развитию. Материалы III Международной молодежной научно-практической конференции. Архангельск. 26–28 апреля – 2022. – С. 279-281.

5. Solovyev M. Trophic interactions in a sympatric pair of whitefish with different feeding habits and plerocercoids of *Triaenophorus crassus* (Cestoda) parasitizing their muscles: a stable isotope approach / M. Solovyev, E. Kashinskaya, **P. Vlasenko** // 22nd International Conference on Diseases of Fish and Shellfish. Heraklion, Greece. – 2025. – P. 139.

Список публикаций. По теме диссертации опубликовано 3 статьи в журналах из списков ВАК и индексируемых в Scopus и Web of Science.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю, к.б.н. Соловьёву М.М., и всему коллективу лаборатории физиологии и генетики гидробионтов ИСиЭЖ СО РАН. Особая признательность коллегам, предоставившим материал в рамках исследования филогенетики: к.б.н. Соколову С.Г., д.б.н., проф. Иешко Е.П., Фролову Е.В., к.б.н. Калмыкову А.П., к.б.н. Паршукову А.Н. и к.б.н. Чугуновой Ю.К. Автор также благодарит д.б.н. Бочкарёва Н.А. и к.б.н. Коняева С.В. за ценные советы при написании работы и ЦКП «Инструментальные методы в экологии» ИПЭЭ РАН за проведение изотопного анализа.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 115 страницах, состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов и списка литературы. Работа иллюстрирована 17 рисунками и 8 таблицами. Список литературы включает 153 источника.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. БЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе обобщены сведения о строении, жизненном цикле, экологии и распространении цестод рода *Trienophorus*. Рассмотрена история изучения рода и показано, что таксономия евразийских представителей остаётся дискуссионной. Охарактеризованы стадии жизненного цикла и гостальная специфичность цестод. Обоснован выбор симпатрической пары сигов Телецкого озера (*C. l. pidschian* – бентофаг и *C. l. pravdinellus* – планктофаг) в качестве модельных хозяев: их генетическая близость и трофическая дивергенция позволяют изолировать влияние экологических факторов на заражённость *T. crassus*. Рассмотрены подходы к изучению трофической ниши паразитов, включая анализ стабильных изотопов. Приведена характеристика Телецкого озера как модельного водоёма.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Сбор образцов.

2.1.1 Материал для исследования филогенетических отношений внутри рода *Trienophorus*. Для филогенетического анализа изучен материал из 14 водоемов, расположенных на территории от Мурманской области до о. Сахалин. Сборы *T. crassus* выполнены из семи водоемов от *C. lavaretus* и *C. albula* (плероцеркоиды) и *E. lucius* (половозрелые цестоды). Образцы *T. nodulosus* собраны с восемью точек от *Cottus sibiricus*, *Lota lota*, *Perca fluviatilis* (плероцеркоиды) и от *E. lucius* (половозрелые цестоды). Цестоды *T. amurensis* собраны из трех точек от *Gobio soldatovi*, *Rhodeus sericeus*, *Leuciscus waleckii* (плероцеркоиды) и *E. reicherti* (половозрелые цестоды). Образцы *T. orientalis* собраны только из *E. reicherti* (половозрелые цестоды) с одной точки отлова.

2.1.2 Материал для исследования распределения *Trienophorus* spp. по трофической сети. Для характеристики распределения цестод *Trienophorus* spp. в трофической сети Телецкого озера было исследовано 507 рыб, принадлежащих к пяти семействам: Cottidae, Cyprinidae, Gadidae, Percidae, и Salmonidae. Рыбы (за исключением обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus* Linnaeus, 1758) были собраны в конце августа и конце октября в период с 2017 по 2022 год в северной части Телецкого озера (51°79' с.ш.; 87°30' в.д.). *P. phoxinus* был собран в устье небольшой реки, впадающей в Телецкое озеро. Перед паразитологическим осмотром у рыбы была

измерена общая длина, общая масса и масса тела без внутренностей. Самцов и самок рыб идентифицировали на основе осмотра гонад.

2.2 Паразитологическое исследование рыбы. При паразитологическом исследовании рыбы использована методика, описанная Быховской-Павловской (1985). При исследовании мускулатуры рыбы также использованы методические указания, описанные Z. Schähle и соавт (2016).

2.3 Видовая идентификация цестод выполнена согласно Куперману (1968, 1973) и Kuchta et al. (2007).

2.4 Выделение ДНК и постановка ПЦР. Для проведения филогенетического анализа тотальную ДНК выделяли с использованием набора ДНК-сорб-В (Центральный научно-исследовательский институт эпидемиологии, Россия). Далее были амплифицированы фрагменты первой субъединицы митохондриального гена цитохром с-оксидазы (*cox1*) и фрагмент ядерного 28S рРНК-кодирующего гена (28S). Последовательности были выровнены, отредактированы и проверены на наличие стоп-кодонов в MEGA 11 [Tamura, Stecher, Kumar, 2021]. Полученные последовательности депонированы в базе GenBank NCBI.

2.5 Филогенетический анализ. В программе MEGA 7 [Kumar, Stecher, Tamura, 2016] был выполнен анализ генетических дистанций. С помощью DNASP 6 [Rozas и др., 2017] были рассчитаны количество гаплотипов и уровни полиморфизма ДНК. Филогенетический анализ выполнен с использованием подходов максимального правдоподобия (ML) и байесовского анализа (BI) в программах MEGA 7 и MrBayes v.3.2.1 соответственно. Программное обеспечение Popart 1.7 (<https://popart.otago.ac.nz>) использовалось для расчета и визуализации медианной сети филогенетических связей между гаплотипами [Bandelt, Forster, Röhl, 1999].

2.6 Статистический анализ. Экстенсивность (ЭИ), средняя интенсивность (ИИ) инвазии паразитов и индекс обилия (ИО) рассчитаны в соответствии с Bush и др. (1997). Для оценки различий между показателями инвазии в разные годы отбора проб (2019–2022), а также для сравнения разных размерных групп применялся апостериорный тест Тьюки HSD с использованием PAST v. 3.16 [Hammer, Harper, Ryan, 2001]. Влияние пола хозяев на ЭИ и ИИ оценивалось с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) со статистической значимостью, установленной при $p < 0,05$. Для оценки уровня корреляций между показателями инвазии и общей длиной рыб, общей массой тела и полом использовался тест ранговой

корреляции Спирмена (ρ). Связь между количеством особей *T. crassus* и *T. nodulosus* и общей длиной или общей массой тела окончательного хозяина – *E. lucius* – оценивалась с использованием линейной регрессии, реализованной в Statistica 8.0. Для характеристики распределения индексы агрегации рассчитывались с использованием QPweb версии 1.0.15 [Reiczigel и др., 2019].

2.7 Исследование изотопной подписи плероцеркоидов *Triaenophorus* spp. Для определения соотношения изотопов углерода $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ и азота $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$ было использовано 95 и 38 образцов мышц от разноразмерных особей телецкого сига и сига Правдина и содержимого их желудков. Для уточнения структуры трофической сети Телецкого озера и положения в ней исследуемых сигов, были собраны образцы мышц других массовых видов рыб (сибирский подкаменщик, щука, хариус, и окунь) и проанализированы основные объекты питания рыб (зоопланктонные ракообразные, гаммариды, моллюски, пиявки, водяные клопы), образцы детрита и макрофитов. Соотношения стабильных изотопов углерода и азота определяли с помощью масс-спектрометра (DELTA plus, Finnigan MAT, Германия). Соотношения изотопов определялось согласно формуле:

$$\delta^{13}\text{C} \text{ или } \delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = (\text{Робразец}/\text{Рстандарт} - 1) \times 1000$$

где R — отношение $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ или $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ для $\delta^{13}\text{C}$ или $\delta^{15}\text{N}$ соответственно. Соотношения изотопов выражаются как отклонение (‰) от стандарта (для углерода в качестве стандарта использовался Pee Dee belemnite (PDB), для азота в качестве стандарта использовался атмосферный азот). Аналитическая погрешность измерения составила $\pm 0,2\text{‰}$ (стандартное отклонение) как для $\delta^{13}\text{C}$, так и для $\delta^{15}\text{N}$.

Различия между видами рыб, пищевыми объектами и плероцеркоидами по уровням C и N оценивались с помощью однофакторного многомерного дисперсионного анализа (MANOVA) (с использованием теста Тьюки в качестве апостериорного теста). Нормальность распределения данных оценивалась с помощью теста Шапиро-Уилка (W-тест). Парные сравнения стабильных изотопов в мышцах, содержимом желудка, плероцеркоидах проводились с использованием теста Манна-Уитни (U-тест). Коэффициенты корреляции Пирсона были рассчитаны для соотношений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ между отдельными хозяевами и их паразитами. Все различия считались достоверными при $p < 0,05$. Изотопная разница между тканями животного и его паразитами рассчитана как: $\Delta X = \delta X_{\text{мышцы хозяина}} - \delta X_{\text{паразита}}$; где X — ^{13}C или ^{15}N .

ГЛАВА 3. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ВНУТРИ РОДА *TRIAENOPHORUS*

3.1 Видовая идентификация *Triaenophorus* spp.

Всего было исследовано 63 экземпляра *Triaenophorus* spp. из разных видов рыб и водоемов Евразии. Черви с крючьями сколекса, имеющие базальную пластинку шириной 63–84 мкм и паразитирующие в кишечнике амурской щуки (*Esox reichertii* Dybowski, 1869) или печени карповых рыб (плероцеркоиды) с острова Сахалин и Приморского края России были определены как *T. amurensis*. Цестоды с шириной базальной пластинки крючьев сколекса 90–185 мкм из кишечника обыкновенной щуки (*E. lucius* Linnaeus, 1758) и печени рогатковых, тресковых или окуневых рыб (плероцеркоиды) Сибири или Европейской части России были определены как *T. nodulosus*. Черви с базальной пластинкой крючьев шириной 119–133 мкм из кишечника *E. reichertii* с острова Сахалин, определены как *T. orientalis*. Цестоды с шириной базальной пластинки крючьев сколекса 221–411 мкм из кишечника *E. lucius* и мышц *Coregonus* spp. (плероцеркоиды) Сибири или Европейской части России были определены как *T. crassus*. Черви с базальными пластинками шириной 196–228 мкм из кишечника *E. lucius* дельты Волги были обозначены как *T. meridionalis*.

3.2. Филогенетические отношения и генетическое разнообразие внутри рода *Triaenophorus*

Секвенированы фрагменты гена *cox1* длиной 586 нуклеотидов из 63 образцов *Triaenophorus* spp., предварительно идентифицированных традиционными таксономическими методами. Изученные образцы цестод образовали пять клад видового уровня с высокой поддержкой: *T. amurensis*, *T. crassus*, *T. meridionalis*, *T. orientalis* и *T. nodulosus* (Рисунок 1). Топологии деревьев, построенных с помощью подходов ML и BI, были идентичны, за исключением кластеризации образцов в пределах клад на уровне видов. *T. meridionalis*, *T. crassus* и *T. orientalis* совместно образуют монофилетическую кладу. *T. nodulosus* выступает как сестринский таксон для группы *T. meridionalis* + (*T. crassus* + *T. orientalis*), а *T. amurensis* занимает сестринское положение для клады, объединяющей все упомянутые *Triaenophorus* spp.

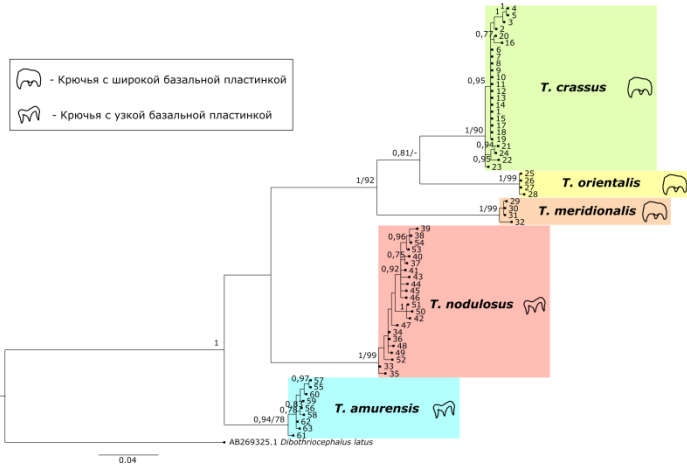


Рисунок 1. Филогенетические отношения, реконструированные для последовательностей гена *coxI* *Triaenophorus* spp. с помощью анализа максимального правдоподобия (ML) и байесовского анализа (BI). Номера образцов отображены на концах ветвей. Апостериорные вероятности (BI) и значения бутстрепа (ML) и отображены рядом с узлами дерева.

T. nodulosus обладает наибольшими показателями гаплотипического ($0,991 \pm 0,017$) и нуклеотидного ($0,0125$) разнообразия при наибольшем количестве гаплотипов (20) *cox1*. У *T. amurensis* отмечено 8 гаплотипов при гаплотипическом и нуклеотидном разнообразии равном $0,972 \pm 0,064$ и $0,0063$ соответственно. *T. crassus* продемонстрировал самые низкие показатели: 10 гаплотипов при гаплотипическом и нуклеотидном разнообразии равном $0,667 \pm 0,109$ и $0,0054$ соответственно. Эти показатели не были рассчитаны для *T. meridionalis* и *T. orientalis* из-за недостаточного количества исследованных экземпляров.

Гаплогруппы видового уровня по *cox1* отчетливо разделены в сети гаплотипов. Географически специфичные гаплогруппы были обнаружены только у одного широко распространенного вида - *T. crassus*.

Фрагменты гена 28S рРНК длиной 1438 нуклеотидов были амплифицированы и секвенированы из 26 особей *Triaenophorus* spp. Полученные последовательности были выровнены с последовательностями *T. crassus* (#DQ925334.1, Германия), *T. nodulosus* (#KR780879.1, Великобритания) и *T. stizostedionis* (#KR780900.1, США), полученными из базы данных GenBank. По результатам ML- и BI-анализов на основе гена 28S рРНК образцы цестод были разделены на четыре генеалогии: *T. stizostedionis*, *T. amurensis*, *T. nodulosus* и *T. orientalis* + (*T. crassus* + *T. meridionalis*)

(Рисунок 2). Однако филогенетические связи между этими генеалогиями были плохо разрешены.

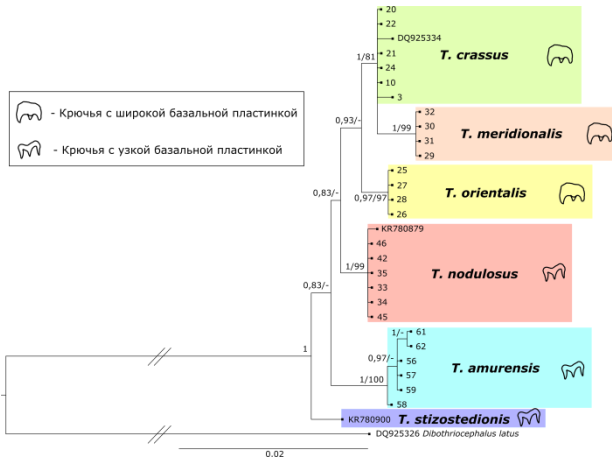


Рисунок 2. Филогенетические отношения, реконструированные для последовательностей гена 28S *Triaenophorus* spp. с помощью анализа максимального правдоподобия (ML) и байесовского анализа (BI). Номера образцов отображены на концах ветвей. Апостериорные вероятности (BI) и значения бутстрэпа (ML) и отображены рядом с узлами дерева.

3.3. Таксономическая модель на основании филогенетического анализа.

Результаты филогенетического анализа, основанные на частичных последовательностях генов *cox1* mtDNA и ядерной 28S рПНК, подтверждают гипотезу Купермана [Куперман, 1968; Куперман, 1973]: в род *Triaenophorus* входят пять видов, паразитирующих в рыбах Евразии.

3.4. Филогения внутри рода *Triaenophorus*

Полученные результаты показывают, что группа *Triaenophorus* spp. с широкой базальной пластинкой крючьев сколекса (*T. crassus*, *T. meridionalis* и *T. orientalis*) имеет монофилетическое происхождение. Однако реконструкция филогенетических связей между *T. crassus*, клады *T. meridionalis* и *T. orientalis*, полученные с использованием разных маркеров (генов *cox1* и 28S рПНК), дают противоречивые результаты (Рисунки 5 и 7). В то же время виды с узкой базальной пластинкой крючка сколекса (*T. amurensis*, *T. nodulosus* и *T. stizostedionis*) образуют парафилетическую группу

(Рисунки 1 и 2). Примечательно, что *T. stizostedionis* занял наиболее базальное положение по сравнению с другими цестодами.

Согласно гипотезе Надлера [Martinů, Нупša, Štefka, 2018; Nadler, 1995], паразиты с низкой степенью специфичности к хозяину должны обладать более высоким уровнем генетического разнообразия, чем строго специфичные. Для изученной пары видов цестод, *T. nodulosus* характеризуется меньшей степенью специфичности к своему второму промежуточному хозяину, и, следовательно, этой цестодой заражаются более разнообразные виды рыб [Куперман, 1973]. Влияние второго промежуточного хозяина на генетическое разнообразие этих видов *Triaenophorus* наглядно прослеживается на примере популяции *T. crassus* из Телецкого озера, где этот паразит заражает симпатрических сигов *C. l. pidschian* и *C. l. pravdinellus* [Kashinskaya и др., 2021]. Здесь и *T. crassus*, и *Coregonus* spp. характеризуются звездообразной формой сети гаплотипов на основе данных митохондриальной ДНК [Bochkarev, Zuykova, Solovyev, 2018]. Этот факт говорит о том, что в течение некоторого периода времени хозяин и его паразит подвергались схожим эволюционным процессам.

T. amurensis характеризуется наибольшей разницей (среди изученных *Triaenophorus* spp.) между уровнями гаплотипического и нуклеотидного разнообразия. Такие различия (относительно высокое гаплотипическое и низкое нуклеотидное разнообразие) обнаруживаются в быстрорастущих популяциях, которые произошли от небольшого числа основателей [Avisé, 2000]. Предположительно, выявленная структура генетического разнообразия *T. amurensis* была обусловлена потомками древних популяций с небольшой эффективной численностью.

ГЛАВА 4. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЦЕСТОД РОДА *TRIAENOPHORUS* У РЫБ ТЕЛЕЦКОГО ОЗЕРА

4.1. Гостальная специфичность ко вторым промежуточным хозяевам и распределение среди исследованных видов рыб

4.1.1. Зараженность промежуточных хозяев плероцеркоидами

Цисты *T. crassus* были обнаружены в мышцах обоих сигов Телецкого озера. ЭИ *T. crassus* в мышцах сига Правдина (планктофага) была выше, чем в мышцах телецкого сига (бентофаг) за все годы исследований и составляла от 89,7 до 100% и от 27,3 до 41,5% соответственно. ИИ и ИО паразитов в мышцах планктофага составляли от $4,5 \pm 0,5$ до $5,0 \pm 0,8$ червей и от $4,0 \pm 0,5$ до $5,0 \pm 0,8$ червей соответственно, тогда как те же показатели зараженности паразитами мышц бентофага составляли от $1,8 \pm 0,4$ до $1,9 \pm 0,5$ червей и от $0,5 \pm 0,2$ до $0,8 \pm 0,2$ червей соответственно.

T. nodulosus был зарегистрирован в печени *C. sibiricus*, *P. fluviatilis*, *T. arcticus* и *L. lota*. ЭИ *T. nodulosus* у *L. lota* (100% для 2021 и 2022 гг.) была выше, чем у *C. sibiricus*, *T. arcticus*, *P. fluviatilis*, где ЭИ варьировалась от 66,7 до 100%, от 30,4 до 33,3% и от 20,0 до 27,3% соответственно за те же годы. ИИ паразитов в печени *L. lota*, *C. sibiricus*, *T. arcticus* и *P. fluviatilis* колебалась от $7,4 \pm 2,3$ до $23,5 \pm 3,7$, от $3,6 \pm 0,8$ до $8,0 \pm 2,3$, от $2,6 \pm 0,8$ до $4,1 \pm 1,3$ и от $1,0 \pm 0,0$ до $1,8 \pm 0,2$ соответственно.

4.1.2. Зависимость уровня заражения плероцеркодами от размера, массы и пола вторых промежуточных хозяев

Никакой разницы в ИИ и ИО *T. crassus*, локализирующихся в мышцах разных размерных групп обоих сигов между выборками за 2021 и 2022 года не отмечено. Была обнаружена положительная значимая корреляция между общей массой тела *C. l. pravdinellus* и числом цист в мышечной ткани в 2021 г. ($\rho = 0,55$, $p = 0,01$, $n = 20$). В остальных случаях статистически значимых корреляций между числом цист в мышцах, длиной и массой сигов планктофагов и бентофагов не обнаружено. Фактор «пол» не оказывал влияния на количество цист *T. crassus* в мышцах рыб.

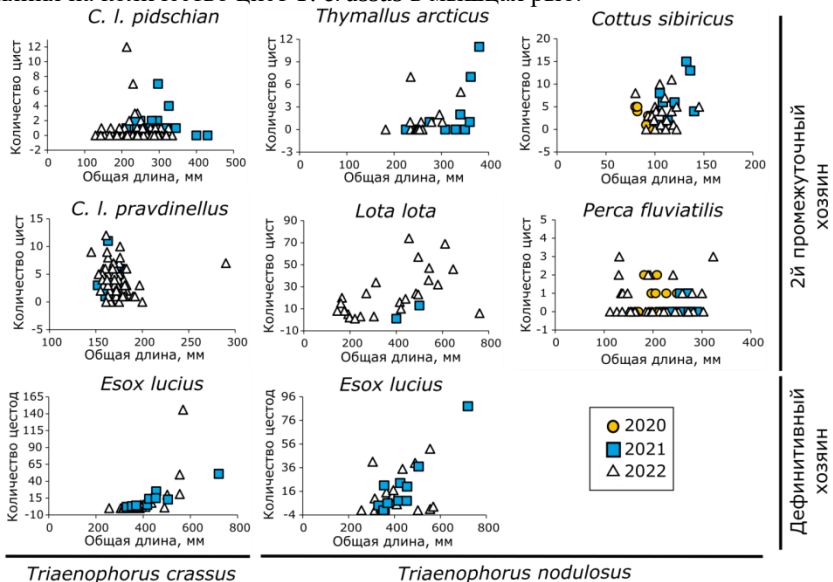


Рисунок 3. Количество цист *T. crassus* и *T. nodulosus* в сравнении с общей длиной различных промежуточных и окончательных хозяев из Телецкого озера в период с 2020 по 2022 год.

III *T. nodulosus* у *L. lota*, *C. sibiricus*, *T. arcticus* и *P. fluviatilis* варьировалась от $7,4 \pm 2,3$ до $23,5 \pm 3,7$, от $2,4 \pm 0,8$ до $8,0 \pm 2,3$, от $0,8 \pm 0,1$ до $1,4 \pm 0,6$ и от $0,2 \pm 0,1$ до $0,5 \pm 0,1$ соответственно. Количество цист *T. nodulosus* по сравнению с общей длиной исследованных рыб показана на Рисунке 3. Средняя интенсивность и индекс обилия *T. nodulosus*, инфицирующих печень рыб, существенно не различались между годами исследования (2019–2022). Было одно исключение для *C. sibiricus*, где значимые различия в средней численности были получены между 2020 и 2021 годами и между 2021 и 2022 годами. Положительная значимая корреляция была обнаружена между общей массой тела/общей длиной *L. lota* и количеством цист в его печени в 2022 году. Положительная значимая корреляция была также обнаружена между общей длиной *T. arcticus* и количеством цист в его печени в 2021 году ($r = 0,54$, $p = 0,020$, $n = 19$). На протяжении всех исследованных лет положительная значимая корреляция была обнаружена между общей длиной/весом *T. arcticus* и количеством цист. В остальных случаях статистически значимых корреляций между количеством цист в печени и длиной и весом рыб обнаружено не было. Фактор «пол» не оказывал влияния на интенсивность и обилие *T. nodulosus* в печени рыб.

4.1.3. Распределение плероцеркоидов *T. crassus* и *T. nodulosus*

Характер распределения плероцеркоидов *T. crassus* у обоих сигов был строго различен (Рисунок 4). Агрегация паразитов была достоверно выше у *C. l. pidschian* по сравнению с *C. l. pravdinellus* (индекс расхождения Пулена составил 0,756 и 0,391 соответственно). Отношение дисперсии к среднему различалось в меньшей степени и составило 3,17 и 2,70 соответственно. Зараженность *C. l. pidschian* характеризовалась наличием большого количества незараженных особей и низкой интенсивностью, тогда как плероцеркоиды *C. l. pravdinellus* были распределены более равномерно (Рисунок 9).

Самый высокий индекс расхождения Пулена для *T. nodulosus* был показан для *T. arcticus* (0,809), самый низкий – для *L. lota* (0,454). Отношение дисперсии к среднему было минимальным у *P. fluviatilis* и максимальным у *L. lota* (1,71 и 17,36 соответственно). Форма распределения *T. nodulosus* была схожей как для *P. fluviatilis*, так и для *T. arcticus*. *C. sibiricus* и *L. lota* характеризовались небольшим числом или отсутствием незараженных особей и более высокими значениями интенсивности. В целом, значения отношения дисперсии к среднему более единицы указывали на агрегацию плероцеркоидов среди хозяев и исключали случайное или равномерное распределение.

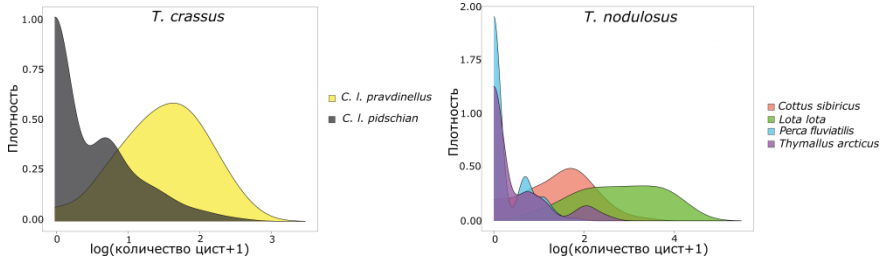


Рисунок 4. Графики плотности, отражающие распределение плероцеркоидов *T. crassus* и *T. nodulosus* у исследованных видов рыб.

4.2. Зараженность окончательного хозяина

ЭИ *T. crassus* у *E. lucius* в 2022 г. была выше, чем в 2021 г., и составила 78,6 и 64,7% соответственно, тогда как ЭИ *T. nodulosus* в исследуемые годы не изменилась (76,5 и 78,6% в 2021 и 2022 гг.). ИИ и ИО *T. crassus* у *E. lucius* варьировались от $12,3 \pm 5,6$ до $23,6 \pm 6,3$ червей и от $9,6 \pm 3,8$ до $15,3 \pm 8,8$ червей соответственно, тогда как эти показатели у *T. nodulosus* варьировались от $18,8 \pm 4,8$ до $19,7 \pm 6,8$ червей и от $14,4 \pm 4,1$ до $15,5 \pm 6,3$ червей соответственно. ИИ и ИО *T. crassus* и *T. nodulosus*, инфицирующих кишечник *E. lucius*, не различались между годами исследования. ИИ *T. crassus* значительно увеличивалась с увеличением общей длины и массы рыбы.

4.3 Связь массы хозяина и паразитов

4.3.1 Промежуточные хозяева, зараженные *T. crassus*

Масса плероцеркоидов *T. crassus* из мышц обеих форм сигов колебалась от 0,002 до 0,693 г. Средняя сырая масса всех плероцеркоидов *T. crassus* из мышц планктофагов был значительно выше по сравнению с бентофагами ($0,054 \pm 0,011$ г). Средняя сырая масса отдельных плероцеркоидов *T. crassus* из мышц планктофагов ($0,04 \pm 0,002$ г) также была значительно выше по сравнению с бентофагами ($0,02 \pm 0,003$ г). Масса плероцеркоидов *T. crassus* не превышала одного процента от общей и потрошенной массы хозяина.

4.3.2. Промежуточные хозяева, зараженные *T. nodulosus*

Общая сырая масса *T. nodulosus* варьировалась от 0,001 до 2,543 г. Самая высокая общая сырая масса плероцеркоидов *T. nodulosus* была зарегистрирована у *L. lota* ($0,538 \pm 0,111$ г) по сравнению с *C. sibiricus* ($0,100 \pm 0,015$ г) и *P. fluviatilis* ($0,035 \pm 0,014$ г). Наибольшая индивидуальная масса *T. nodulosus* была отмечена в печени *C. sibiricus* ($0,024 \pm 0,003$), тогда как у *L. lota* ($0,019 \pm 0,002$ г) и *P. fluviatilis* ($0,014 \pm 0,005$) значения были ниже. Масса плероцеркоидов *T. nodulosus* не превышала одного процента от общей и

потрошеной массы хозяина. Общий сырой вес плероцеркоидов *T. nodulosus* составил $22,8 \pm 4,6$, $1,9 \pm 0,1$ и $2,3 \pm 0,5\%$ веса печени *C. sibiricus*, *P. fluviatilis* и *L. lota* соответственно.

4.3.3. Окончательный хозяин

Общая и индивидуальная масса взрослых особей *T. nodulosus* ($0,86 \pm 0,23$ и $0,14 \pm 0,04$ г соответственно) была значительно выше, чем у *T. crassus* ($0,06 \pm 0,03$ и $0,006 \pm 0,004$ г соответственно), паразитирующих в том же кишечнике *E. lucius*. Общая масса взрослых особей *T. nodulosus* и *T. crassus* составила $9,1 \pm 0,5$ и $2,7 \pm 0,2\%$ от массы кишечника *E. lucius* соответственно.

4.4. Обсуждение распределения цестод рода *Triaenophorus* у рыб

На основании наблюдаемых уровней заражения, самая высокая ЭИ *T. nodulosus* в Телецком озере была обнаружена у налима *L. lota* (100%), что хорошо согласуется с данными (93,0%), полученными в 1954 году [Титова, 1954]. По всей видимости, налимом заражаются процеркоидами *Triaenophorus*, когда потребляет планктоноядную рыбу (Рисунок 5). Возможным путем реинвазии крупных налимов *L. lota* плероцеркоидами *T. nodulosus* является их проникновение из кишечника в печень с последующей реинкапсуляцией [Бауер, 1959, Протасова, 1977]. *T. nodulosus*, паразитирующие у *L. lota*, не завершают свой жизненный цикл, поскольку взрослая особь *L. lota* является одной из крупнейших рыб в озере и является терминальным хозяином для плероцеркоидов.

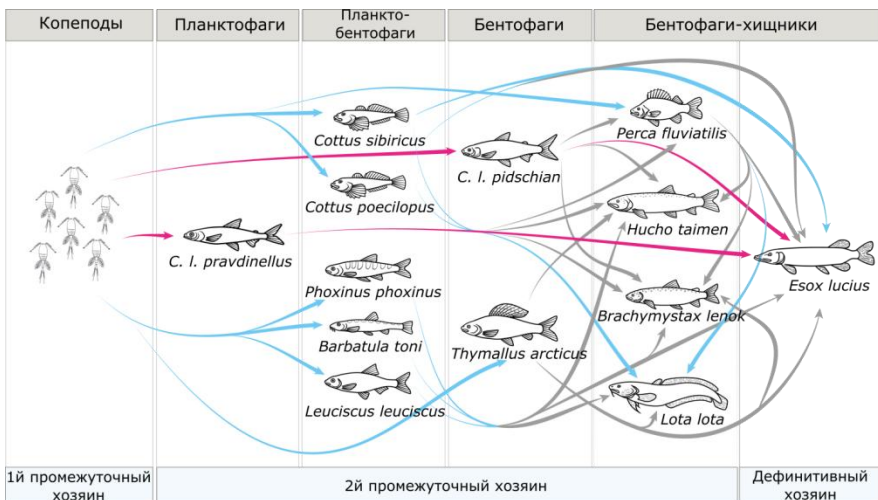


Рисунок 5. Схема передачи *T. crassus* и *T. nodulosus* в пищевой сети Телецкого озера. Розовым отмечены пути передачи для *T. crassus*, голубым

для *T. nodulosus*, согласно полученным результатам и данным Титовой (1954). Серым обозначены предполагаемые пути передачи.

Высокая ЭИ *T. nodulosus* в Телецком озере также отмечена у *C. sibiricus* (до 81,8%). Согласно полученным результатам он является основным вторым промежуточным хозяином *T. nodulosus* в трофической сети Телецкого озера, играющим основную роль в передаче инвазии. В большинстве исследованных ранее водоемов эту роль играет *P. fluviatilis* [Куперман, 1973; Chubb, 1963; Dieterich, Eckmann, 2000]. Известно также участие ершей и мелких налимов в качестве основного второго промежуточного хозяина [Valtonen, Rintamäki, Lappalainen, 1989]. Это демонстрирует экологическую пластичность *T. nodulosus*, которая позволяет ему осваивать разные цепочки передачи инвазии в трофической сети для реализации жизненного цикла.

В Телецком озере основным вторым промежуточным хозяином для *T. crassus* является симпатрическая пара сигов. Показатели заражения, полученные для бентофага в 2019–2020 гг., существенно отличались от данных, полученных в 2022 г. В то время как показатели инвазии планктофага были стабильны за все время наблюдений. Эти различия между двумя формами, по-видимому, обусловлены особенностями питания этих рыб: *C. l. pravdinellus* питается только зоопланктоном, тогда как в питание *C. l. pidschian* входят моллюски, гаммариды, детрит, личинки водных насекомых и ракообразные зоопланктона, которые играют незначительную роль и, возможно, существенно меняются от сезона к сезону и от года к году (Рисунок 5).

У окончательного хозяина (*E. lucius*) отмечены незначительные межгодовые колебания показателей инвазии *T. crassus*, тогда как для *T. nodulosus* значения были более стабильными. Это согласуется со стабильным уровнем инвазии плероцеркоидами вторых промежуточных хозяев – основных пищевых объектов щуки.

С увеличением длины и веса щуки доля *T. crassus* по отношению к *T. nodulosus* увеличивалась, что указывало на повышение доли сигов в рационе *E. lucius* по мере роста. Подобные результаты получены и в других частях ареала щуки [Жохов, Пугачева, 2021; Miller, 1952; Valtonen, Rintamäki, Lappalainen, 1989].

ГЛАВА 5. ИЗОТОПНАЯ ПОДПИСЬ ПЛЕРОЦЕРКОИДОВ *TRIAENOPHORUS* И ИХ ПОЛОЖЕНИЕ В ПИЩЕВОЙ ЦЕПИ

5.1. Соотношение стабильных изотопов ^{13}C и ^{15}N в мышцах массовых видов рыб, основных пищевых объектах сигов и компонентах окружающей среды

Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ в мышцах исследуемых видов рыб постепенно увеличивались следующим образом: от сига-планктофага ($-29,7 \pm 0,9$) и хариуса ($-25,3 \pm 0,6$) до сибирского подкаменщика ($-20,0 \pm 0,6$), сига-бентофага ($-20,4 \pm 2,2$), окуня ($-18,3 \pm 2,2$), и щуки ($-22,5 \pm 1,6$). Исследуемые виды рыб все достоверно отличались друг от друга по уровню углерода за исключением пары сиг-бентофаг – сибирский подкаменщик. По уровню азота сига бентофага и планктофага достоверно не отличались между собой и от щуки, но оба сига достоверно отличались от окуня, хариуса и сибирского подкаменщика.

5.2. Соотношение стабильных изотопов ^{13}C и ^{15}N у симпатрической пары сигов и плероцеркоидов *T. crassus*

Не обнаружено достоверных различий между мышцами обоих сигов и паразитирующих в них плероцеркоидах *T. crassus* ни для азота, ни для углерода. В обоих случаях отмечается недостоверное снижение азота в плероцеркоидах *T. crassus* по сравнению мышцами. Также стоит отметить, что в содержимом желудков обоих сигов содержание азота было на 3–4 единицы ниже по сравнению с мышцами и плероцеркоидами, что соответствует другому трофическому уровню. Кроме того, не было обнаружено достоверных различий по углероду между содержимым желудка, мышцами и плероцеркоидами для обоих сигов. Это подтверждает различные источники углерода для сига Правдина и телецкого и паразитирующих в их мышцах плероцеркоидах *T. crassus* (Рисунок 15 с, d).

При разделении сига телецкого на группы по общей массе тела – до 50 г, 51–100 г, 101–150 г, 151–200 г, 201–250 г и более 251 г отмечено увеличение концентрации изотопов азота и снижение изотопов углерода, что свидетельствует о повышении трофического уровня и смещение в питании в прибрежную зону озера.

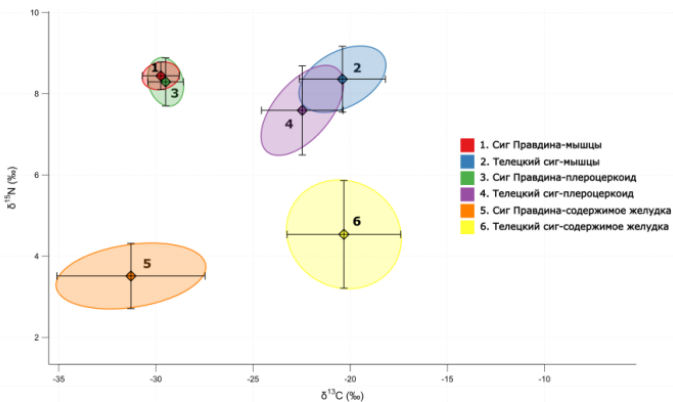


Рисунок 15. Соотношение стабильных изотопов азота и углерода в мышцах, паразитирующих в них плероцеркоидах *T. crassus*, а также содержанием желудка сига Правдина и телцекого сига. Ромбом обозначены средние арифметические значения, «усы» – $\pm$ стандартное отклонение. Закрашенные области соответствуют стандартной площади эллипса (SEA), охватывающей 40% значений.

Показана сильная положительная связь между стабильными изотопами углерода и азота ($r = 0.76$, $p = 0.0006$) в мышцах сига телцекого и паразитирующих в них плероцеркоидах *T. crassus*. В случае сига Правдина похожая сильная положительная связь выявлена только между стабильными изотопами азота в мышцах и паразитирующих в них плероцеркоидах *T. crassus* ($r = 0.76$, $p = 0.0006$), в то время как для углерода такая связь отсутствовала ($r = 0.09$, $p = 0.63$) (Рисунок 17).

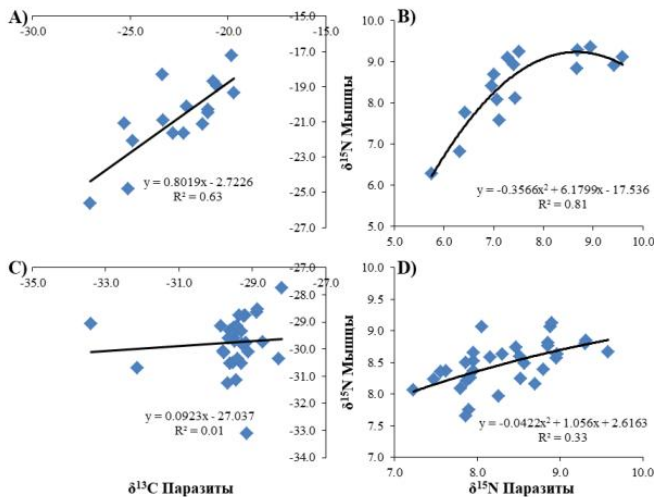


Рисунок 17. Зависимость значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в мышцах сегов и паразитирующих в них плероцеркоидах *T. crassus*: (A) – $\delta^{13}\text{C}$ и (B) – $\delta^{15}\text{N}$ для телцекого сига *C. l. pidschian*; (C) – $\delta^{13}\text{C}$ и (D) – $\delta^{15}\text{N}$ для сига Правдина *C. l. pravdinellus*.

5.3 Обсуждение положения плероцеркоидов *T. crassus* в пищевой цепи

Плероцеркоиды *T. crassus* находятся в специфических условиях внутренней среды мышц хозяина. Очевидно, что мышечные плероцеркоиды могут получать нутриенты, контактируя непосредственно с окружающей

мышечной тканью хозяина и кровеносными сосудами, а также с межклеточной жидкостью, транспортируя, таким образом, питательные вещества.

Обнаружено, что плероцеркоиды *T. crassus* обеднены азотом (-0,1-0,5) по отношению к мышцам обоих сигов. Из этого следует, что плероцеркоидов *T. crassus* нельзя считать «хищниками» по отношению к сигам в которых они паразитируют, как это предполагалось согласно гипотезе о сходстве между явлениями паразитизма и хищничества [Anderson, May, 1978]. Также было обнаружено, что плероцеркоиды *T. crassus* имели практически одинаковый уровень $\delta^{13}\text{C}$ (плероцеркоиды из мышц сига Правдина), либо в среднем на 2.1 ‰ меньше (плероцеркоиды из мышц телецкого сига).

В целом, отсутствие достоверных отличий по уровню углерода и азота между мышечной тканью хозяина и локализующимся в ней плероцеркоидами *T. crassus* указывает на один источник нутриентов для мышечной ткани хозяина и паразита. При этом паразит не питается непосредственно мышечной тканью, а получает нутриенты из внутренней среды хозяина.

Для плероцеркоидов из мышц исследуемых сигов нельзя полностью исключать влияние изотопной подписи от первых промежуточных хозяев, но, учитывая сильную корреляцию изотопных подписей одного вида плероцеркоидов с разными по пищевой специализации сигами, можно заключить, что влияние вторых промежуточных хозяев «перекрывает» изотопные подписи полученных от первых промежуточных хозяев.

Кроме того, стоит отметить, что была обнаружена достоверная положительная корреляция между $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в тканях хозяина и его плероцеркоидах, за исключением содержания углерода у сига Правдина и его паразитов. Подобная зависимость также отмечена другими исследователями [Pinnegar, Campbell, Polunin, 2001; Power, Klein, 2004]. Это подтверждает питание мышечной ткани хозяина и плероцеркоидов от одних источников. Более высокие значения корреляции у телецкого сига связаны с включением в анализ большего числа размерно-возрастных групп и большим разнообразием объектов питания, соотношение которых может меняться по мере роста рыбы. С увеличением размеров происходит обогащение мышечной ткани азотом и углеродом. Вместе с мышечной тканью происходит и обогащение тканей плероцеркоида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведённый филогенетический анализ выявил наличие пяти евразийских генеалогий видового уровня в пределах рода *Triaenophorus*, что не согласуется с таксономическими представлениями, предложенными М. Н.

Дубининой (1987) и Kuchta с соавт. (2007), но полностью соответствует взглядам Б. И. Купермана (1973). На основании полученных данных обоснована валидность трёх видов – *T. meridionalis*, *T. amurensis* и *T. orientalis*. В то же время результаты филогенетического анализа не подтверждают гипотезу Б. И. Купермана об эволюции рода *Triaenophorus*, подразумевающую наиболее базальное положение *T. nodulosus* и *T. crassus*. Согласно выполненной реконструкции, виды с узкой базальной пластинкой занимают более базальное положение, при этом *T. stizostedionis*, возможно, является наиболее близким к общему предку рода, тогда как виды с широкой базальной пластинкой ключев, по-видимому, представляют собой более молодую группу.

Исследование распределения цестод рода *Triaenophorus* в трофической сети модельного водоема выявило относительно широкий круг хозяев и отсутствие значимых межгодовых колебаний показателей инвазии (за исключением *C. l. pidschian*). Это свидетельствует устойчивости паразитарной системы *T. crassus* и *T. nodulosus* в модельном водоеме. На основании анализа показателей инвазии наиболее важными хозяевами в жизненном цикле *T. crassus* и *T. nodulosus* в Телецком озере являются *C. l. pravdinellus* и *C. sibiricus* соответственно. Для этих рыб, помимо устойчивых высоких показателей зараженности, характерна наибольшая индивидуальная масса цист паразита. Несмотря на высокий уровень заражения, *L. lota* в Телецком озере является эволюционно тупиковым хозяином в жизненном цикле *T. nodulosus* из-за того, что он занимает нишу одного из самых крупных ихтиофагов. Из полученных результатов следует, что основными факторами, влияющим на распределение цестод между возможными хозяевами, являются спектр питания рыбы и ее трофический уровень. Влияние спектра питания реализуется через поступление процеркоидов цестод с пищей. За счет этого фактора поддерживается высокая степень зараженности планктофагов. Влияние трофического уровня реализуется за счет хищничества, когда добыча является планктофагом и в ее желудке высока вероятность наличия инвазионных стадий гельминтов, а также за счет способности плероцеркоидов *Triaenophorus* spp. к реинвазии. В этом случае происходит накопление инвазии путем переноса плероцекоидов от жертвы к хищнику. Таким образом, влияние трофического уровня также можно рассматривать, как опосредованное влияние спектра питания.

Исследование трофического уровня плероцеркоидов *T. crassus* по отношению к своим хозяевам показало, что сиги в симпатрической паре достоверно отличаются по $\delta^{13}\text{C}$ и не отличаются по $\delta^{15}\text{N}$ в мышечной ткани, что связано с их питанием в пелагической и прибрежной частях озера. Изотопная подпись плероцеркоидов *T. crassus* практически полностью соответствует подписи своих хозяев – планктоядных и бентосоядных сигов соответственно, повторяя их расхождение в накоплении $\delta^{13}\text{C}$. Отсутствие

значимых различий по уровню азота свидетельствует о схожем трофическом уровне паразита и хозяина. Схожий уровень $\delta^{15}\text{N}$ между плероцеркоидами и мышечной тканью хозяина, а также значимая корреляция этого показателя между хозяином и паразитом, свидетельствует о схожем источнике нутриентов для паразита и мышечной ткани хозяина.

ВЫВОДЫ

1. Внутри рода *Triaenophorus* на основании анализа митохондриального гена *cox1* и ядерного гена 28S выделяются шесть клад. Генетические дистанции между кладами указывают на их видовой уровень.

2. Существование 6 клад видового уровня полностью соответствует таксономической модели, предложенной Б.И. Куперманом (1968) на основании анализа морфологии и экологии представителей рода *Triaenophorus*. Согласно полученным результатам, *T. meridionalis*, *T. amurensis* и *T. orientalis* являются самостоятельными видами.

3. В условиях Телецкого озера *T. crassus* проявляет узкую гостальную специфичность на стадии плероцеркоида к сигам. Плероцеркоиды *T. nodulosus* отмечены у четырех видов рыб, с наибольшей относительной массой у сибирского подкаменщика, тогда как наибольшая интенсивности инвазии отмечена для налима. Значимая межгодовая вариабельность зараженности отмечена только у бентосоядной формы сига, для которой потребление планктона не является обязательным или постоянным. Зараженность всех прочих хозяев значимо не изменялась, что свидетельствует об устойчивости данной паразито-хозяинной системы.

4. Главным фактором, определяющим распределение цестод рода *Triaenophorus* в пищевой сети, является спектр питания рыбы. Этот фактор действует как напрямую – через заражение с потреблением зоопланктона, так и косвенно – через потребление рыб-планктофагов. Как результат – высокий уровень хозяина в трофической сети обуславливает накопление им плероцеркоидов *T. nodulosus*.

5. Несмотря на одинаковый источник инвазии, изотопная подпись значительно отличается между плероцеркоидами и практически соответствует подписи второго промежуточного хозяина, как по углероду, так и по азоту. Это свидетельствует о схожем источнике нутриентов для паразита и мышечной ткани хозяина.

Список публикаций по теме диссертации:

1 Kashinskaya, E. N., **P. G. Vlasenko**, N. A. Bochkarev, K. B. Andree, & M. M. Solovyev, 2021. Feeding habits shape infection levels by plerocercoids of the tapeworm *Triaenophorus crassus* in muscle of a sympatric pair of whitefish in

an oligotrophic lake. Journal of Helminthology 95: e8. <https://doi.org/10.1017/S0022149X20000991>.

2. **Vlasenko, P. G.**, S. G. Sokolov, E. P. Ieshko, E. V. Frolov, A. P. Kalmykov, A. N. Parshukov, Y. K. Chugunova, E. N. Kashinskaya, A. V. Shokurova, N. A. Bochkarev, K. B. Andree, & M. M. Solovyev, 2022. A re-evaluation of conflicting taxonomic structures of Eurasian *Triaenophorus* spp. (Cestoda, Bothriocephalidea: Triaenophoridae) based on partial *cox1* mtDNA and 28S rRNA gene sequences. Canadian Journal of Zoology 100: 323–333. <https://doi.org/10.1139/cjz-2021-0147>.

3. Kashinskaya, E. N., **P. G. Vlasenko**, T. V. Kolmogorova, G. V. Izotova, A. V. Shokurova, G. A. Romanenko, G. N. Markevich, K. B. Andree, & M. M. Solovyev, 2023. Metapopulation Structure of Two Species of Pike worm (*Triaenophorus*, Cestoda) Parasitizing the Postglacial Fish Community in an Oligotrophic Lake. Animals 13: 3122. <https://doi.org/10.3390/ani13193122>.

Материалы и тезисы конференций

1. **Vlasenko P.**, Sokolov S., Ieshko E., Kashinskaya E., Shokurova A., Bochkarev N., Andree K., Solovyev M. Diversity and taxonomy of Eurasian *Triaenophorus* spp. (Cestoda, Bothriocephalidea: Triaenophoridae) based on partial *cox1* mtDNA gene sequences. 13th European Multicolloquium of Parasitology. Belgrad, Serbia, October 12-16, 2021

2. **Vlasenko P.**, Sokolov S., Ieshko E., Frolov E., Kalmykov A., Parshukov A., Chugunova Yu., Kashinskaya E., Shokurova A., Bochkarev N., Andree K., Solovyev M. Genetic diversity and phylogeny of *Triaenophorus* spp. (Cestoda, Bothriocephalidea: Triaenophoridae) parasitizing freshwater fishes in Eurasia. Международный симпозиум «Modern Achievements in Population, Evolutionary and Ecological Genetics», Владивосток, Россия 8-12.09.2022

3. **Власенко П.Г.**, Соколов С.Г., Иешко Е.П., Паршуков А.Н., Кашинская Е.Н., Шокурова А.В., Соловьев М.М. Разнообразие и распространение цестод рода *Triaenophorus* рыб Голарктики: таксономический спор и молекулярные маркеры. Арктические исследования: от экстенсивного освоения к комплексному развитию. Материалы III Международной молодежной научно-практической конференции. Архангельск, 26–28 апреля 2022 года.

4. Solovyev M., Kashinskaya E., **Vlasenko P.** Trophic interactions in a sympatric pair of whitefish with different feeding habits and plerocercoids of *Triaenophorus crassus* (Cestoda) parasitizing their muscles: a stable isotope approach. 22nd International Conference on Diseases of Fish and Shellfish, Heraklion. P139. Greece 2025.