

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения
Российской академии наук

На правах рукописи

УДК 592

Власенко Павел Германович

**Цестоды рода *Triaenophorus* рыб Северной Евразии: филогения и
распределение по трофической сети**

1.5.12 - зоология

Диссертация

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:

к.б.н. Соловьев М. М.

Новосибирск 2026

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. БЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	13
1.1 Краткая характеристика цестод рода <i>Triaenophorus</i>	13
1.2 История исследования и современное систематическое положение цестод рода <i>Triaenophorus</i>	14
1.3 Жизненный цикл цестод рода <i>Triaenophorus</i>	17
1.4 Географическое распространение и хозяева цестод рода <i>Triaenophorus</i>	20
1.5 Распределение цестод рода <i>Triaenophorus</i> у рыб-хозяев	23
1.6 Симпатрическая пара сигов <i>Coregonus lavaretus</i> как модельный объект для изучения экологии паразито-хозяинных отношений	27
1.7 Трофический уровень паразитов в пищевой сети	30
1.8 Телецкое озеро как модельный водоем для исследования паразитарных систем <i>Triaenophorus</i> spp.	33
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	37
2.1 Сбор образцов	37
2.1.1 Материал для исследования филогенетических отношений внутри рода <i>Triaenophorus</i>	37
2.1.2 Материал для исследования распределения <i>Triaenophorus</i> spp. по трофической сети	41
2.2 Паразитологическое исследование рыбы	44
2.3 Видовая идентификация цестод	44
2.4 Выделение ДНК и постановка ПЦР	45
2.5 Филогенетический анализ	47
2.6 Статистический анализ	48
2.7 Исследование изотопной подписи плероцеркоидов <i>Triaenophorus</i> spp.	49
ГЛАВА 3. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ВНУТРИ РОДА <i>TRIAENOPHORUS</i>	52
3.1 Видовая идентификация <i>Triaenophorus</i> spp.	52

3.2 Филогенетические отношения и генетическое разнообразие внутри рода <i>Triaenophorus</i>	54
3.3 Таксономическая модель на основании филогенетического анализа	58
3.4 Филогения внутри рода <i>Triaenophorus</i>	59
ГЛАВА 4. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЦЕСТОД РОДА <i>TRIAENOPHORUS</i> У РЫБ ТЕЛЕЦКОГО ОЗЕРА	64
4.1 Гостальная специфичность ко вторым промежуточным хозяевам и распределение среди исследованных видов рыб	64
4.1.1 Зараженность вторых промежуточных хозяев плероцеркоидами	64
4.1.2 Зависимость уровня заражения плероцеркоидами от размера, массы и пола вторых промежуточных хозяев	65
4.1.3 Распределение плероцеркоидов <i>T. crassus</i> и <i>T. nodulosus</i>	68
4.2 Зараженность окончательного хозяина	69
4.3 Связь массы хозяина и паразитов	71
4.3.1 Промежуточные хозяева, зараженные <i>T. crassus</i>	71
4.3.2 Промежуточные хозяева, зараженные <i>T. nodulosus</i>	73
4.3.3 Окончательный хозяин	74
4.4 Обсуждение распределения цестод рода <i>Triaenophorus</i> у рыб	74
ГЛАВА 5. ИЗОТОПНАЯ ПОДПИСЬ ПЛЕРОЦЕРКОИДОВ <i>TRIAENOPHORUS</i> И ИХ ПОЛОЖЕНИЕ В ПИЩЕВОЙ ЦЕПИ	83
5.1. Соотношение стабильных изотопов ^{13}C и ^{15}N в мышцах массовых видов рыб, основных пищевых объектах сигов и компонентах окружающей среды	83
5.2. Соотношение стабильных изотопов ^{13}C и ^{15}N у симпатрической пары сигов и плероцеркоидов <i>T. crassus</i>	85
5.3 Обсуждение положения плероцеркоидов <i>T. crassus</i> в пищевой цепи	89
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	94
ВЫВОДЫ	96
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	97

ВВЕДЕНИЕ

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 рода *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] изучали материал по *Triaenophorus* spp. из коллекции Б.И. Купермана, хранящейся в Зоологическом институте РАН. По мнению этих авторов, диапазоны изменчивости морфологических признаков *T. amurensis*, *T. orientalis* и *T. meridionalis* в действительности значительно шире указанных Б.И. Куперманом [Куперман, 1968; Куперман, 1973]. Kuchta 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*. Таким образом, эти авторы свели разнообразие евразийской группы *Triaenophorus* всего к двум видам. Между тем, при описании новых видов Б.И. Куперман (1968) опирался не только на морфологические данные, но и на экологические и биологические признаки (набор вторых промежуточных хозяев, эмбриогенез и другие биологические параметры), что не было учтено Kuchta et al. (2007). 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*, в связи с их важностью как патогенов рыб, активно изучаются. Внимание исследователей в большей степени

направлено на исследование разнообразия и распространения этих цестод [Дубинина, 1964; Куперман, 1973; Lawler, Scott, 1954], физиологические особенности их взаимодействия с хозяевами [Извекова, 2001; Borvinskaya et al., 2019], а также их патогенного влияния [Miller, 1952; Rosen, Dick, 1984a; Rosen, Dick, 1984b, Gjurčević et al., 2025; Shostak, Dick, 1986]. До определенной степени исследована и структура их популяций в разных водоемах [Miller, 1952; Schaufler et al., 2014]. При этом есть ощутимая нехватка сведений о межгодовой динамике зараженности рыб этими паразитами и фрагментарность сведений о распределении *Triaenophorus* в пищевой сети водоемов. Опубликованные исследования акцентируют внимание либо на конкретных хозяевах [Miller, 1948], либо на отдельных видах цестод [Miller, 1945b]. В настоящей работе рассматривается распределение двух широко распространенных видов рода *Triaenophorus* - *T. nodulosus* и *T. crassus* – у большинства рыб-хозяев в модельном водоеме. В качестве модельного водоема использовано оз. Телецкое, в котором 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 видов паразитов в популяции хозяина зависит от генетических факторов хозяина и его пищевых предпочтений [Francová, Ondračková, 2011; Pulkkinen et al., 1999]. Анализ распределения *T. crassus* в симпатрической паре сигов практически исключает воздействие генетических факторов за счет высокого сходства их геномов [Solovyev et al., 2022], фокусируя внимание на влиянии экологической ниши на зараженность плероцеркоидами двух форм/подвидов сигов.

Также актуальным вопросом в исследовании распределения цестод в трофической сети является определение их трофического уровня. При решении этой задачи существует ряд методических ограничений, которые в подавляющем большинстве случаев не позволяют использовать общепринятые методы

микроскопии для определения состава пищевого комка. Прежде всего, это связано с малыми размерами гельминтов, а также с отсутствием на протяжении всего жизненного цикла или на некоторых его этапах непосредственно оформленной пищеварительной системы. Если малые размеры гельминта при исследовании содержимого его пищеварительной системы можно преодолеть с использованием современных методов молекулярной биологии (например, с помощью метагеномного секвенирования) [Kashinskaya et al., 2021], то отсутствие оформленной пищеварительной системы преодолеть с помощью этих методов невозможно [Kanaya et al., 2019]. Для решения данных задач используются подходы, связанные с определением концентрации и спектра специфических маркеров, с помощью которых можно интерпретировать источник и набор нутриентов для гельминтов. К таким маркерам, например, относятся радиоактивное меченье простых органических соединений (например, аминокислот) [Давыдов, 1979], определение спектра и концентраций жирных кислот [Gladyshev et al., 2011; Parrish, 2009] и тяжелых металлов [Zheng, Liu, Zhang, 2023], по которым можно косвенно судить о связи между различными звеньями пищевой цепи. Наибольшее распространение получил метод определения соотношения стабильных изотопов углерода и азота, по которым можно судить о направлениях и источниках поступления энергии в систему, а также о трофических отношениях между ее компонентами [Gladyshev, 2009]. К настоящему времени накоплен значительный материал по анализу соотношения стабильных изотопов азота и углерода для разных видов морских и пресноводных рыб и их экто- и эндопаразитов [Nachev et al., 2025]. Однако на практике результаты исследований изотопной подписи паразитов и хозяев часто бывают противоречивы. Показано, что различные группы гельминтов могут как накапливать изотопы азота, выступая своего рода «хищниками» по отношению к своему хозяину, так и не иметь достоверных отличий или даже демонстрировать более низкое содержание азота, оказываясь, таким образом, 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 Multicolloquium 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, Bothriocephalidea: 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 работы в журналах из списков ВАК и Web of Science:

1. Kashinskaya E. N. 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. N. Kashinskaya, **P. G. Vlasenko**, N. A. Bochkarev, K. B. Andree, M. M. Solovyev // J. Helminthol. - 2021. - V. 95. - С. e8.

2. **Vlasenko P. G.** A re-evaluation of conflicting taxonomic structures of Eurasian *Triaenophorus* spp. (Cestoda, Bothriocephalidea: Triaenophoridae) based on partial cox1 mtDNA and 28S rRNA gene sequences / P. G Vlasenko, 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 // Can. J. Zool. - 2022. - V. 100. - № 6. - P. 323–333.

3. Kashinskaya E. N. Metapopulation structure of two species of pikeworm (*Triaenophorus*, Cestoda) parasitizing the postglacial fish community in an oligotrophic lake / E. N. Kashinskaya, **P. G. Vlasenko**, T. V. Kolmogorova, G. V. Izotova, A. V. Shokurova, G. A. Romanenko, G. N. Markevich, K. B. Andree, M. M. Solovyev // Animals. - 2023. - T. 13. - № 19. - P. 3122.

Структура и объем диссертации.

Диссертация состоит из введения, литературного обзора, описания материалов и методов, 3 глав результатов и обсуждений, заключения, выводов и списка использованной литературы. Список литературы содержит 152 источника.

Текст диссертации изложен на 107 страницах. Работа включает 17 иллюстраций и 7 таблиц.

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..

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Краткая характеристика цестод рода *Triaenophorus*

Ленточные черви рода *Triaenophorus* (Cestoda, Bothriocephalidea: Triaenophoridae) являются широко распространенными и высокоспециализированными паразитами голарктических рыб. Род *Triaenophorus* принадлежит к семейству Triaenophoridae отряда Bothriocephalidea. Род *Triaenophorus* Rudolphi, 1793 объединяет цестод отряда Bothriocephalidea, имеющих сколекс с двумя мелкими ботриями и четырьмя трезубцевидными крючками, а также стробилу, лишенную внешней сегментации [Протасова, 1977; Kuchta, Scholz, Bray, 2008]. Половозрелые цестоды – длинные черви, паразитирующие в кишечнике обыкновенной щуки (*Esox lucius* L., 1758), амурской щуки (*E. reichertii* Dybowski, 1869) и светлоперого судака (*Sander vitreus* (Mitchill, 1818), синоним *Stizostedion vitreum*) [Куперман, 1973]. Они имеют сколекс с двумя неявно выраженными ботриями и слабо развитым апикальным диском [Протасова, 1977]. Вооружение сколекса составляют четыре трехзубчатых крюка, которые играют основную роль при фиксации, с чем связано слабое развитие ботрий [Протасова, 1977]. Размер и форма крючьев являются важными диагностическими признаками при определении видов внутри рода *Triaenophorus*, поскольку прочие морфологические черты значительно не отличаются у разных видов [Дубинина, 1964; Дубинина, 1987; Куперман, 1973; Протасова, 1977; Kuchta et al., 2007; Kuchta, Scholz, Bray, 2008]. Шейка у представителей рода *Triaenophorus* не выражена. Стробила без внешней сегментации, но с выраженной внутренней метамерией. Семенники располагаются по всей ширине стробилы, не выходя за пределы нервных стволов и экскреторных сосудов. Бурса цирруса от грушевидной до колбовидной формы, достигает апорального края яичника и неправильно чередуется по обеим сторонам стробилы. Яичник двулопастной. Желточные фолликулы располагаются в кортикальной паренхиме. Типовой вид рода – *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) Rudolphi, 1819 [Протасова, 1977].

Согласно разным авторам род включает от трех до шести видов [Дубинина, 1987; Куперман, 1973; Kuchta et al., 2007].

1.2 История исследования и современное систематическое положение цестод рода *Triaenophorus*

Цестоды рода *Triaenophorus* как на стадии плероцеркоида, так и в половозрелом состоянии являются относительно крупными червями, паразитирующими в различных видах рыб, в том числе имеющих промысловое значение. Как следствие, первое упоминание цестод рода *Triaenophorus* появилось довольно рано – в 1688 г. В работе фигурировали черви из кишечника щуки и печени окуня (по Б.И. Куперману, 1973). Позднее, в 1760 г., цестоды из кишечника щуки были описаны П.С. Палласом как *Taenia rugosa*. Далее, в 1781 г., Паллас переописывает этих цестод как *T. nodulosa*, добавляя упоминание о локализации в печени окуня и приводя описание крючьев. Позже, в 1793 г., с учетом особенностей строения сколекса и формы крючьев обоснован новый род – *Triaenophorus* (Rudolphi, 1793, по Б.И. Куперману, 1973). При описании К.А. Рудольфи включил род в семейство Bothriosephalidae, которое позже было включено в отряд Pseudophyllidea Carus, 1863. В 2008 г. этот отряд был реорганизован на основании молекулярных данных [Brabec, Kuchta, Scholz, 2006] с обоснованием отряда Bothriosephalidea и семейства Triaenophoridae Lönnberg, 1889, куда вошел род *Triaenophorus* [Kuchta et al., 2008; Kuchta, Scholz, Bray, 2008].

T. crassus был описан от *E. lucius* из Женевского озера (Forel, 1868, по Б.И. Куперману, 1973), однако далее этот вид был переописан под названием *T. robustus* (Olsson, 1893, по Б.И. Куперману, 1973). При повторном описании также рассматриваются и плероцеркоиды из мускулатуры рыб рода *Coregonus* L., 1758. Далее, какое-то время в систематических работах использовалось именно второе описание вида. Так, например, в сводке по североамериканским псевдофиллидным цестодам упоминаются два вида: *T. nodulosus* и *T. robustus*

[Cooper, 1918]. При этом отмечается голарктическое распространение этих цестод.

В 1943-1945 гг. опубликована серия работ, посвященных изучению экологии и онтогенеза цестод рода *Triaenophorus* у рыб Малого Невольничьего озера в Канаде [Miller, 1943a; Miller, 1943b; Miller, 1945a; Miller, 1945b; Miller, 1945c]. В последней статье этой серии автор описывает третий вид рода – *T. stizostedionis* от *S. vitreum*. Вид описан на основании строения сколекса, формы крючьев, а также строения мужской половой системы. Примечательно, что в статье сразу приводится описание всех стадий жизненного цикла и указание двух промежуточных хозяев – копепода рода *Cyclops* Müller, 1785 как первого и *Percopsis omiscomaycus* (Walbaum, 1792) как второго промежуточного хозяина [Miller, 1945c]. Для *T. nodulosus* также подробно рассматривается динамика инвазированности им щуки и сроки созревания червей [Chubb, 1963].

До конца 1960-х годов в Евразии было зарегистрировано только два валидных вида этого рода: *T. nodulosus* и *T. crassus* Forel, 1868. Однако детальное изучение *Triaenophorus*, предпринятое Б.И. Куперманом (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. Этой работе предшествовали публикации, с подробным рассмотрением ареала и хозяев цестод рода *Triaenophorus* [Куперман, 1967; Michajlow, 1962], а также границ их морфологической изменчивости за авторством М.Н. Дубининой [Дубинина, 1964] и самого Б.И. Купермана [Куперман, 1965], указывающие на существенные различия в морфологии и специфичности хозяина (в фазе плероцеркоида) между *Triaenophorus* из бассейна реки Амур, Сибири, юго-восточной Европы и других европейских водоемов. По мнению Б.И. Купермана [Куперман, 1968; Тимофеев, Куперман, 1973], морфологические различия между пятью евразийскими видами этого рода связаны в первую очередь с размером и формой крючков сколекса.

Позднее географические формы, описанные Дубининой были переописаны как виды [Куперман, 1968], вместе с уточнением их ареалов.

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: *Triaenophorus crassus crassus*, *Triaenophorus crassus orientalis*, *Triaenophorus nodulosus nodulosus* и *Triaenophorus nodulosus amurensis*. Кухта с соавт. [Kuchta et al., 2007] изучали материал по *Triaenophorus* spp. из коллекции Б.И. Купермана, хранящейся в Зоологическом институте РАН. По мнению этих авторов, диапазоны изменчивости морфологических признаков *T. amurensis*, *T. orientalis* и *T. meridionalis* в действительности значительно шире указанных Б.И. Куперманом [Куперман, 1968; Тимофеев, Куперман, 1973]. Кухта с соавт. [Kuchta et al., 2007] пришли к выводу, что надежная идентификация видов, описанных Б.И. Куперманом невозможна, поэтому они синонимизируют *T. amurensis* с *T. nodulosus*, а *T. orientalis* и *T. meridionalis* с *T. crassus*. Таким образом, эти авторы свели разнообразие евразийской группы *Triaenophorus* всего к двум видам. Между тем, при описании новых видов Б.И. Куперман [Куперман, 1968] опирался не только на морфологические данные, но и на экологические и биологические свидетельства (набор вторых промежуточных хозяев, эмбриогенез и другие биологические параметры), что не было учтено Kuchta et al. (2007). В результате в литературе существуют три конкурирующие таксономические модели для описания евразийских видов *Triaenophorus*, и классические морфологические методы исследования не дают адекватного решения в пользу какой-либо из них.

Современное систематическое положение рода *Triaenophorus* (на основании Kuchta, Scholz, Bray, 2008):

Царство: Animalia;

Тип: Platyhelminthes;

Подтип: Rhabditophora;

Суперкласс: Neodermata;

Класс: Cestoda;

Субкласс: Eucestoda;
 Отряд: Bothriocephalidea;
 Семейство Triaenophoridae
 Род: *Triaenophorus*.

Также в результате исследования филогении отряда Bothriocephalidea показано, что семейство Triaenophoridae является базальным внутри отряда, а род *Triaenophorus* – один из наиболее рано отделившихся родов [Brabec et al., 2015].

1.3 Жизненный цикл цестод рода *Triaenophorus*

Весь цикл развития цестод рода *Triaenophorus* проходит исключительно в водной среде. Окончательными хозяевами для *Triaenophorus* spp. являются рыбы рода *Esox* L., 1758, а также *S. vitreus* (для *T. stizostedionis*). Весной половозрелые цестоды начинают покидать кишечник окончательного хозяина с высвобождением яиц в водную среду. Этот процесс происходит в прибрежной зоне пресноводных и солоноватых водоемов. В яйцах развивается подвижная личиночная форма – корацидий. Сроки развития зависят от температуры воды, оптимум для разных видов находится в пределах от 17 до 24°C [Куперман, 1973]. В зависимости от географического положения водоема, развитие корацидия приходится на время с мая по начало июля [Куперман, 1973]. Также показано развитие корацидия в яйцах, находящихся непосредственно в матке червя [Ekbaum, 1937; Miller, 1952].

Корацидий представляет из себя шестикрючную личинку (онкосферу), наружная эмбриональная оболочка которой несет реснички, обеспечивающие подвижность в водной среде [Протасова, 1977]. Свободноплавающий корацидий не питается, расходуя энергию из запасов питательных веществ, полученных из желтка яйца [Куперман, 1973]. Время жизни корацидия в водной среде – 2-3 дня, после чего он теряет способность к плаванию, а затем погибает. Продолжительность жизни корацидия сильно зависит от температуры воды [Куперман, 1973; Miller, 1952]. Активно плавающих корацидиев заглатывают копеподы отрядов Cyclopoida и Calanoida.

Корацидий, будучи проглоченным рачком, теряет ресничную оболочку и внедряется в полость тела хозяина через стенку кишечника. При этом часть проглоченных корацидиев перевариваются [Куперман, 1973]. При попадании в полость тела у личинки начинает формироваться кутикулярно-субкутикулярный комплекс с характерными для него структурами. В полости тела рачков развиваются процеркоиды – личиночная стадия, у которой формируется церкомер, происходит накопление известковых зерен, а на переднем конце тела развивается первичный ботрий, на дне которого открываются протоки фронтальных желез. Также на этой стадии формируются продольные и кольцевые слои мышц и выделительная система [Протасова, 1977]. На развитие процеркоида *T. nodulosus* до инвазионного состояния уходит 9 дней при температуре 18-20°C [Тимофеев, Куперман, 1973], однако этот срок варьирует в зависимости от температуры окружающей среды [Куперман, 1973; Vogt, 1938]. Также показано, что процеркоиды способны изменять поведение первых промежуточных хозяев, увеличивая вероятность поедания их рыбами, повышая тем самым вероятность реализации жизненного цикла [Pulkkinen et al., 2000]. Помимо этого показано снижение жизнеспособности и репродуктивного потенциала зараженных копепод [Pasternak et al., 1999].

Процеркоиды, после попадания в пищеварительный тракт второго промежуточного (дополнительного) хозяина, проникают через стенку желудка или кишечника [Miller, 1945a; Miller, 1945b] в полость тела, используя секрет фронтальной железы [Протасова, 1977]. Из полости тела они мигрируют к местам конечной локализации во внутренних органах, на их поверхности или в мускулатуре, где завершается развитие плероцеркоида. Для плероцеркоидов *T. nodulosus* и *T. crassus* характерно развитие хвостового придатка – задней части стробилы со слабо развитой мускулатурой и рыхлой паренхимой [Куперман, 1973; Cooper, 1918]. Хвостовой придаток продолжает свой рост в течение примерно трех лет, после чего начинается его дегенерация [Miller, 1945b]. На стадии плероцеркоида окончательно формируются покровы и происходит формирование прикрепительного аппарата – двух псевдоботрий с двумя парами

крючьев. Развитие прикрепительного аппарата *T. nodulosus* в природных условиях лесной зоны Европейской части России завершается примерно к сороковому дню [Куперман, 1973]. Размеры крючьев варьируют у растущих плероцеркоидов, вариация их размера превышает таковую в окончательном хозяине [Русинек, Кузнецов, 2001]. В течение примерно трех месяцев вокруг плероцеркоидов формируется капсула. В случае долгого нахождения плероцеркоидов во втором промежуточном хозяине, у них происходит закладка половых комплексов, окончательное развитие которых происходит в дефинитивном хозяине [Куперман, 1973].

В кишечнике окончательных хозяев происходит развитие половозрелых червей. На этом этапе у плероцеркоида отпадает или резорбируется хвостовой придаток и остается сколекс с небольшой частью стробилы [Куперман, 1973]. За этим следует интенсивный рост стробилы, закладка и полное формирование половой системы. Заражение окончательного хозяина плероцеркоидами происходит в течение всего года, с пиком в осенние и зимние месяцы [Куперман, 1973; Miller, 1943a]. С июля по сентябрь в кишечнике окончательных хозяев регистрируются только молодые особи без следов закладки гонад. С конца сентября происходит формирование половой системы. Созревание яиц приходится, по большей части, на время с февраля по март-апрель. Самая ранняя регистрация *T. nodulosus* с яйцами в матке из кишечника щуки сделана в Рыбинском водохранилище в первой декаде января [Куперман, 1973]. В целом, жизненный цикл цестод рода *Triaenophorus* реализуется в течение 1 года [Куперман, 1973; Chubb, 1963; Miller, 1943a].

Описанный жизненный цикл имеют все представители рода *Triaenophorus*. На стадии яйца, корацидия и процеркоида морфологических отличий между видами этого рода практически нет. Не обнаружено также и какой-либо специфичности к первому промежуточному хозяину. Значительные отличия проявляются на стадии плероцеркоида. Морфологические отличия касаются прежде всего строения прикрепительного аппарата: он формируется на этой стадии и сохраняет у половозрелых червей свою форму и размеры. Также на этой

стадии отличается видовой состав вторых промежуточных хозяев и локализация внутри их тела. Также между видами есть незначительные отличия в сроках развития. Например, показано, что при обитании в одном водоеме, созревание и выброс яиц в воду у *T. nodulosus* происходит примерно на месяц позже, чем у *T. crassus* [Miller, 1943a].

Таким образом цестоды рода *Triaenophorus* имеют годичный жизненный цикл. Однако за счет большей продолжительности жизни плероцеркоидов они отмечаются у вторых промежуточных хозяев круглогодично, также круглогодично они регистрируются и в кишечнике щуки, за счет постоянного поступления плероцеркоидов с пищей, но у щуки есть четкая динамика их численности [Michajlow, 1933; Miller, 1943a].

1.4 Географическое распространение и хозяева цестод рода *Triaenophorus*

Triaenophorus spp. являются одними из наиболее распространенных гельминтов пресноводных рыб бореального региона. Географическое распространение видов *Triaenophorus* циркумбореальное и включает более 70 видов рыб, которые описаны как возможные вторые промежуточные и окончательные хозяева [Куперман, 1973; Kuchta et al., 2007; Vlasenko et al., 2022]. Цестоды рода *Triaenophorus* имеют разную гостальную специфичность на разных стадиях жизненного цикла, при этом наибольшую специфичность демонстрируют половозрелые цестоды. Возможный перечень первых промежуточных хозяев устанавливался по большей части экспериментальным заражением. Так Б.И. Куперман приводит 20 возможных хозяев для *T. nodulosus*, из которых наиболее активно заражаются 7. Однако далеко не все виды, восприимчивые к заражению в эксперименте, заражаются в природе [Куперман, 1973]. Зачастую разные виды *Triaenophorus* spp. реализуют свой жизненный цикл через одних и тех же копепоид [Куперман, 1973; Pasternak et al., 1999; Pulkkinen et al., 1999], однако наибольшее количество возможных первых промежуточных хозяев отмечено для *T. nodulosus*. Как следствие, ареал рода *Triaenophorus* ограничен ареалом их окончательных

хозяев – рыб рода *Esox*, и совпадает с ним, за исключением южной периферии [Куперман, 1967; Куперман, 1973].

Наиболее широко распространен *T. nodulosus*: его ареал совпадает с распространением рода *Esox*, за исключением бассейна р. Куры, среднего и верхнего течения Амударьи и Сырдарьи на юге и бассейна р. Амур на юго-востоке [Куперман, 1967; Куперман, 1973]. Широкое распространение этого вида обусловлено наибольшим в роду разнообразием вторых промежуточных хозяев [Куперман, 1973; Протасова, 1977]. В Евразии *T. nodulosus* зарегистрирован у 6 отрядов и 14 семейств рыб. Всего в качестве хозяев этого паразита отмечено 57 видов рыб [Куперман, 1973].

Ареал *T. crassus* во многом совпадает с ареалом *T. nodulosus*, исключая южную границу. Поскольку *T. crassus* на стадии плероцеркоида специфичен к лососевым рыбам, особенно к сигам, то его распространение совпадает с распространением лососевых рыб. Реже он отмечается у корюшковых и хариусовых рыб. Всего для *T. crassus* зарегистрировано 16 видов вторых промежуточных хозяев [Куперман, 1973]. Зачастую этого паразита можно встретить в реликтовых популяциях лососевых рыб, например – в Женевском озере [Куперман, 1973]. В Сибири он известен у сигов Телецкого озера [Титова, 1948; Титова, 1954]. В целом, именно рыбы рода *Coregonus* являются основными вторыми промежуточными хозяевами *T. crassus*, при этом у них не отмечаются прочие виды рода *Triaenophorus*. Однако есть сведения о находках плероцеркоидов *T. nodulosus* у сига *C. lavaretus* из Нижнетуломского водохранилища Мурманской области [Карасёв и др., 2020]. Отдельно стоит отметить регистрацию плероцеркоидов *T. crassus* у миноги (*Lampetra fluviatilis*) в Ботническом заливе Балтийского моря [Valtonen, Rintamäki, Lappalainen, 1989].

Ареал *T. amurensis* и *T. orientalis* располагается в бассейне р. Амур, а также на о. Сахалин [Vlasenko et al., 2022]. Оба этих вида имеют в качестве дефинитивного хозяина амурскую щуку (*E. reicherti*), однако используют разных вторых промежуточных хозяев. Плероцеркоиды *T. amurensis* отмечены у 18 видов карповых рыб. *T. orientalis* отмечен всего у двух видов рыб - *E. reicherti* как

окончательного и второго промежуточного и *Percottus glenii* как второго промежуточного хозяина.

T. meridionalis зарегистрирован в реках Понто-Каспийского региона (реки Днепр, Кубань, Днестр, Южный Буг, Волга). Круг его вторых промежуточных хозяев включает 3 вида бычковых рыб [Mineeva, Mineev, 2019], также он отмечен у европейского сома (*Silurus glanis*, L., 1758) и *E. lucius* [Куперман, 1973].

Ареал *T. meridionalis* пересекается с ареалом *T. nodulosus*, однако хорошо географически отделен от ареала *T. crassus*. Ранее отмечалось, что *T. meridionalis* не регистрируется у рыб севернее г. Астрахань [Куперман, 1973]. Однако в последнее время наблюдается изменение границ распространения этих паразитов. До строительства каскада плотин на р. Волге *T. crassus* был распространен только в верховьях реки. Однако после зарегулирования стока реки он с ряпушкой (*Coregonus albula* L., 1758) попал в Рыбинское водохранилище [Жохов, Пугачева, 2021], после чего стал распространяться ниже по течению. На настоящий момент самая дальняя точка его регистрации приходится на Горьковское водохранилище, где он появился в 1977 г. [Воронин, Чернышева, Стрельбицкая, 1992; Соломатова, 1979]. В 2009-2015 гг. *T. meridionalis* был зарегистрирован у трех видов бычковых рыб и щуки в Саратовском водохранилище [Mineeva, Mineev, 2019]. Авторами исследования он был определен как *T. crassus* поскольку они использовали таксономическую модель Дубининой [Дубинина, 1987]. Однако виды вторых промежуточных хозяев позволяют предполагать, что согласно Б.И. Куперману (1973) эти цестоды являются *T. meridionalis*.

T. stizostedionis распространен в водоемах Северной Америки [Куперман, 1973; Протасова, 1977; Lawler, Scott, 1954; Miller, 1945c]. Его окончательным хозяином является *S. vitreum*, промежуточными *Perca flavescens* (Mitchill, 1814) и *P. omiscomaycus*. Даже несмотря на то, что обыкновенная щука не является его хозяином, ареал этого паразита не выходит за пределы ареала щуки в Северной Америке.

Исходя из распространения *Triaenophorus* spp. в Неарктике, было сделано предположение, что представители этого рода ограничены июльской изотермой

70°F (21,1°C) [Lawler, Scott, 1954]. Однако это наблюдение несправедливо для Палеарктики, где большая часть ареала *T. meridionalis* располагается за июльской изотермой 24°C [Куперман, 1967; Куперман, 1973].

1.5 Распределение цестод рода *Triaenophorus* у рыб-хозяев

Два широко распространенных вида – *T. nodulosus* и *T. crassus* – наиболее изучены, в виду своей хозяйственной значимости и распространенности, в том числе в аспекте их распределения в водных экосистемах. Описание распределения процеркоидов цестод у первых промежуточных хозяев в природе является довольно сложной задачей. В большинстве случаев данные ограничены описанием основных первых промежуточных хозяев для разных видов цестод [Miller, 1943b; Miller, 1945c; Newton, 1932]. Круг возможных промежуточных хозяев определен экспериментальным заражением планктонных копепод [Куперман, 1973; Pasternak et al., 1999; Pulkkinen et al., 1999]. Их вклад в передачу инвазии вторым промежуточным хозяевам в природных экосистемах оценивается исходя из результатов экспериментов и скудных натурных данных. Распределение *Triaenophorus* spp. у хозяев-рыб в той или иной степени описано для многих водоемов, хотя зачастую оно касается либо какого-то одного вида цестоды в водоеме, либо каких-то конкретных факторов, на него влияющих (возраст хозяев, сезон и т.п.).

В условиях Канады была определена годовая динамика зараженности *T. crassus* вторых промежуточных хозяев – рыб рода *Coregonus* (в оригинале использовано родовое название *Leucichthys*, которое в настоящее время рассматривается как младший синоним *Coregonus*) [Miller, 1945b; Newton, 1932]. При этом указывается перерасеянное (негативно-биномиальное) распределение плероцеркоидов. Для хозяев родов *Coregonus* и *Prosopium* Jordan, 1878 было показано накопление плероцеркоидов с возрастом, с достижением пика инвазии к 5-6 годам. Продолжительность жизни плероцеркоидов по наблюдениям автора составила 3-4 года [Miller, 1945b]. Рассмотрена динамика зараженности *T. crassus* у двух видов вторых промежуточных хозяев в условиях Малого Невольничьего

озера – озерной ряпушки (*C. artedi* Lesueur, 1818) и сельдевидного сига (*C. clupeaformis* (Mitchill, 1818)) [Miller, 1948]. Первая является планктофагом и экстенсивность инвазии за время наблюдений достигала 93%. *C. clupeaformis* – преимущественно бентофаг, и его максимальная экстенсивность инвазии составила 30,8%. Показано, что *C. artedi* в этих условиях является основным вторым промежуточным хозяином, и при ее перевылове, повлекшем резкое сокращение численности, ее экстенсивность инвазии снизилась почти десятикратно, а интенсивность более, чем в 6 раз [Miller, 1948].

Для *T. nodulosus* показано, что у налима *Lota lota maculosa* (Lesueur, 1817) в Малом Невольничьем озере плероцеркоиды обнаруживаются только в течение первого гола жизни, пока он способен питаться планктоном. У более старших возрастов *T. nodulosus* не отмечен [Miller, 1945a].

У окончательного хозяина *T. nodulosus* и *T. crassus* в том же водоеме описана годовая динамика заражения и сроки развития этих цестод. Показано, что по мере роста рыбы происходит увеличение доли *T. crassus* по сравнению с *T. nodulosus* в кишечнике [Miller, 1943a]. Такая же смена видового состава *Triaenophorus* spp. у крупных щук отмечена в водоемах Финляндии [Valtonen, Rintamäki, Lappalainen, 1989], Северной Карелии [Иешко et al., 2012] и в Рыбинском водохранилище [Жохов, Пугачева, 2021].

Передача инвазии *T. nodulosus* от вторых промежуточных хозяев к окончательным рассматривалась в озерах Ллин-Тегид [Chubb, 1963] (Великобритания) и Боденском [Dieterich, Eckmann, 2000] (граница Германии, Австрии и Швейцарии). В первом случае наибольшие показатели инвазии наблюдались у среднеразмерных щук, которые наиболее активно питались окунями [Chubb, 1963]. Второе исследование продемонстрировало, что пиковая экстенсивность инвазии окуня *T. nodulosus* наступает в возрасте 2 года [Dieterich, Eckmann, 2000]. В обоих случаях окунь *Perca fluviatilis* L., 1758 рассматривался как основной второй промежуточный хозяин. На примере окуней из Калининградской области показано, что характер распределения у них *T. nodulosus* изменяется в течение жизни, при этом пик зараженности цестодами наступает к

двум годам. Далее идет плавное снижения экстенсивности при значительном снижении интенсивности инвазии. Индекс обилия к восьми годам снижается более, чем в 9 раз. Распределение паразитов до 4-летнего возраста носит негативно-биномиальный характер, после дисперсия зараженности снижается и в 5- 8 лет распределение становится нормальным [Евланов, 1987].

Распределение двух видов рода *Triaenophorus*, обитающих синтопично, изучалось в Финляндии [Valtonen, Rintamäki, Lappalainen, 1989]. Для *T. nodulosus* было отмечено 6 вторых промежуточных хозяев, для *T. crassus* – 3 (регистрацию у миноги в кишечнике мы считаем случайной находкой). В большинстве случаев для рыб было отмечено увеличение интенсивности инвазии с ростом рыбы. Основными хозяевами *T. nodulosus* были налим и ерш (*Gymnocephalus cernuus* (L., 1758)). Причем налим участвует в передаче инвазии только в молодом возрасте, ерш в течение всей своей жизни с момента заражения. Примечательно, что в озерах Ллин-Тегид, Боденском и в Рыбинском водохранилище основным вторым промежуточным хозяином является окунь [Куперман, 1973; Chubb, 1963; Dieterich, Eckmann, 2000]. Это демонстрирует пластичность *T. nodulosus* при реализации жизненного цикла. Исследование в Финляндии показало, что зараженность обоими видами цестод варьирует в разных водоемах (Ботнический залив, олиготрофные и эвтрофные озера) как у вторых промежуточных, так и у окончательных хозяев. Повсеместно щука сильнее заражена *T. nodulosus*, что связывают с его широкой гостальной специфичностью [Valtonen, Rintamäki, Lappalainen, 1989]. Это его качество позволяет расширять список хозяев: в Европе ко вторым промежуточным хозяевам *T. nodulosus* прибавился инвазивный солнечный окунь (*Lepomis gibbosus* (L., 1758)) [Gjurčević et al., 2025; Masson et al., 2015], интродуцированный из Северной Америки еще в XIX веке и активно расселяющийся там последние три десятилетия. Новый доступный вид хозяев расширил возможности в реализации жизненного цикла *T. nodulosus* он и более устойчив к инвазии [Masson et al., 2015].

Основные промежуточные хозяева *T. crassus* – рыбы рода *Coregonus* [Куперман, 1973], образующие при обитании в озерах формы/виды с разной

трофической специализацией (см. главу 1.6). Трофическая специализация приводит к большей зараженности планктоноядных форм/видов, по сравнению с бентосоядными [Amundsen, Kristoffersen, 1990]. При совместном обитании ряпушек (являющихся планктофагами) и сига (преимущественно бентофаги), обычно сильнее заражены ряпушки и они являются основными вторыми промежуточными хозяевами [Куперман, 1973; Miller, 1952]. Однако есть и противоречащие этому сведения. Ряпушка (*C. albula*) в оз. Саймаа (Финляндия) практически не была заражена *T. crassus* (2 рыбы из 901 за 5 лет наблюдений), в то время как экстенсивность инвазии сига (*C. lavaretus*) доходила до 100%. При экспериментальном заражении ряпушка из этого озера показала высокую устойчивость к заражению *T. crassus* [Pulkkinen et al., 1999]. Очевидно, в таких условиях основным вторым промежуточным хозяином является сиг.

Примечательна работа, посвященная оценке вклада вторых промежуточных хозяев в передачу инвазии щуке на основании морфометрии крючьев плероцеркоидов и половозрелых особей [Иешко, Евсеева, 1989]. Суть такой оценки сводилась к анализу изменчивости размеров крючьев у разных хозяев и сравнению его с изменчивостью крючьев половозрелых особей из кишечника щуки. Такой анализ показал, что изменчивость крючьев у сига из оз. Отрадного (Ленинградская область) превышает таковую у щуки, при этом в рамки последней вполне укладывается изменчивость крючьев из ряпушки. На основании этого был сделан вывод о преимущественном вкладе ряпушки в передаче инвазии щуке в исследованном водоеме.

Факт того, что при совместном обитании сига с прочими лососевыми, сиг является основным вторым промежуточным хозяином *T. crassus* был подтвержден в оз. Ахензее (Австрия) на примере пары *C. lavaretus* и *Salvelinus umbla* [Schähle, Medgyesy, Psenner, 2016]. Экстенсивность инвазии гольца при этом составила 15,8%, а сиг был заражен на 100%, причем с раннего возраста. К пяти годам зараженность сига достигала 50 плероцеркоидов. Сиг в этом озере представлен симпатрической парой, но сведения о распределении плероцеркоидов в паре отсутствуют. Высокую зараженность связывают с искусственной регуляцией

уровня воды, что может смещать диапазон объектов питания бентофага в сторону планктонных беспозвоночных [Schähle, Medgyesy, Psenner, 2016].

1.6 Симпатрическая пара сигов *Coregonus lavaretus* как модельный объект для изучения экологии паразито-хозяинных отношений

Как правило, встречаемость видов паразитов в популяции хозяина зависит от генетики хозяина и его пищевых предпочтений [Francová, Ondračková, 2011; Pulkkinen et al., 1999]. Большую ценность при этом приобретают исследования, исключаящие один из этих факторов и фокусирующиеся на конкретном одном свойстве хозяев. Сведение к минимуму влияния генетических факторов возможно при изучении популяций одного вида хозяина, имеющих разное питание или максимально генетически близких форм/видов. Оптимальным объектом, отвечающим этим условиям, являются симпатрические пары озерных сигов [Amundsen et al., 2004; Bernatchez, 2003; Østbye et al., 2006].

Симпатрические пары сиговых рыб, принадлежащих к комплексу *Coregonus lavaretus*, обитают во многих олиготрофных озерах Палеарктики северного полушария. Эти озерные симпатрические пары служат моделью для исследования различных аспектов эволюционной биологии рыб [Østbye et al., 2006; Solovyev et al., 2019]. Внутри таких пар очень важной особенностью является наличие различных пищевых предпочтений для каждой формы/вида. Относительно низкий уровень продуктивности олиготрофных озер заставляет сиговых рыб использовать пищевые объекты из разных таксономических групп для эффективного использования доступной пищевой базы таких озер. В результате это приводит к трофической диверсификации сиговых рыб на планктоноядные и бентосоядные формы, что, следовательно, снижает конкуренцию за пищевые ресурсы озера [Бочкарев, Зуйкова, 2006; Amundsen et al., 2004; Bernatchez, 2003; Østbye et al., 2006].

В Телецком озере сиг образует симпатрическую пару форм/видов: сиг Правдина *Coregonus lavaretus pravdinellus* (Dulkeit, 1949) — достаточно мелкий сиг, который может достигать около 17 см длины тела по Смиту и 40 г общей

массы тела в своем максимальном возрасте (7+ лет), в то время как телецкий сиг *C. l. pidschian* (Gmelin, 1789) — более крупный (20–25 см длины по Смиуту, 150 г общей массы тела в том же возрасте 7+ лет), возраст которого может превышать 14+ лет [Бочкарев, 2009; Бочкарев, Зуйкова, 2006]. Эти формы/виды сигов достоверно отличаются по многим меристическим и пластическим признакам [Бочкарев, Зуйкова, 2006]. Одним из самых важных диагностических признаков является количество жаберных тычинок [Решетников, 1980]: у телецкого сига их количество находится в диапазоне 23-30, при среднем $27,26 \pm 0,09$ (23-29 и $26,10 \pm 0,29$ согласно Гундризеру с соавт. (1981)), а у сига Правдина 30-40, при среднем $34,27 \pm 0,13$ (30-39 и $33,19 \pm 0,25$ согласно Гундризеру с соавт. (1981))[Бочкарев, Зуйкова, 2006]. В рамках настоящей работы, наиболее важной чертой этой симпатрической пары является их четкая пищевая специализация: телецкий сиг является бентофагом, а сиг Правдина – планктофагом [Бочкарев, Зуйкова, 2006]. Причем спектр питания телецкого сига включает в себя небольшую долю зоопланктонных организмов, в то время как питание сига Правдина практически полностью состоит из зоопланктона [Бочкарев, Зуйкова, 2006; Kashinskaya et al., 2021]. Эти сиги также отличаются пространственным распределением: бентофаг приурочен к бентической зоне озера, планктофаг обитает в пелагеали и, по всей видимости, совершает миграции от верхнего течения р. Бия, до центральной части Телецкого озера [Бочкарев, Зуйкова, 2006; Гундризер и др., 1981].

Первое упоминание о сигах Телецкого озера встречается в 1865 году в статье «О сельдях Телецкого озера» в газете «Известия Томской губернии/Томские губернские новости», написанной Гуляевым в 1865 г. В настоящее время их происхождение, филогенетические связи и таксономическое положение все еще являются предметом споров [Политов, Гордон, Балдина, 2010]. Согласно анализу мтДНК, они генетически очень близки друг другу и имеют одни и те же гаплотипы [Bochkarev, Zuykova, Katokhin, 2011]. Анализ полного митохондриального генома показал, что различия между *C. l. pidschian* и *C. l. pravdinellus* незначительны и не позволяют выделять их в отдельные виды.

Также анализ митохондриальных геномов показал общее происхождение сигов, населяющих восточную часть Балтийского моря и водоемы Сибири [Соловьев и др., 2022]. Также подтверждается гипотеза о гибридизации близких форм сигов [Bochkarev, Zuykova, Solovyev, 2018]. Поскольку целью данной работы не является выяснение вопросов таксономии рода *Coregonus*, из-за сложного таксономического положения далее эти сиги будут рассматриваться как «формы».

Распределение паразитов между разными видами, формами или разными группами внутри популяций хозяев, помимо сведений о биологии паразитов, предоставляет информацию о различных аспектах биологии хозяев и может служить специфическим индикатором их выбора среды обитания и пищевого поведения. [Bertrand, Marcogliese, Magnan, 2008; Knudsen et al., 2005]. Роль паразитов как индикаторов трофической диверсификации рыб обсуждалась в недавних исследованиях [Бусарова, Маркевич, Кнудсен, 2015; Bonato, Silva, Malabarba, 2018; Knudsen et al., 2005; Knudsen et al., 2008; Kashinskaya et al., 2021]. В целом, высокий уровень заражения рыб положительно коррелирует с частотой потребления пищевых объектов, которые являются первыми промежуточными хозяевами для передаваемых гельминтов. Конкретный паразит, обнаруженный в рыбе-хозяине, может указывать на то, что эта рыба потребляет определенные пищевые объекты, даже если это никогда не регистрировалось другими подходами, такими, например, как прямое наблюдение за содержимым кишечника [Bonato, Silva, Malabarba, 2018]. Таким образом, исследование паразитов симпатрической пары сигов Телецкого озера позволяет полнее описать экологические особенности этих форм.

Первые сообщения об инвазии *T. crassus* сигов Телецкого озера были опубликованы С.Д. Титовой в 1948 и 1954 г. [Титова, 1948; Титова, 1954]. По ее данным экстенсивность инвазии у разных возрастных групп сигов изменялась от 20% до 60% (Титова, 1954) с максимальной зараженностью в молодом возрасте. К сожалению, Титова [Титова, 1954] не разделяла сигов на разные формы и считала всех их «Телецким сигом». В более позднем исследовании было показано, что экстенсивность инвазии *T. crassus* у бентофагов был относительно низким

(распространенность 52%, интенсивность 2,1 и обилие 1,1) по сравнению с планктофагами (распространенность 100%, интенсивность и обилие 3,9) [Бочкарев, Гафина, 1993]. Также ранее отмечалась гибель сигов Правдина от гиперинвазии *T. crassus* [Гундризер и др., 1981].

Такие черты симпатрической пары сигов Телецкого озера, как отличия в питании и экологической нише в целом, и, вместе с этим, высокое генетическое сходство, делают ее подходящей моделью для изучения связи экологических черт хозяина и зараженности плероцеркоидами *T. crassus*.

1.7 Трофический уровень паразитов в пищевой сети

По мере накопления данных о роли паразитов в экосистемах, возникло понимание необходимости их учета в трофических сетях [Lafferty et al., 2008]. При этом существует ряд методических ограничений, которые в подавляющем большинстве случаев не позволяют использовать общепринятые методы. Прежде всего, это связано с малыми размерами гельминтов, а также с отсутствием на протяжении всего жизненного цикла или на некоторых его этапах непосредственно оформленной пищеварительной системы. Если малые размеры гельминта при исследовании содержимого его пищеварительной системы можно преодолеть с использованием современных методов молекулярной биологии (например, метагеномное секвенирование) [Kashinskaya et al., 2021], то отсутствие оформленной пищеварительной системы преодолеть с помощью этих методов невозможно [Kanaya et al., 2019]. В последнее время для решения данных задач используются подходы, связанные с определением концентрации и спектра специфических маркеров. К таким маркерам, например, относятся радиоактивное меченье простых органических соединений (например, аминокислот) [Давыдов, 1979], спектра и концентраций жирных кислот [Gladyshev et al., 2011; Parrish, 2009] и тяжелых металлов [Zheng, Liu, Zhang, 2023]. Однако наиболее широкое использование получил метод определения соотношения стабильных изотопов углерода $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ и азота $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$, по которым можно судить о направлениях и источниках поступления энергии в систему и отношении организмов в

трофической сети по принципу “хищник-жертва” [Gladyshev, 2009]. К настоящему времени накоплен значительный материал по анализу соотношения стабильных изотопов азота и углерода для разных видов морских и пресноводных рыб и их экто- и эндопаразитов [Nachev et al., 2025].

До начала применения изотопной подписи в исследованиях трофического уровня паразитов сложилось представление об аналогии паразито-хозяинных отношений с отношениями по типу «хищник-жертва» [Raffel, Martin, Rohr, 2008]. Первоначально такая аналогия была обоснована расчетом моделей динамики численности паразита и хозяина [Anderson, May, 1978]. Далее некоторые авторы указывали на большое сходство, или даже идентичность природы паразитизма и хищничества [Hall et al., 2010; Lafferty, Kuris, 2002; Raffel, Martin, Rohr, 2008]. Такой взгляд на паразитов подразумевает их более высокий трофический уровень по отношению к хозяевам, и, как следствие, большую обогащенность $\delta^{15}\text{N}$. Однако выполненные в дальнейшем исследования изотопных подписей показали, что разные систематические группы паразитов демонстрируют разные тенденции по соотношению изотопов по отношению к хозяевам [Nachev et al., 2025; Thieltges et al., 2019].

Существенные отличия по соотношениям стабильных изотопов были отмечены у паразитов, совместно обитающих у одного хозяина. Так при паразитировании в кролике (*Oryctolagus cuniculus*) цестоды были обеднены $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ по сравнению с хозяином, а нематоды и блохи находились примерно на одном уровне с хозяином по $\delta^{13}\text{C}$, и были обогащены $\delta^{15}\text{N}$ [Boag et al., 1998]. Также несколько работ показали, что паразиты разных таксономических групп (Cestoda, Nematoda, Isopoda и Copepoda) обеднены $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ по сравнению с хозяевами [Finn, Roberts, Poesch, 2022; Kanaya et al., 2019; Navarro et al., 2014; Pinnegar, Campbell, Polunin, 2001]. При исследовании изотопной подписи паразитов пятнистого горбыля *Protonibea diacanthus* (Lacépède, 1802) показано, что нематоды и плероцеркоиды цестод были значительно обеднены $\delta^{15}\text{N}$, мариты трематод имели $\delta^{15}\text{N}$ чуть ниже тканей хозяина, а паразитические копеподы были обогащены $\delta^{15}\text{N}$. По углероду нематоды и трематоды были обеднены, а

плероцеркоиды цестод и паразитические копеподы имели одинаковое с тканями хозяина значение $\delta^{13}\text{C}$ [Porter et al., 2023].

Непосредственно изотопная подпись цестод рода *Triaenophorus* исследовалась только для *T. nodulosus*. Были рассмотрены соотношения $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{34}\text{S}$ плероцеркоидов и половозрелых цестод от двенадцати окуней (*P. fluviatilis*) и двух щук (*E. lucius*). Согласно результатам, цестоды *T. nodulosus*, оказались либо незначительно обеднены по всем рассмотренным парам изотопов, либо находились примерно на одном уровне с тканями хозяина [Behrmann-Godel, Yohannes, 2015].

Из вышеизложенного следует, что более высокий, по отношению к хозяину, трофический уровень отмечается у эктопаразитов, питающихся тканями хозяина [Nachev et al., 2025]. Часть таких паразитов укладываются в концепцию микрохищников [Lafferty, Kuris, 2002].

Ткани хозяина также имеют разную изотопную подпись, при этом подпись паразитов, локализующихся в этих тканях, как правило, обеднена $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ [Deudero, Pinnegar, Polunin, 2002]. Разница в изотопном соотношении в тканях обусловлена их разной метаболической активностью: более быстрый метаболизм приводит к скорейшему накоплению тяжелых изотопов [Nachev et al., 2025]. В целом паразиты чаще всего обогащены по сравнению с пищевыми объектами хозяина и обеднены по сравнению с мышечной тканью хозяина [Power, Klein, 2004]. Возможным объяснением обедненности азотом является способность некоторых эндопаразитов использовать аммиак, выделяемый из тканей хозяина, для синтеза аминокислот [Pinnegar, Campbell, Polunin, 2001]. Такой аммиак содержит более высокую долю ^{14}N . Также причиной такой обедненности может быть избирательное поглощение изотопно-дефицитных аминокислот и углеводов из организма хозяина [Behrmann-Godel, Yohannes, 2015]. Возможно, что сам процесс питания, посредством адсорбции через тегумент, способствует усвоению легкой формы азота [Nachev et al., 2025].

При исследовании трофического уровня паразитов также возможны методологические сложности, связанные с влиянием паразита на изотопную

подпись хозяина. Так была выявлена корреляция между $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ у самок рыжей полевки *Myodes glareolus* (Schreber, 1780) и зараженностью ее паразитами: эктопаразиты незначительно обедняли соотношение по обоим изотопам, а эндопаразиты способствовали более высоким их значениям [Lynggaard et al., 2018]. Однако для самцов такая связь не подтверждена. Более отчетливо влияние инвазии паразитами на спектр питания хозяина и, следовательно, его изотопную подпись было показано на окуне. По мере роста интенсивности инвазии окуня метацеркариями диплостоматид (рода *Diplostomum* Nordmann, 1832 и *Tylodelphys* Diesing, 1850) окуни сокращают долю зоопланктона в своем питании и переходят на питание бентосными организмами. Это значительно не меняет $\delta^{15}\text{N}$, но приводит к сдвигу в $\delta^{13}\text{C}$ в сторону обогащения [Vivas Muñoz et al., 2021].

Кроме того, важным фактором может быть динамика насыщения изотопами в течение жизни животного. В течение 120-дневного эксперимента, в ходе которого рассматривались изменения в насыщении аминокислотами, богатыми ^{15}N , полостных паразитов (плероцеркоидов *Schistocephalus solidus* (Müller, 1776) Steenstrup, 1857) и тканей хозяина (*Gasterosteus aculeatus* L., 1758), показаны сложные метаболические отношения в системе паразит-хозяин. Примечательно, что к 60му дню эксперимента плероцеркоиды демонстрировали достоверно более высокие уровни $\delta^{15}\text{N}$, однако к 90му дню этот показатель вновь выравнивался. Такая динамика отражает этапы развития плероцеркоида и его взаимодействие с иммунной системой хозяина [Khaliq et al., 2025].

Подобно всеядным животным, паразиты со сложным жизненным циклом могут питаться на нескольких уровнях трофической сети. Однако их «всеядность» в этом случае формируется за счет питания от разных хозяев в течение жизни. В этом случае определение трофического уровня паразита зачастую осложнено еще и разным уровнем хозяев в трофической сети [Lafferty et al., 2008].

1.8 Телецкое озеро как модельный водоем для исследования паразитарных систем *Triacnophorus* spp.

Телецкое озеро располагается в северо-восточной части Республики Алтай (Рисунок 1). Оно является третьим по глубине озером России: его максимальная глубина составляет 323 м, при средней глубине 181 м [Селегей и др., 2001]. Урез воды озера находится на высоте 434 м над уровнем моря. Для озера характерен резкий профиль глубин, при котором литоральная зона (с глубиной не более 10 м) занимает только 7.8% площади водоема [Селегей и др., 2001; Mitrofanova, Sutchenkova, Lovtskaya, 2016]. Это один из крупнейших водоемов Западной Сибири: длина составляет 78,6 км, средняя ширина - 2,89 км, при максимальной - 5,2 км. Площадь водного зеркала составляет 227.3 км², объем - 41.1 км³.

Телецкое озеро – холодный олиготрофный водоем. Весь слой воды в нем охлаждается ниже 4 °С в течение семи месяцев и ниже 3 °С более пяти месяцев. При этом летом температура поверхностного слоя достигает 16-17°С, а в мелководных заливах до 20°С [Mitrofanova, Sutchenkova, Lovtskaya, 2016]. Концентрация биогенных элементов азотной группы (NH₄⁺, NO₂⁻ и NO₃⁻) в озерной воде низкая, а азот присутствует преимущественно в виде нитрат-ионов (0,66–1,86 мг/л). Концентрации нитрит-ионов крайне низкие, а концентрации ионов аммония находятся в промежуточном диапазоне между концентрациями нитрат- и нитрит-ионов (0,022–0,098 мг/л). Концентрации фосфатных ионов в озерной воде незначительны, всего несколько мкг/л, а концентрации кремния на один-два порядка выше, чем концентрации остальных биогенных элементов, составляющие в среднем 2,18–2,90 мг/л (Зиновьев и др., 2012). В озеро впадает около 70 рек (самая крупная – р. Чулышман) (Selegei and Selegei, 1978) и вытекает р. Бия. В целом, Телецкое озеро характеризуется интенсивным водообменом, вследствие которого весь объем воды обновляется каждые 5,81 лет (Selegei, 2009).

Среди гидробионтов озера преобладают космополиты с незначительной долей эндемиков [Puzanov et al., 2020]. Зоопланктон Телецкого озера включает в себя представителей двух классов: Crustacea (Cladocera – 34 вида, Copepoda – 15 видов) и Rotatoria - 14 видов. В целом, в зоопланктоне зарегистрировано 63 вида [Бурмистрова, 2005]. Эндемиков среди зоопланктона не зарегистрировано [Puzanov et al., 2020]. Его численность наиболее высока в мелководных станциях

(от 93.2 до 19.7 тыс. экз./м³) и снижается с увеличением глубины [Вежновец и др., 2025]. Видовой состав и численность зоопланктона соответствует олиготрофным водоемам.

Зообентос литорали представлен 96 видами из 13 отрядов животных [Ковешников, Крылова, 2005]. В его составе преобладают хирономиды, также значительное разнообразие имеют прочие двукрылые и олигохеты. Зарегистрировано 3 эндемичных для Телецкого озера вида: *Rhyacodrilus lepnevae* Malevich (сем. Tubificidae), *Pelodrilus ignatovi* Michaelsen (сем. Haplotaxidae) и *Stygobromus pusillus* (Martynov) (сем. Crangonyctidae) [Puzanov et al., 2020]. Численность и масса зообентоса колеблется от полного отсутствия до 11,9 тыс. экз./м² и 16 г/м² [Ковешников, Крылова, 2005].

Ихтиофауна Телецкого озера представлена 14-15 видами рыб [Гундризер и др., 1981; Романенко и др., 2020]: краснокнижные — сибирский осётр (*Acipenser baerii* Brandt, 1869) и ленок (*Brachymystax lenok* (Pallas, 1773)) [Бондаренко, 2017]; промысловые — обыкновенный таймень (*Hucho taimen* Pallas, 1773), сибирский хариус (*Thumallus arcticus* Pallas, 1776), телецкий сиг (*C. l. pidschian*), сиг Правдина (*C. l. pravdinellus*), обыкновенная щука (*E. lucius*), елец (*Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758)), налим (*Lota lota* (Linnaeus, 1758)), речной окунь (*P. fluviatilis*), лещ (*Abramis brama* (Linnaeus, 1758)), серебряный карась (*Carassius auratus* (Linnaeus, 1758)); непромысловые — сибирский голец-усач (*Barbatula toni* (Dybowski, 1869), речной гольян (*Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758)), сибирский подкаменщик (*Cottus sibiricus* Kessler, 1889), пестроногий подкаменщик (*Cottus poecilopus* Heckel, 1837). Среди перечисленных видов, два являются акклиматизантами — лещ и серебряный карась. Обыкновенный сиг в Телецком озере образует симпатрическая пара [Бочкарев, Зуйкова, 2006].

Первые данные, связанные с разнообразием паразитов рыб Телецкого озера, были опубликованы С.Д. Титовой в 1948 и 1954 г. [Титова, 1948; Титова, 1954]. Было выявлено двенадцать рыб-хозяев для *T. nodulosus* (*T. arcticus*, *B. lenok*, *E. lucius*, *L. lota*, *L. leuciscus*, *P. fluviatilis*, *C. sibiricus*, *C. poecilopus*, *H. taimen*, *C. lavaretus* sp., *B. toni* и *P. phoxinus*), а также три рыбы-хозяина для *T. crassus* (*E.*

lucius, *L. lota* и *C. lavaretus* sp.) в качестве промежуточных и окончательных хозяев. Относительно высокий уровень распространенности *T. nodulosus* в печени наблюдался у налима (95%), ленка (85,8%) и хариуса (76%) как вторых промежуточных хозяев [Титова, 1954]. В связи с тем, что все сиги, обитающие в Телецком озере, на тот момент рассматривались как представители одного вида без выделения форм/подвидов/видов, в работе С.Д. Титовой отмечается высокая зараженность *T. crassus* именно молодых сегов. При таком подходе «молодые сиги» с высокой долей вероятности могли представлять из себя смесь планктофагов и мелких бентофагов. Также отдельное внимание уделяется в целом высоким показателям зараженности *Triaenophorus* spp. рыб Телецкого озера, в связи с чем обсуждается существование очага и необходимость борьбы с паразитом путем регуляции численности щуки [Титова, 1948; Титова, 1954; Титова, 1965].

Таким образом, в Телецком озере обитают не менее двенадцати потенциальных вторых промежуточных хозяев *T. nodulosus*, что позволяет рассмотреть распределение плероцеркоидов у неродственных рыб с разным размером тела, типом питания, распределением в озере и т.п. Потенциальными вторыми промежуточными хозяевами *T. crassus* является близкородственная симпатрическая пара сегов, также сильно отличающаяся по своей экологии, что позволяет исключить фактор генетически обусловленной устойчивости к паразитам. Вышеперечисленное обосновывает выбор Телецкого озера как модельного водоема для изучения функционирования паразитарных систем *Triaenophorus* spp.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Сбор образцов

2.1.1 Материал для исследования филогенетических отношений внутри рода *Triaenophorus*

Согласно таксономической модели Б.И. Купермана [Куперман, 1968; Куперман, 1973] род *Triaenophorus* включает 5 видов, распространенных в Евразии, 2 из которых имеют голарктическое распространение – *T. nodulosus* и *T. crassus*, 3 вида имеют относительно узкий ареал – *T. meridionalis*, *T. amurensis* и *T. orientalis*. Для проверки этой модели был изучен материал из 14 водоемов (Рисунок 1). Сборы *T. crassus* выполнены из семи водоемов от *C. lavaretus* и *C. albula* (плероцеркоиды) и *E. lucius* (половозрелые цестоды). Образцы *T. nodulosus* собраны с восьми мест от *C. sibiricus*, *L. lota*, *P. fluviatilis* (плероцеркоиды) и от *E. lucius* (половозрелые цестоды). Цестоды *T. amurensis* собраны из трех мест от *Gobio soldatovi* Berg, 1914, *Rhodeus sericeus* (Pallas, 1776), *Leuciscus waleckii* (Dybowski, 1869) (плероцеркоиды) и *E. reicherti* (половозрелые цестоды). Образцы *T. orientalis* собраны только из *E. reicherti* (половозрелые цестоды) с одного места лова (Таблица 1).

Таблица 1. Образцы, исследованные с целью реконструкции внутриродовой филогении.

№	Вид	Хозяин	Место сбора	Географические координаты	Стадия жизненного цикла	Локализация	Ширина базальной пластинки сколекса, μm	GenBank асс. no.
1	<i>T. crassus</i>	<i>Coregonus lavaretus</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Мышцы	346–370	MT951581
2	<i>T. crassus</i>	<i>C. lavaretus</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Мышцы	335–344	MT951580
3	<i>T. crassus</i>	<i>C. lavaretus</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Мышцы	343–370	MT951574
4	<i>T. crassus</i>	<i>C. lavaretus</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Мышцы	364–385	MT951583
5	<i>T. crassus</i>	<i>C. lavaretus</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Мышцы	360–372	MT951582
6	<i>T. crassus</i>	<i>C. lavaretus</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Мышцы	350–388	MT951570
7	<i>T. crassus</i>	<i>C. lavaretus</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Мышцы	384–411	MT951571
8	<i>T. crassus</i>	<i>C. lavaretus</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Мышцы	323–369	MT951573
9	<i>T. crassus</i>	<i>C. lavaretus</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Мышцы	366–373	MT951584
10	<i>T. crassus</i>	<i>C. lavaretus</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Мышцы	341–365	MT951575
11	<i>T. crassus</i>	<i>C. lavaretus</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Мышцы	349–375	MT951579
12	<i>T. crassus</i>	<i>C. lavaretus</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Мышцы	334–359	MT951576
13	<i>T. crassus</i>	<i>C. lavaretus</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Мышцы	367–375	MT951577
14	<i>T. crassus</i>	<i>C. lavaretus</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Мышцы	325–335	MT951578
15	<i>T. crassus</i>	<i>C. lavaretus</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Мышцы	376–386	MT951572
16	<i>T. crassus</i>	<i>C. sardinella</i>	Красноярский край (р. Енисей)	69.39°N; 86.12°E	Плероцеркоид	Мышцы	ND**	MZ622200
17	<i>T. crassus</i>	<i>C. sardinella</i>	Красноярский край (р. Енисей)	69.39°N; 86.12°E	Плероцеркоид	Мышцы	ND**	MZ622201
18	<i>T. crassus</i>	<i>Esox lucius</i>	Красноярский край (р. Хатанга)	71.98°N; 102.50°E	Половозрелая*	Кишечник	221–235	MZ622202
19	<i>T. crassus</i>	<i>E. lucius</i>	Красноярский край (р. Хатанга)	71.98°N; 102.50°E	Половозрелая *	Кишечник	245–259	MZ622203
20	<i>T. crassus</i>	<i>E. lucius</i>	Якутия (Вилуйское вдхр.)	63.03°N; 112.20°E	Половозрелая *	Кишечник	270–280	MZ622204
21	<i>T. crassus</i>	<i>E. lucius</i>	Карелия (оз. Койвас)	64.80°N; 31.02°E	Половозрелая *	Кишечник	262–283	MZ622205
22	<i>T. crassus</i>	<i>E. lucius</i>	Карелия (оз. Ладога)	61.51°N; 30.26°E	Половозрелая *	Кишечник	276–311	MZ622206
23	<i>T. crassus</i>	<i>E. lucius</i>	Карелия (оз. Ладога)	61.51°N; 30.26°E	Половозрелая *	Кишечник	300–315	MZ622207
24	<i>T. crassus</i>	<i>E. lucius</i>	Карелия (оз. Кереть)	65.90°N; 32.92°E	Половозрелая *	Кишечник	250–284	MZ622208

25	<i>T. orientalis</i>	<i>E. reicherti</i>	о. Сахалин (р. Тымь)	51.52°N; 142.75°E	Половозрелая *	Кишечник	126	MZ622209
26	<i>T. orientalis</i>	<i>E. reicherti</i>	о. Сахалин (р. Тымь)	51.52°N; 142.75°E	Половозрелая *	Кишечник	126–133	MZ622210
27	<i>T. orientalis</i>	<i>E. reicherti</i>	о. Сахалин (р. Тымь)	51.52°N; 142.75°E	Половозрелая *	Кишечник	119–130	MZ622211
28	<i>T. orientalis</i>	<i>E. reicherti</i>	о. Сахалин (р. Тымь)	51.52°N; 142.75°E	Половозрелая *	Кишечник	126	MZ622212
29	<i>T. meridionalis</i>	<i>E. lucius</i>	Астраханская обл. (р. Полдневая)	45.86°N; 47.95°E	Половозрелая *	Кишечник	203–214	MZ622213
30	<i>T. meridionalis</i>	<i>E. lucius</i>	Астраханская обл. (р. Полдневая)	45.86°N; 47.95°E	Половозрелая *	Кишечник	196–217	MZ622214
31	<i>T. meridionalis</i>	<i>E. lucius</i>	Астраханская обл. (р. Полдневая)	45.86°N; 47.95°E	Половозрелая *	Кишечник	210–217	MZ622215
32	<i>T. meridionalis</i>	<i>E. lucius</i>	Астраханская обл. (р. Бузан)	46.34°N; 48.88°E	Половозрелая *	Кишечник	221–228	MZ622216
33	<i>T. nodulosus</i>	<i>Cottus sibiricus</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Печень	124–144	MZ622217
34	<i>T. nodulosus</i>	<i>C. sibiricus</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Печень	166–185	MZ622218
35	<i>T. nodulosus</i>	<i>C. sibiricus</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Печень	138–143	MZ622219
36	<i>T. nodulosus</i>	<i>P. fluviatilis</i>	Горный Алтай (оз. Телецкое)	51.79°N; 87.30°E	Плероцеркоид	Печень	140–156	MZ622220
37	<i>T. nodulosus</i>	<i>P. fluviatilis</i>	Карелия (оз. Пертозеро)	62.13°N; 33.99°E	Плероцеркоид	Печень	90	MZ622221
38	<i>T. nodulosus</i>	<i>E. lucius</i>	Карелия (оз. Пертозеро)	62.13°N; 33.99°E	Половозрелая *	Кишечник	112–126	MZ622222
39	<i>T. nodulosus</i>	<i>E. lucius</i>	Карелия (оз. Пертозеро)	62.13°N; 33.99°E	Половозрелая *	Кишечник	90–100	MZ622223
40	<i>T. nodulosus</i>	<i>E. lucius</i>	Карелия (оз. Пертозеро)	62.13°N; 33.99°E	Половозрелая *	Кишечник	110–117	MZ622224
41	<i>T. nodulosus</i>	<i>E. lucius</i>	Карелия (оз. Пертозеро)	62.13°N; 33.99°E	Половозрелая *	Кишечник	90	MZ622225
42	<i>T. nodulosus</i>	<i>E. lucius</i>	Карелия (оз. Пертозеро)	62.13°N; 33.99°E	Половозрелая *	Кишечник	104–110	MZ622226
43	<i>T. nodulosus</i>	<i>E. lucius</i>	Карелия (оз. Кинаспуоли)	62.73°N; 32.64°E	Половозрелая *	Кишечник	124–131	MZ622227
44	<i>T. nodulosus</i>	<i>E. lucius</i>	Карелия (оз. Кинаспуоли)	62.73°N; 32.64°E	Половозрелая *	Кишечник	97–104	MZ622228
45	<i>T. nodulosus</i>	<i>E. lucius</i>	Карелия (оз. Койвас)	64.80°N; 31.02°E	Половозрелая *	Кишечник	93–97	MZ622229
46	<i>T. nodulosus</i>	<i>E. lucius</i>	Якутия (р. Лена)	62.03°N; 129.86°E	Половозрелая *	Кишечник	107–124	MZ622230
47	<i>T. nodulosus</i>	<i>E. lucius</i>	Бурятия (оз. Баунт)	55.18°N; 112.89°E	Половозрелая *	Кишечник	119–140	MZ622231
48	<i>T. nodulosus</i>	<i>Lota lota</i>	Бурятия (оз. Баунт)	55.18°N; 112.89°E	Плероцеркоид	Печень	143–151	MZ622232
49	<i>T. nodulosus</i>	<i>L. lota</i>	Бурятия (оз. Баунт)	55.18°N; 112.89°E	Плероцеркоид	Печень	167–175	MZ622233

50	<i>T. nodulosus</i>	<i>L. lota</i>	Мурманская обл. (оз. Имандра)	67.60°N; 32.99°E	Плерицеркоид	Печень	152–170	MZ622234
51	<i>T. nodulosus</i>	<i>L. lota</i>	Мурманская обл. (оз. Имандра)	67.60°N; 32.99°E	Плерицеркоид	Печень	ND**	MZ622235
52	<i>T. nodulosus</i>	<i>L. lota</i>	Мурманская обл. (оз. Имандра)	67.60°N; 32.99°E	Плерицеркоид	Печень	ND**	MZ622236
53	<i>T. nodulosus</i>	<i>P. fluviatilis</i>	Карелия (оз. Пертозеро)	62.13°N; 33.99°E	Плерицеркоид	Печень	ND**	
54	<i>T. nodulosus</i>	<i>E. lucius</i>	Карелия (оз. Пертозеро)	62.13°N; 33.99°E	Половозрелая *	Кишечник	ND**	
55	<i>T. amurensis</i>	<i>Gobio soldatovi</i>	о. Сахалин (оз. Сладкое)	53.38°N; 142.01°E	Плерицеркоид	Печень	70	MZ622237
56	<i>T. amurensis</i>	<i>G. soldatovi</i>	о. Сахалин (оз. Сладкое)	53.38°N; 142.01°E	Плерицеркоид	Печень	70	MZ622238
57	<i>T. amurensis</i>	<i>Rhodeus sericeus</i>	о. Сахалин (оз. Сладкое)	53.38°N; 142.01°E	Плерицеркоид	Печень	77–84	MZ622239
58	<i>T. amurensis</i>	<i>Leuciscus waleckii</i>	о. Сахалин (оз. Сладкое)	53.38°N; 142.01°E	Плерицеркоид	Печень	84	MZ622240
59	<i>T. amurensis</i>	<i>E. reicherti</i>	о. Сахалин (р. Тынь)	51.52°N; 142.75°E	Половозрелая *	Кишечник	77–70	MZ622241
60	<i>T. amurensis</i>	<i>E. reicherti</i>	Приморский край (оз. Ханка)	44.53°N; 132.34°E	Половозрелая *	Кишечник	70–74	MZ622242
61	<i>T. amurensis</i>	<i>E. reicherti</i>	Приморский край (оз. Ханка)	44.53°N; 132.34°E	Половозрелая *	Кишечник	63–70	MZ622243
62	<i>T. amurensis</i>	<i>E. reicherti</i>	Приморский край (оз. Ханка)	44.53°N; 132.34°E	Половозрелая *	Кишечник	70–74	MZ622244
63	<i>T. amurensis</i>	<i>E. reicherti</i>	Приморский край (оз. Ханка)	44.53°N; 132.34°E	Половозрелая *	Кишечник	70–74	MZ622245

*Цестоды из кишечника *E. lucius* и *E. reicherti* имели разные стадии развития, от неполовозрелых (включая недавно приобретенных плерицеркоидов) до полностью зрелых.

**ND – измерения не проводились.

2.1.2 Материал для исследования распределения *Triaenophorus* spp. по трофической сети

Для характеристики распределения цестод *Triaenophorus* spp. в трофической сети было исследовано 507 рыб, принадлежащих к пяти семействам: Cottidae, Cyprinidae, Gadidae, Percidae, и Salmonidae (Таблица 2). Рыбы (за исключением обыкновенного гольяна *Phoxinus phoxinus* Linnaeus, 1758) были собраны в конце августа и конце октября в период с 2019 по 2022 год в северной части Телецкого озера (51°79' с.ш.; 87°30' в.д.) (Рисунок 1). *P. phoxinus* был пойман в небольшой речке Куатанге, впадающей в Телецкое озеро. Рыбу из озера отлавливали с помощью жаберных сетей (размер ячеи 18–60 мм) на глубине от 2 до 40 м. Всех прочих рыб также отлавливали жаберными сетями (размер ячеи 18 и 22 мм) на глубине от 2 до 15 м и транспортировали в лабораторию «Телецкого научного стационара» Института систематики и экологии животных СО РАН.

Рыбы были умерщвлены ударом по голове перед взятием образцов. После этого рыбы были идентифицированы, измерены (общая длина, «ОД») и взвешены (общая масса тела, «МТ», и масса потрошеного тела, «МПТ»). Самцов и самок рыб идентифицировали в соответствии с развитием гонад. Общее количество рыб, собранных для исследования, включало: 140 телецких сига *C. l. pidschian* и 89 сига Правдина *C. l. pravdinellus*, 55 сибирских подкаменщиков *C. sibiricus*, 102 окуня *P. fluviatilis*, 47 сибирских хариусов *T. arcticus*, 35 налимов *L. lota*, 8 обыкновенных гольянов *P. phoxinus* и 31 щуку *E. lucius*.

Таблица 2. Сводные данные по общей массе тела (МТ), массе тела без внутренностей (МТП), общей длине (ОД), соотношению полов и рациону питания семи видов рыб, исследованных на наличие *Triaenophorus crassus* и *T. nodulosus* в Телецком озере в разные годы. * F — самка, М — самец.

Вид рыбы	Пищевые объекты	Стадия	Локализация	Вид паразита	Год сбора	Количество исследованных рыб	МЕ, г (Mean ± SE)	МТП, г (Mean ± SE)	ОД, мм (Mean ± SE)	Соотношение полов (F:M) *
<i>Coregonus lavaretus pidschian</i>	Хирономиды (larvae), гаммариды, моллюски (Gastropoda)	Плероцеркоид	Мышцы	<i>T. crassus</i>	2021	41	176.3 ± 17.0	-	266.6 ± 7.6	1.7:1
					2022	99	160.6 ± 10.6	140.3 ± 9.4	247.9 ± 5.0	1:2.3
<i>Coregonus lavaretus pravdinellus</i>	Зоопланктон	Плероцеркоид	Мышцы	<i>T. crassus</i>	2021	21	31.0 ± 1.3	25.5 ± 1.5	167.5 ± 1.7	1:1.3
					2022	68	33.8 ± 0.8	27.5 ± 0.8	172.5 ± 2.2	1:4.7
<i>Cottus sibiricus</i>	Нитчатые водоросли, зоопланктон, хирономиды, гаммариды, моллюски (Gastropoda), ручейники (лиичники), детрит	Плероцеркоид	Печень	<i>T. nodulosus</i>	2019	4	-	-	-	-
					2020	12	12.0 ± 1.1	11.9 ± 1.2	92.8 ± 3.1	1:2
					2021	11	20.4 ± 3.1	-	117.8 ± 4.2	0:1
					2022	28	14.4 ± 1.2	11.9 ± 0.9	108.0 ± 2.6	1:1.2
<i>Perca fluviatilis</i>	Хирономиды, гаммариды, мелкая рыба	Плероцеркоид	Печень	<i>T. nodulosus</i>	2019	20	-	-	-	-
					2020	22	138.4 ± 15.0	119.2 ± 12.9	216.7 ± 7.7	1:4.3
					2021	14	257.4 ± 13.7	222.8 ± 9.9	264.5 ± 3.4	12:1
					2022	46	117.9 ± 16.1	100.6 ± 12.2	195.4 ± 8.3	1.2:1
<i>Thymallus arcticus</i>	Нитчатые водоросли, хирономиды, гаммариды, моллюски (гастроподы), ручейники (лиичники)	Плероцеркоид	Печень	<i>T. nodulosus</i>	2021	24	328.7 ± 40.8	312.3 ± 40.8	306.9 ± 11.1	1.4:1
					2022	23	160.0 ± 15.7	143.0 ± 13.9	250.7 ± 7.4	1.1:1
<i>Lota lota</i>	Нитчатые водоросли, хирономиды, гаммариды, моллюски (Gastropoda), мелкая рыба	Плероцеркоид	Печень	<i>T. nodulosus</i>	2021	5	804.3 ± 356.6	678.7 ± 314.0	487.3 ± 47.2	2:1
					2022	30	728.0 ± 175.1	603.3 ± 143.7	377.9 ± 36.0	1.8:1
<i>Phoxinus phoxinus</i>	Нитчатые водоросли, моллюски (Gastropoda), зоопланктон, личинки насекомых	Плероцеркоид	Печень	<i>T. nodulosus</i>	2022	8	1.39 ± 0.07	-	57.88 ± 0.81	-
<i>Esox lucius</i>	Рыба	Половозрелая	Кишечник	<i>T. crassus</i> , <i>T. nodulosus</i>	2021	17	467.3 ± 76.1	410.0 ± 64.3	405.7 ± 23.7	1:2.5
					2022	14	519.7 ± 141.8	474.4 ± 124.3	418.0 ± 29.2	

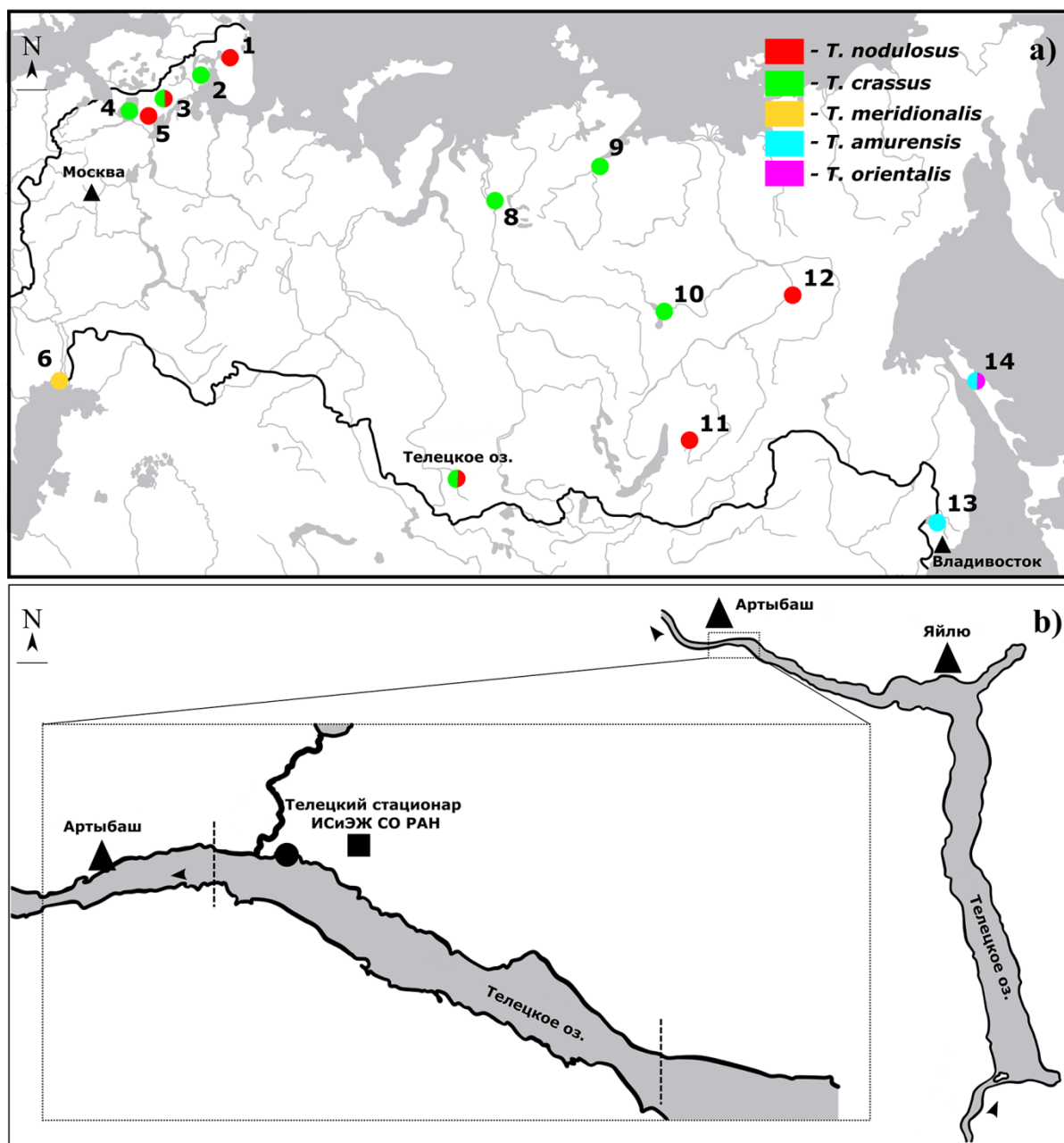


Рисунок 1. Точки сбора образцов цестод рода *Triaenophorus*: **a)** места сбора образцов для филогенетического анализа; **b)** место сбора образцов для исследования *Triaenophorus* spp. в трофических сетях Телецкого озера. Цифрами на карте обозначены: 1. оз. Имандра; 2. оз. Кереть; 3. оз. Койвас; 4. оз. Ладожское; 5. Пертозеро; реки Полдневая и Бузан; 7. оз. Телецкое; 8. р. Енисей; 9. р. Хатанга; 10. Вилюйское вдхр.; 11. оз. Баунт; 12. р. Лена; 13. оз. Ханка; 14. р. Тымь и оз. Сладкое, о. Сахалин. Треугольниками обозначены населенные пункты, пунктирной линией ограничен район отлова рыб, кругом помечено места отлова *P. phoxinus*.

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. [Schähle, Medgyesy, Psenner, 2016]. При вскрытии рыбы осматривалась брюшная полость и поверхность внутренних органов на предмет наличия цист с плероцеркоидами. Далее осматривалась печень (или гепатопанкреас у карповых) путем разделения на тонкие (2 мм толщиной) фрагменты. Перед осмотром мышц с рыбы удалялись покровы, после чего мускулатура сначала на одной стороне нарезалась на тонкие (примерно 2 мм) пластинки, после чего осмотр производился на другой стороне тела рыбы. Обнаруженные цисты переносились в отдельную чашку для подсчета и взвешивания. После чего из цист освобождались плероцеркиды. Кишечник исследованных рыб вскрывался продольным разрезом, обнаруженные цестоды аккуратно отделялись от стенки кишечника. После этого проводился подсчет обнаруженных цестод каждого вида. Паразитов расслабляли в горячей воде (80–90°C), затем фиксировали в 70 %-ном этаноле и хранили при температуре +4°C. Кроме измерения сырого веса плероцеркоидов/взрослых червей, измерялся сырой вес печени и кишечника рыб (*E. lucius*) с помощью электронных весов SCOUT™ STX (Гетеборг, Швеция).

2.3 Видовая идентификация цестод

Видовую принадлежность цестод определялась на основании строения крючьев сколекса. Схема промеров приведена на Рисунке 2. Для этого крючья измерялись на раздавленных сколексах, помещенных в среду Берлезе (цестоды из бассейнов рек Обь и Енисей), или изолированные крючки, извлеченные из тел цестод с помощью игл, обрабатывались 60 мкг/мл протеиназой. Измерения крючков сколекса были выполнены согласно Б.И. Куперману [Куперман, 1968; Куперман, 1973] и Kuchta et al. (2007) с использованием микроскопа Axiolab (Carl Zeiss, Германия) с программным обеспечением Tour View vx86, 3.7.2608 (TourTekPhotonics, Китай). Все измерения крючков сколекса приведены в

микрометрах (мкм). Видовое определение выполнено в соответствии с признаками, описанными Б.И. Куперманом [Куперман, 1968; Куперман, 1973]. Изготовленные постоянные препараты крючьев цестод рода *Triaenophorus* хранятся в Музее гельминтологической коллекции в Центре паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова (ИПЭЭ РАН, Москва) в Москве, Россия и в коллекции лаборатории тематической группы физиологии и генетики гидробионтов ИСиЭЖ СО РАН (Новосибирск).

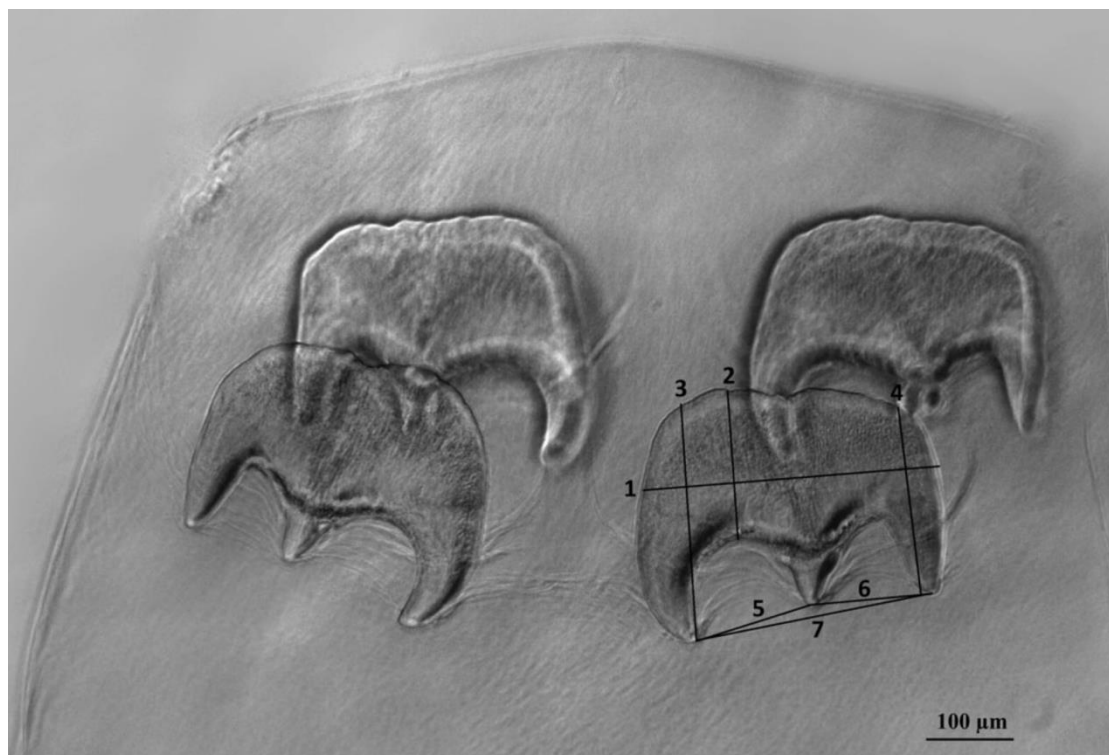


Рисунок 2. Схема промеров крючьев сколекса *T. crassus* по Б. И. Куперману [Куперман, 1968; Куперман, 1973] и Kuchta с соавт. [Kuchta et al., 2007]. 1 - ширина базальной пластинки; 2 - высота базальной пластинки; 3 - длина длинного бокового зубца; 4 - длина короткого бокового зубца; 5 - расстояние между длинными боковыми и срединными зубцами; 6 - расстояние между короткими боковыми и срединными зубцами; 7 - расстояние между боковыми зубцами.

2.4 Выделение ДНК и постановка ПЦР

Перед выделением ДНК образцы, фиксированные в этаноле, промывали в дистиллированной воде. Тотальную ДНК выделяли с использованием набора

ДНК-сорб-В (Центральный научно-исследовательский институт эпидемиологии, Россия) согласно инструкции производителя.. Для реконструкции филогенетических связей внутри рода *Triaenophorus* использовали фрагмент первой субъединицы митохондриального гена цитохром с-оксидазы (*cox1*) и фрагмент ядерного 28S рРНК-кодирующего гена (28S). Амплификацию фрагмента гена *cox1* посредством полимеразной цепной реакции (ПЦР) проводили с использованием праймеров Dice1F (ATTAACCCTCACTAAATTWWCNTTRGATCATAAG) и Dice11R (TAATACGACTCACTATAGCWGWACHAAATTTTCGATC) [Van Steenkiste et al., 2015]. Условия ПЦР для амплификации *cox1* использовали согласно авторам [Van Steenkiste et al., 2015] с небольшими модификациями: 95 °С в течение 5 мин; 3 цикла: 95 °С в течение 30 с, 51 °С в течение 40 с и 72 °С в течение 1 мин; 5 циклов с понижением температуры отжига: 95 °С в течение 30 с, 50–46 °С в течение 40 с (падение на 1 °С за цикл) и 72 °С в течение 1 мин; 25 циклов: 95 °С в течение 30 с, 45 °С в течение 40 с и 72 °С в течение 1 мин; и окончательная элонгация при 72 °С в течение 5 мин.

Частичные последовательности гена 28S рРНК были амплифицированы с использованием праймеров LSU5 (TAGGTCGACCCGCTGAAYTTYAGCA) [Littlewood, Curini-Galletti, Herniou, 2000] и 1500R (GCTATCCTGAGGGAAACTTCG) [Littlewood, Waeschenbach, Nikolov, 2008]. Для ПЦР использованы следующие условия: 95 °С в течение 5 мин; 34 цикла по 95 °С в течение 15 с, 57 °С в течение 30 с и 72 °С в течение 80 с; и окончательная элонгация при 72 °С в течение 5 мин. Двухцепочечную ДНК амплифицировали с помощью набора BioMaster HS-Taq PCR-Color (2×)kit (Новосибирск, Россия) согласно инструкции производителя (http://biolabmix.ru/products/klassicheskaja_pcr/biomaster_hs-taq_pcr-color__2_/).

Объем ПЦР составлял 50 мкл и содержал 25 мкл реакционной смеси BioMaster HS-Taq PCR-Color, 0,2 мкмоль/л каждого праймера и 20 мкл стерильной воды, в качестве матрицы использовали 3 мкл тотальной ДНК. Продукты ПЦР очищали адсорбцией на колонках Agencourt Ampure XP (Beckman Coulter, Индианаполис,

Индиана, США) и секвенировали по Сэнгеру с использованием набора BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, Уолтем, Массачусетс, США) с последующим удалением невключенного красителя гель-фильтрацией Sephadex G-50 (GE Healthcare, Чикаго, Иллинойс, США). Продукты реакции Сэнгера анализировали на генетическом анализаторе ABI 3130XL (Applied Biosystems). Очистку и секвенирование продуктов ПЦР проводили в ЦКП «Геномика» СО РАН (Новосибирск, Россия). Хроматограммы последовательностей ампликонов оценивали на основе резкости и четкой видимости каждого пика для каждого нуклеотида. Сайты, которые имели более одного пика для соответствующего нуклеотида, исключали из анализа. Для *cox1* в качестве праймера секвенирования использовался Dice11R, тогда как для 28S консенсусные последовательности были получены путем комбинации прямого и обратного прочтения. Последовательности были вручную выровнены, отредактированы и проверены на наличие неожиданных стоп-кодонов в MEGA 11 [Tamura, Stecher, Kumar, 2021]. Полученные последовательности депонированы в базе GenBank NCBI. (Таблица 1).

2.5 Филогенетический анализ

Анализ генетических дистанций проводился в программе MEGA 7 [Kumar, Stecher, Tamura, 2016]. Количество гаплотипов и уровни полиморфизма ДНК рассчитывались с помощью программы DNASP 6 [Rozas et al., 2017]. Лучшая модель нуклеотидных замен определялась с помощью MEGA 7. Филогенетические реконструкции в пределах рода *Triaenophorus* выполнялись с использованием подходов максимального правдоподобия (ML) и байесовского анализа (BI). Для подхода ML, реализованного в MEGA 7, в обоих случаях использовалась модель нуклеотидных замен HKY+G (гены *cox1* и 28 рРНК). Статистическая оценка топологии полученных филогенетических деревьев выполнена с использованием 1000 бутстрэп-реплик. Байесовский анализ выполнен в программе MrBayes v.3.2.1 с использованием той же модели, что и в предыдущем подходе. Два одновременных запуска с четырьмя цепями Маркова

каждый были запущены для 1×10^6 генераций и отобраны каждые 500 генераций. Первые 25% генераций были отброшены. Последовательности *Dibothriocephalus latus* (Linnaeus, 1758) (Diphyllbothriidae) с номерами доступа AB269325.1 (дерево для последовательностей *cox1*) и DQ925326.1 (дерево для последовательностей 28 рРНК) из базы данных GenBank (принятой как *Diphyllobotrium latum* в обоих случаях) были включены в филогенетический анализ в качестве внешней группы. 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 и средняя интенсивность инвазии паразитами рассчитывали в соответствии с определениями [Bush et al., 1997]. Распространенность (Р) заражения паразитами (в %) рассчитывали как:

$$P = I \cdot 100 / N,$$

Где I — число инфицированных хозяев, а N — общее число обследованных хозяев. Ошибка индекса распространенности (Е) рассчитывалась по следующей формуле:

$$E = \sqrt{[P \times (100 - P) / N]}$$

где Р — распространенность, а N — общее количество обследованных хозяев. Средняя интенсивность инвазии (I) оценивалась как среднее число особей определенного вида паразита (K) у одного зараженного хозяина (n):

$$I = K / n,$$

Средняя численность инвазии (А) оценивалась как среднее число особей определенного вида паразита (K) во всех исследованных хозяевах (n):

$$A = K / n,$$

Ошибка индексов интенсивности и численности (SE) рассчитывалась по формуле:

$$SE = SD / \sqrt{n},$$

Где SD — стандартное отклонение ряда числа особей определенного вида паразита в одном инфицированном хозяине, а n — общее число инфицированных хозяев (интенсивность) или всех хозяев (численность).

Для оценки различий между интенсивностью инвазии паразитов и их численностью в разные годы отбора проб (2019–2022), а также с точки зрения общей длины и массы тела рыб в разные годы отбора проб применялся апостериорный тест Тьюки HSD с использованием PAST v. 3.16 [Hammer, Harper, Ryan, 2001]. В том же программном обеспечении для определения влияния «пола» как фактора на численность и интенсивность инвазии паразитов этот фактор тестировался с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) со статистической значимостью, установленной при $p < 0,05$. Для оценки уровня корреляций между интенсивностью инвазии паразитов, их численностью и общей длиной и массой тела рыб, а также их 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. В том же программном обеспечении оценивалась связь между весом *T. crassus* и *T. nodulosus* и количеством цист у разных промежуточных хозяев. Различия в наклонах двух линий регрессии по общей длине и массе тела *E. lucius* рассчитывались с использованием t-критерия Стьюдента, реализованного в Excel MS 2016. Графики плотности создавались с использованием пакета R ggplot2 [Wickham, 2016]. Для характеристики распределения индексы агрегации рассчитывались с использованием QPweb версии 1.0.15 [Reiczigel et al., 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 содержимое их желудков. Также для уточнения структуры трофической сети северной части озера Телецкого и положения в ней

исследуемых сегов, были собраны образцы мышц других массовых видов рыб (сибирский подкаменщик, щука, хариус, и окунь). Кроме того были проанализированы основные объекты питания рыб (зоопланктонные ракообразные, гаммариды, брюхоногие моллюски, пиявки, водяные клопы), а также образцы детрита и макрофитов. Образцы плероцеркоидов *T. crassus* для выяснения трофических отношений этих цестод с их хозяином были собраны от тех же сегов. Полный список проанализированных образцов представлен в Таблице 3.

Соотношения стабильных изотопов углерода и азота определяли с помощью масс-спектрометра (DELTA plus, Finnigan MAT, Германия). Соотношения изотопов определялось согласно формуле:

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

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 $\delta^{15}\text{N}$.

Результаты представлены как среднее значение $\pm$ стандартное отклонение (SD). 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). Попарные 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 .

Вклад объектов питания в изотопную подпись сигов рассчитан с использованием байесовской модели смешения изотопов, реализованной в пакете MixSIAR для R [Stock et al., 2018].

Таблица 3. Тип и количество образцов использованных для изотопного анализа.

Тип образца		Количество
<i>C. l. pidschian</i>	Мышцы	95
	Содержимое желудка	58
	<i>T. crassus</i> (плероцеркоид)	17
<i>C. l. pravdinellus</i>	Мышцы	38
	Содержимое желудка	17
	<i>T. crassus</i> (плероцеркоид)	35
<i>Cottus sibiricus</i>	Мышцы	6
<i>Thymallus arcticus</i>	Мышцы	4
<i>Perca fluviatilis</i>	Мышцы	19
<i>Esox lucius</i>	Мышцы	5
Объекты питания	Пиявки	12
	Брюхоногие моллюски	16
	Водные клопы	30
	Зоопланктонные ракообразные	4
	Гаммарусы	21
	Ручейники	6
	Детрит	4
	Макрофиты	6
Всего		393

ГЛАВА 3. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ВНУТРИ РОДА *TRIAENOPHORUS*

3.1 Видовая идентификация *Triaenophorus* spp.

Всего было изучено 63 экземпляра *Triaenophorus* spp. из разных видов рыб и водоемов Евразии (Таблица 1). Всех червей на основании строения крючьев сколекса можно разделить на 2 группы: с широкой и узкой изогнутой базальной пластинкой. Крючья с массивной базальной пластинкой также имеют более массивные зубцы (Рисунок 1 и рисунок 2). Черви с крючьями сколекса, имеющими базальную пластинку шириной 63–84 мкм и паразитирующие в кишечнике амурской щуки (*E. reichertii*) (половозрелые или созревающие цестоды) или печени карповых рыб (плероцеркоиды) с острова Сахалин и Приморского края России были определены как *T. amurensis* (Рисунок 3А). Цестоды с крючьями сколекса, имеющими базальную пластинку шириной 90–185 мкм и паразитирующие в кишечнике обыкновенной щуки (*E. lucius*) (половозрелые и созревающие цестоды) и печени рогатковых, тресковых или окуневых рыб (плероцеркоиды) из Сибири или Европейской части России были определены как *T. nodulosus* (Рисунок. 3В). Черви с базальной пластинкой крючьев шириной 119–133 мкм, паразитирующие в кишечнике *E. reichertii* с острова Сахалин, определены как *T. orientalis* (Рисунок 4С). Цестоды с крючьями сколекса, имеющими базальную пластинку шириной 221–411 мкм и паразитирующие в кишечнике *E. lucius* (половозрелые и созревающие цестоды) и мышцах *Coregonus* spp. (плероцеркоиды) из Сибири или европейской части России были определены как *T. crassus* (Рисунок 4А). Черви с базальными пластинками шириной 196–228 мкм и паразитирующие в кишечнике *E. lucius* из дельты Волги, были обозначены как *T. meridionalis* (Рисунок 4В). Промеры базальных пластинок исследованных образцов и референсные данные приведены в Таблице 4. Таким образом, перед началом филогенетического анализа все исследованные образцы цестод были отнесены к пяти видам согласно

таксономической модели Б.И. Купермана (1968, 1973): *T. amurensis*, *T. crassus*, *T. meridionalis*, *T. nodulosus* и *T. orientalis*.

Таблица 4. Пределы вариации ширины базальной пластинки крючьев сколекса у исследованных образцов и согласно Б.И. Куперману (1968, 1973):

Вид	Ширина базальной пластинки (оригинальные данные), мкм	Ширина базальной пластинки по Б.И. Куперману (1968, 1973), мкм
<i>T. amurensis</i>	63-84	66-88
<i>T. nodulosus</i>	90-185	99-176
<i>T. orientalis</i>	119-133	121-165
<i>T. crassus</i>	221-411	253-341
<i>T. meridionalis</i>	196-228	165-231

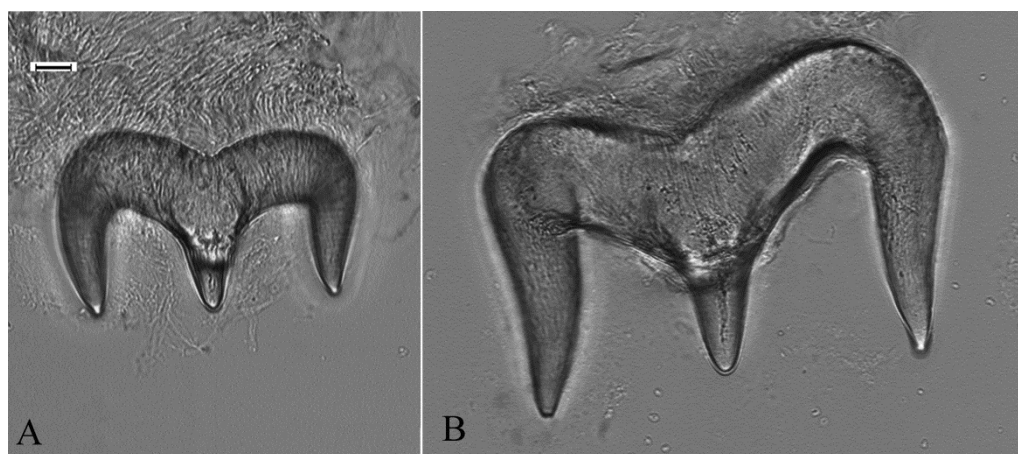


Рисунок 3. Крючья сколекса (А) *Triaenophorus amurensis* и (В) *Triaenophorus nodulosus* при одинаковом увеличении. Масштабная линейка = 10 μm .

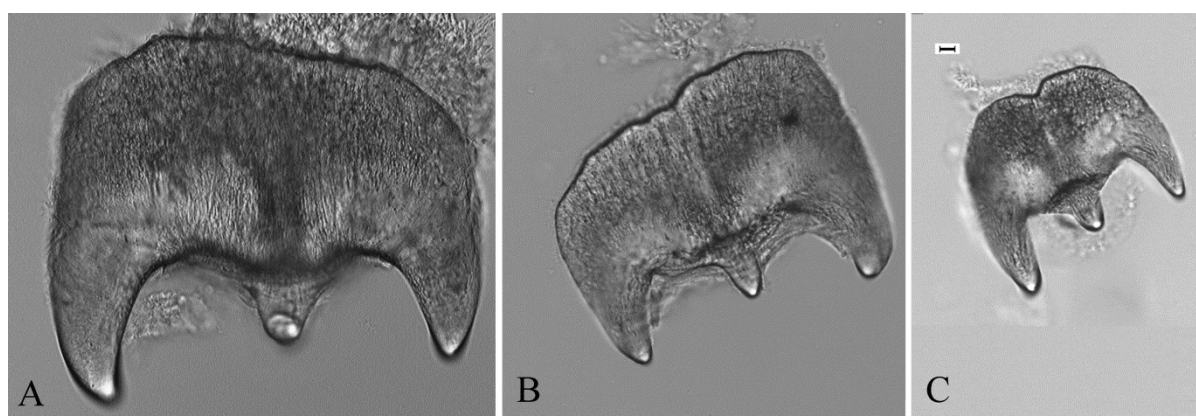


Рисунок 4. Крючья сколекса (А) *Triaenophorus crassus*, (В) *Triaenophorus meridionalis* и (С) *Triaenophorus orientalis* при одинаковом увеличении. Масштабная линейка = 11 μm .

3.2 Филогенетические отношения и генетическое разнообразие внутри рода *Triaenophorus*

Фрагменты гена *cox1* длиной 586 нуклеотидов были амплифицированы и секвенированы из 63 образцов *Triaenophorus* spp., предварительно идентифицированных традиционными таксономическими методами (см. выше). Изученные образцы цестод образовали пять клад видового уровня: *T. amurensis*, *T. crassus*, *T. meridionalis*, *T. orientalis* и *T. nodulosus* (Рисунок 5). Последовательность *Triaenophorus stizostedionis* Miller, 1945 (номер доступа GenBank KR780809) от судака из Северной Америки не была включена в настоящий анализ, поскольку представленный в ней фрагмент гена *cox1* практически не пересекается с использованным в работе набором данных. Топологии деревьев, построенных с помощью подходов ML и BI, были идентичны, за исключением кластеризации образцов в пределах клад на уровне видов. Значения апостериорной вероятности и поддержки бутстрепа (значение поддержки бутстрепа 78% для клады *T. amurensis* было исключением) для всех уровней видов были высокими. *T. meridionalis*, *T. crassus* и *T. orientalis* образуют группу с высокой поддержкой, в которой *T. crassus* и *T. orientalis*, по-видимому, являются плохо поддерживаемыми сестринскими видами. *T. nodulosus* выступает как плохо поддерживаемый сестринский таксон для группы *T. meridionalis* + (*T. crassus* + *T. orientalis*), а *T. amurensis* занимает сестринское положение для клады, объединяющей все упомянутые *Triaenophorus* spp.

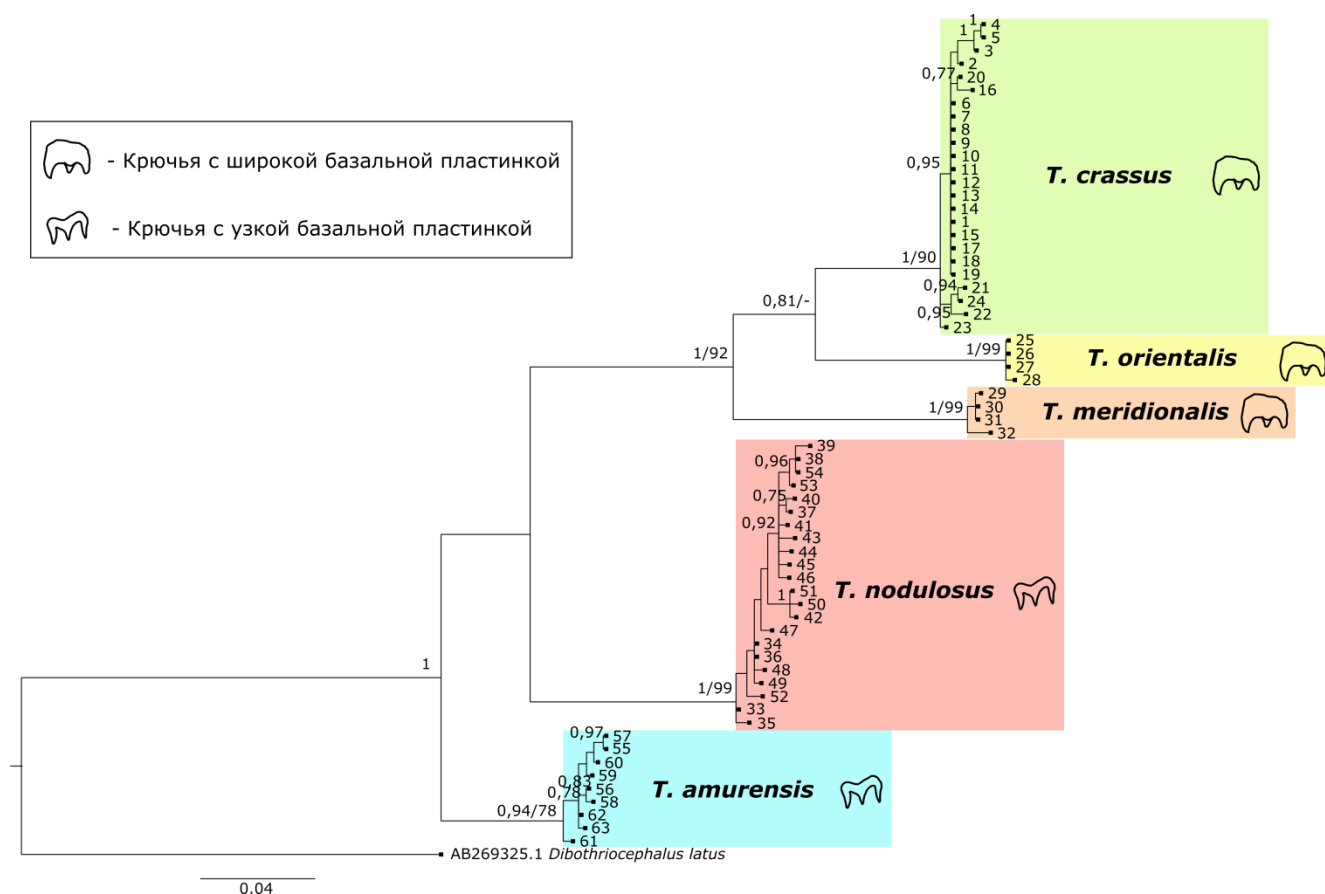


Рисунок 5. Филогенетические взаимоотношения *Triaenophorus* spp., реконструированные по последовательностям гена *cox1* с использованием байесовского анализа (BI) и метода максимального правдоподобия (ML). В узлах указаны значения поддержки >75% (апостериорная вероятность для BI / бустреп для ML). Номера образцов указаны на концах ветвей.

Среди 24 образцов *T. crassus* было идентифицировано только 10 гаплотипов с 19 полиморфными сайтами. Гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие для этого вида составило $0,667 \pm 0,109$ и $0,0054$ соответственно. У 22 исследованных особей *T. nodulosus* присутствовало 20 гаплотипов с 35 полиморфными сайтами. Этот вид характеризовался наиболее высокими уровнями гаплотипического ($0,991 \pm 0,017$) и нуклеотидного разнообразия ($0,0125$). Восемь гаплотипов с 10 полиморфными сайтами были обнаружены у девяти особей *T. amurensis*. Гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие для этого вида составили $0,972 \pm 0,064$ и $0,0063$ соответственно. Эти показатели не были рассчитаны для *T.*

meridionalis и *T. orientalis* из-за недостаточного количества исследованных экземпляров. В целом, уровень внутривидовой изменчивости фрагмента *cox1*, который был секвенирован, был намного ниже уровня межвидовой изменчивости. Внутри клад видового уровня средние значения *p*-дистанции для *T. crassus*, *T. orientalis*, *T. meridionalis*, *T. nodulosus* и *T. amurensis* составили $0,54\% \pm 0,13\%$, $0,17\% \pm 0,12\%$, $0,57\% \pm 0,22\%$, $1,25\% \pm 0,24\%$ и $0,63\% \pm 0,20\%$ соответственно. Средние *p*-дистанции между этими кладами варьировались от $10,9\% \pm 1,3\%$ (между *T. crassus* и *T. orientalis*) до $18,0\% \pm 1,6$ (между *T. meridionalis* и *T. amurensis*).

Гаплогруппы видового уровня отчетливо разделены в сети гаплотипов (Рисунок 6). Для некоторых мест сбора материала был идентифицирован только один гаплотип. Две географически специфичные гаплогруппы были обнаружены только у одного широко распространенного вида - *T. crassus*. Одна из упомянутых гаплогрупп была зарегистрирована в Сибири. Наиболее распространенный гаплотип этой гаплогруппы был обнаружен в Телецком озере и реках Хатанга и Енисей (Рисунок 6). Другая географически специфичная гаплогруппа этого вида была обнаружена на Северо-Западе России. Выявить дифференциацию гаплотипов по частоте встречаемости в этой гаплогруппе не удалось из-за недостаточного количества образцов с Северо-Запада России.

Фрагменты гена 28S рРНК длиной 1438 нуклеотидов были амплифицированы и секвенированы из 26 особей *Triaenophorus* spp., ранее идентифицированных традиционными таксономическими методами (см. выше). В выравнивании вместе с оригинальными последовательностями были использованы последовательности из базы данных GenBank: *T. crassus* (#DQ925334.1, Германия), *T. nodulosus* (#KR780879.1, Великобритания) и *T. stizostedionis* (#KR780900.1, США). На основании результатов ML- и BI-анализов на основе гена 28S рРНК изученные образцы цестод были разделены на четыре генеалогии: *T. stizostedionis*, *T. amurensis*, *T. nodulosus* и *T. orientalis* + (*T. crassus* + *T. meridionalis*) (Рисунок 7). Однако филогенетические связи между этими генеалогиями были плохо разрешены.

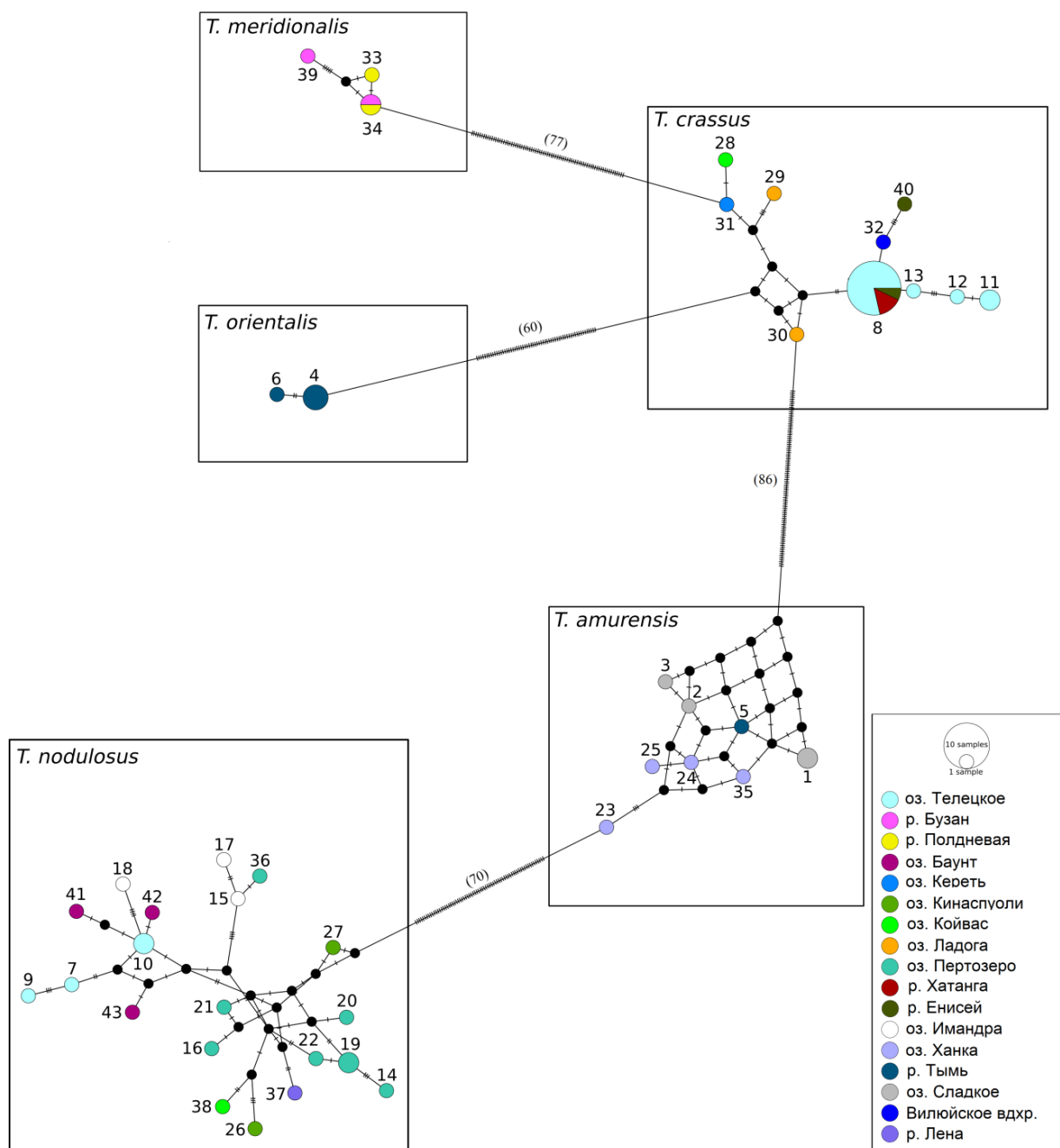


Рисунок 6. Медианная сеть гаплотипов *Triaenophorus* spp. (cox1) из изученных точек выборки. Черный круг обозначает не обнаруженные или вымершие гипотетические гаплотипы. Цифрами показаны номера гаплотипов. Цифры над связями обозначают количество замен среди изученных цестод. Диаметр кругов пропорционален частоте гаплотипа.

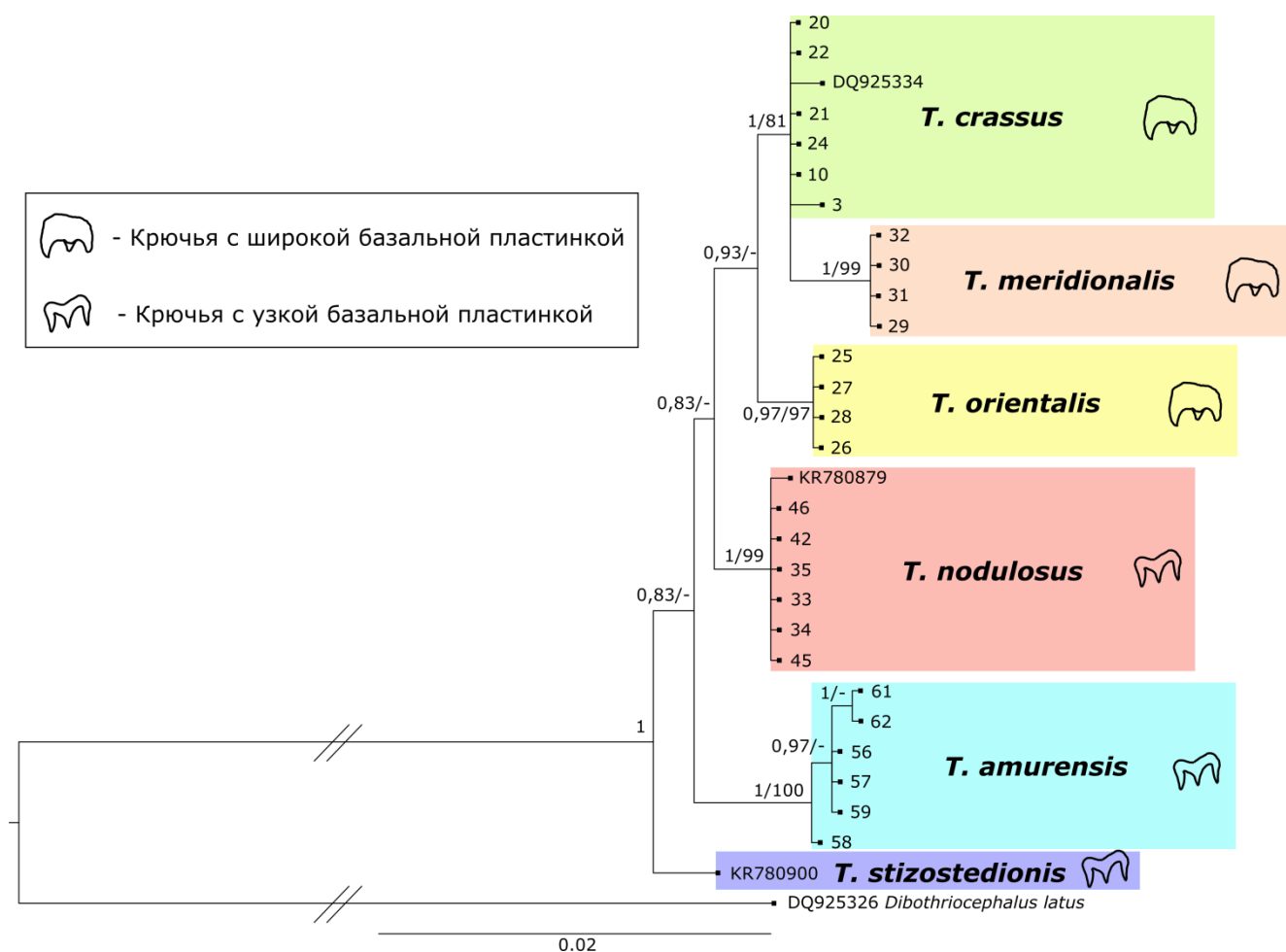


Рисунок 7. Филогенетические взаимоотношения *Triaenophorus* spp., реконструированные по последовательностям фрагмента гена 28S с использованием байесовского анализа (BI) и метода максимального правдоподобия (ML). В узлах указаны значения поддержки >75% (апостериорная вероятность для BI / бустреп для ML). Номера образцов указаны на концах ветвей.

3.3 Таксономическая модель на основании филогенетического анализа

Результаты филогенетического анализа, основанные на частичных последовательностях генов *cox1* mtDNA и ядерной 28S рРНК, подтверждают гипотезу Б.И. Купермана [Куперман, 1968; Куперман, 1973]: в роду *Triaenophorus* есть пять генеалогий видового уровня, паразитирующие в рыбах Евразии. По данным Kuchta с соавт. [Kuchta et al., 2007], диапазоны значений ширины базальной пластинки крючков сколекса, обозначенные Б.И. Куперманом, неадекватно описывают изменчивость этого признака у каждого из этих пяти

видов. Два вида из исследованного материала, *T. crassus* и *T. nodulosus* (Таблица 4), имели крючья сколекса, у которых минимальная ширина основания была меньше, чем указано Б.И. Куперманом [Куперман, 1968; Куперман, 1973]. В свою очередь, минимальные значения ширины базальной пластинки крючьев сколекса у этих видов перекрываются (или почти совпадают) с максимальными значениями у *T. meridionalis* и *T. amurensis* соответственно, что согласуется с данными Kuchta с соавт. [Kuchta et al., 2007]. Тем не менее, первичная идентификация отдельных особей *T. amurensis*, *T. crassus*, *T. meridionalis* и *T. nodulosus* стала возможной на основе состава вторых и/или окончательных хозяев и биогеографических характеристик. Исходя из вышесказанного, род *Triaenophorus* включает в себя шесть валидных видов: *T. amurensis*, *T. crassus*, *T. meridionalis*, *T. nodulosus*, *T. orientalis* и *T. stizostedionis* [Vlasenko et al., 2022].

3.4 Филогения внутри рода *Triaenophorus*

Согласно Б.И. Куперману (1968, 1973), *T. crassus* и *T. nodulosus* являются наиболее древними видами рода *Triaenophorus* и имеют самого недавнего общего предка, но *T. nodulosus* эволюционно ближе к предку, чем *T. crassus*. Все остальные евразийские виды произошли от *T. nodulosus* (*T. amurensis*) и *T. crassus* (*T. orientalis* и *T. meridionalis*) соответственно. Между тем, Petkevičiūtė и Иешко [Petkevičiūtė, Ieshko, 1991] использовали плезиоморфную организацию хромосомного набора у *T. crassus*, чтобы выдвинуть гипотезу о большей близости этого вида к предковой форме. Согласно настоящим результатам, *T. amurensis* является одной из самых базальных ветвей на полученных филогенетических деревьях (на основе *cox1* мтДНК и 28S рРНК), и, следовательно, этот вид ближе к предковой форме.

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 рРНК), 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 5 и 7). Примечательно, что *T. stizostedionis* занял наиболее базальное положение по сравнению с другими цестодами. К сожалению, слабая поддержка ключевых узлов в полученных филограммах не позволяет обсуждать филогенетические отношения среди *Triaenophorus* spp. в более глобальном контексте.

Представленные результаты показали, что уровень разнообразия гаплотипов на основе *cox1* был самым низким для *T. crassus*, более высоким для *T. amurensis* и самым высоким для *T. nodulosus*. Разница в уровне гаплотипического разнообразия между *T. amurensis* и *T. nodulosus* не была столь очевидной, как между *T. amurensis* и *T. crassus*. Оба вида *T. nodulosus* и *T. crassus* используют одни и те же виды рыб в качестве окончательных хозяев (*E. lucius*) и имеют схожий голарктический ареал, тогда как *T. amurensis* использует в качестве окончательного хозяина другой вид щуки, *E. reichertii* [Куперман, 1973]. Этот вид рыб является эндемиком бассейна реки Амур и прилегающих рек, которые когда-то были частью Палеоамурской системы. Таким образом, можно допустить, что обнаруженные различия в уровнях гаплотипического разнообразия между *T. nodulosus* и *T. crassus*, а также между *T. nodulosus*/*T. crassus* и *T. amurensis*, сформировались под влиянием разных механизмов.

Известно, что генетическое разнообразие вида зависит от эффектов демографических процессов в популяциях [Nei, 1987]. Принимая во внимание драматические ледниковые события четвертичного периода в Северной Евразии, можно предположить, что современная структура генетического разнообразия евразийских изолятов (*T. crassus* и *T. nodulosus*) формировалась под давлением генетического бутылочного горлышка. В то же время можно ожидать разного давления генетического бутылочного горлышка для этих цестод из-за разной частоты драматических событий в разных частях их палеоареалов, разной численности популяций в рефугиумах, истощения в них некоторых видов хозяев

и т. д. Все это могло повлиять как на их различия в уровне гаплотипического разнообразия, так и на наличие/отсутствие географически специфичных гаплогрупп.

Необходимо также учитывать влияние специфичности к хозяевам как дополнительного фактора, который отвечает за уровень гаплотипических различий между *T. nodulosus* и *T. crassus*. Согласно гипотезе Надлера [Martinů, Нурша, 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 *Trienophorus* наглядно прослеживается на примере популяции *T. crassus* из Телецкого озера, где этот паразит заражает обоих симпатрических сигов [Kashinskaya et al., 2021]. Здесь и *T. crassus*, и *Coregonus* spp. характеризуются звездообразной формой сети гаплотипов на основе данных митохондриальной ДНК (Рисунок 6) [Bochkarev, Зуикова, 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 *Trienophorus* 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 [Avice, 2000]. Изученные образцы *T. amurensis* были собраны из двух регионов (Таблица 1), но в основном с острова Сахалин. Амурские виды рыб острова Сахалин представлены реликтовыми популяциями, пережившими нарушение палеоамурской системы под воздействием четвертичных трансгрессий [Богатов и др., 2006; Линдберг, 1972]. Следовательно, выявленная структура генетического разнообразия *T.*

amurensis с большой вероятностью обусловлена развитием географически разделенных предковых популяций с небольшой эффективной численностью.

Ранее была отмечена тесная связь между рыбами рода *Esox* и цестодами *Triaenophorus* [Lawler, Scott, 1954; Michajlow, 1962]. Центром происхождения щуки считалась Европа, следовательно и центром происхождения цестод рода *Triaenophorus* [Michajlow, 1962], вслед за этим Дубинина делает вывод о заселении цестодами Дальнего Востока и Америки с соответствующей сменой хозяев [Дубинина, 1964]. Это противоречит полученным результатам по филогеографии рода *Triaenophorus*. На основании этих результатов можно предположить североамериканское происхождение рода, который впоследствии заселил водоемы Северной Евразии. Последующее видообразование, возможно происходило одновременно с переключением на новых хозяев и возникновением изоляции в ходе колебаний климата. Относительно недавно были описаны 2 вида щук из Южной Европы: *Esox cisalpinus* Bianco & Delmastro, 2011 с Северной и Центральной Италии и *Esox aquitanicus* Denys et al. 2014 из Юго-Западной Франции [Bianco, Delmastro, 2011; Denys et al., 2014; Lucentini et al., 2011]. Однако какие-либо сведения о паразитировании у них *Triaenophorus* spp. отсутствуют. В водоемах Северной Америки, помимо *E. lucius*, *T. nodulosus* и *T. crassus* также отмечены у *E. masquinongy* [Куперман, 1973]. На настоящий момент нет сведений о находках *Triaenophorus* spp. у двух других американских видов щук— *E. americanus* Gmelin, 1789 и *E. niger* Lesueur, 1818. Исходя из географического распределения видов щуки, а так же наличия трех клад у *E. lucius* [Gael et al., 2015; Skog et al., 2014; Takács et al., 2022], можно выделить 3 центра диверсификации рода *Esox*: район Великих Озер в Северной Америке, где встречаются 4 вида щуки, бассейн Амура, где обитает эндемичный для этой области вид, и Европа, где обитает три вида щуки и отмечены все 3 клады *E. lucius*.

Учитывая результаты филогенетического анализа рода *Triaenophorus*, правдоподобным выглядит экспансия этого рода из бассейна Великих Озер, где также отмечен североамериканский вид *T. stizostedionis*, дальнейшее заселение

бассейна Палеоамура с диверсификацией еще двух видов - *T. amurensis* и *T. orientalis*, заселение Понтокаспийской области, где отмечен *T. meridionalis*. При этом в водоемах Европы не зарегистрировано эндемичных для этой области видов *Triaenophorus*, при высоком разнообразии окончательных хозяев. В пользу американского происхождения рода также говорит ареал его ближайшего более базального родственника – цестод рода *Marsipometra* Cooper, 1917 – паразитов веслоноса (*Polyodon spathula* (Walbaum, 1792)) [Brabec et al., 2015; Scholz, Kuchta, 2025].

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

Как показано в предыдущей главе, у рыб Телецкого озера на основании молекулярных и морфологических данных зарегистрировано 2 вида цестод рода *Triaenophorus* - *T. crassus* и *T. nodulosus*. Эти виды, в большинстве случаев, реализуют свой жизненный цикл через разных вторых промежуточных хозяев. На примере Телецкого озера исследовано распределение в трофической сети этих двух широко распространенных видов цестод при совместном обитании в одном водоеме.

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

4.1.1 Зараженность вторых промежуточных хозяев плероцеркоидами

Цисты *T. crassus* были обнаружены в мышцах обеих форм сига Телецкого озера. В одной цисте из мышцы содержался один плероцеркоид. Распространенность заражения *T. crassus* в мышцах сига-планктофага *C. l. pravdinellus* была выше, чем в мышцах бентофага *C. l. pidschian* за все годы исследований и составляла от 89,7 до 100% и от 27,3 до 41,5% соответственно (Таблица 5). Средняя интенсивность и индекс обилия инвазии паразитом в мышцах *C. l. pravdinellus* 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 *C. l. pidschian* 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 (Таблица 5).

T. nodulosus был выявлен в печени *C. sibiricus*, *P. fluviatilis*, *T. arcticus* и *L. lota*. В единичных случаях цисты *T. nodulosus* располагались на поверхности внутренних органов и непосредственно в полости тела. В одной цисте содержался один плероцеркоид. Экстенсивность инвазии *T. nodulosus* в печени *L. lota* (100% для 2021 и 2022 гг.) была выше, чем в печени *C. sibiricus*, *T. arcticus*, *P. fluviatilis*,

в случае которых процент зараженных особей варьировался от 66,7 до 100%, от 30,4 до 33,3% и от 20,0 до 27,3% соответственно за те же годы (Таблица 5). Средняя интенсивность инвазии паразитами в печени *L. lota*, *C. sibiricus*, *T. arcticus* и *P. fluviatilis* колебались 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 (Таблица 5).

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

Зависимость индекса обилия *T. crassus* от общей длины исследованных рыб показана на Рисунке 8. Никакой разницы в средней интенсивности и индексе обилия *T. crassus*, локализующихся в мышцах обеих форм сигов между выборками за 2021 и 2022 года не отмечено (планктофаг: ANOVA (интенсивность), $F = 0,28$, $df = 35,8$, $p = 0,60$, ANOVA (индекс обилия) $F = 1,1$, $df = 34,6$, $p = 0,31$; бентофаг: ANOVA (интенсивность), $F = 0,002$, $df = 41,9$, $p = 0,96$, ANOVA (индекс обилия) $F = 0,96$, $df = 82,2$, $p = 0,33$). Была обнаружена положительная значимая корреляция между общей массой тела *C. l. pravdinellus* и числом цист в мышечной ткани в 2021 г. (коэффициент Спирмена $\rho = 0,55$, $p = 0,01$, $n = 20$). В остальных случаях статистически значимых корреляций между числом цист в мышцах, длиной и массой обеих форм сигов не обнаружено. Фактор «пол» не оказывал влияния на количество цист *T. crassus* в мышцах рыб (планктофаги: ρ Спирмена = $-0,05$, $p = 0,86$, $n = 16$, 2021; ρ Спирмена = $-0,11$, $p = 0,43$, $n = 52$, 2022; бентофаги: ρ Спирмена = $0,07$, $p = 0,21$, $n = 30$, 2021; ρ Спирмена = $-0,19$, $p = 0,08$, $n = 83$, 2022).

Таблица 5. Индексы зараженности цестодами *T. crassus* и *T. nodulosus* вторых промежуточных и окончательного хозяина в оз. Телецком.

Вид рыбы	Паразит	Год сбора	Экстенсивность инвазии, %	Интенсивность инвазии (Mean ± SE)	Индекс обилия (Mean ± SE)	Всего исследовано рыб	Количество не зараженных рыб	Количество инвазированных рыб	Количество паразитов
<i>C. l. pidschian</i>	<i>T. crassus</i>	2021	41.5	1.8 ± 0.4	0.8 ± 0.2	41	24	17	31
		2022	27.3	1.8 ± 0.5	0.5 ± 0.1	99	72	27	50
		2021–2022	31.4	1.8 ± 0.2	0.6 ± 0.1	140	96	44	81
2021		100.0	5.0 ± 0.8	5.0 ± 0.8	21	0	21	105	
2022		89.7	4.5 ± 0.5	4.0 ± 0.5	68	7	61	274	
2021–2022		92.1	4.6 ± 0.4	4.3 ± 0.4	89	7	82	379	
2021		64.7	23.6 ± 6.3	15.3 ± 8.7	17	6	11	260	
2022		78.6	12.3 ± 5.6	9.6 ± 3.8	18	7	11	135	
2021–2022		71.0	17.9 ± 5.7	12.7 ± 5.0	35	13	22	395	
<i>C. sibiricus</i>		2019	100.0	5.0 ± 1.5	5.0 ± 1.5	4	0	4	20
		2020	66.7	3.6 ± 0.8	2.4 ± 0.7	12	4	8	29
		2021	100.0	8.0 ± 2.3	8.0 ± 2.3	11	0	11	88
		2022	78.6	4.2 ± 0.6	3.3 ± 0.6	28	6	22	93
		2019–2022	81.8	5.1 ± 0.7	4.2 ± 0.6	55	10	45	230
<i>P. fluviatilis</i>	2019	20.0	1.2 ± 0.2	0.2 ± 0.1	20	16	4	5	
	2020	27.3	1.3 ± 0.2	0.4 ± 0.1	22	16	6	8	
	2021	21.4	1.0 ± 0.0	0.2 ± 0.1	14	11	3	3	
	2022	26.1	1.7 ± 0.2	0.5 ± 0.1	46	34	12	21	
	2019–2022	24.5	1.5 ± 0.1	0.4 ± 0.1	102	77	25	37	
<i>T. arcticus</i>	2021	33.3	4.1 ± 1.3	1.4 ± 0.6	24	16	8	33	
	2022	30.4	2.6 ± 0.3	0.8 ± 0.1	23	16	7	18	
	2021–2022	31.9	3.4 ± 1.1	1.1 ± 0.3	47	32	15	51	
<i>L. lota</i>	2021	100.0	7.4 ± 2.2	7.4 ± 2.2	5	0	5	37	
	2022	100.0	23.5 ± 3.7	23.5 ± 3.7	30	0	30	706	
	2021–2022	100.0	21.2 ± 3.3	21.2 ± 3.3	35	0	35	743	
<i>E. lucius</i>	2021	76.5	18.8 ± 4.8	14.3 ± 4.1	17	4	13	244	
	2022	78.6	19.7 ± 6.7	15.5 ± 6.3	18	7	11	217	
	2021–2022	77.4	19.2 ± 3.7	14.9 ± 3.6	35	11	24	461	

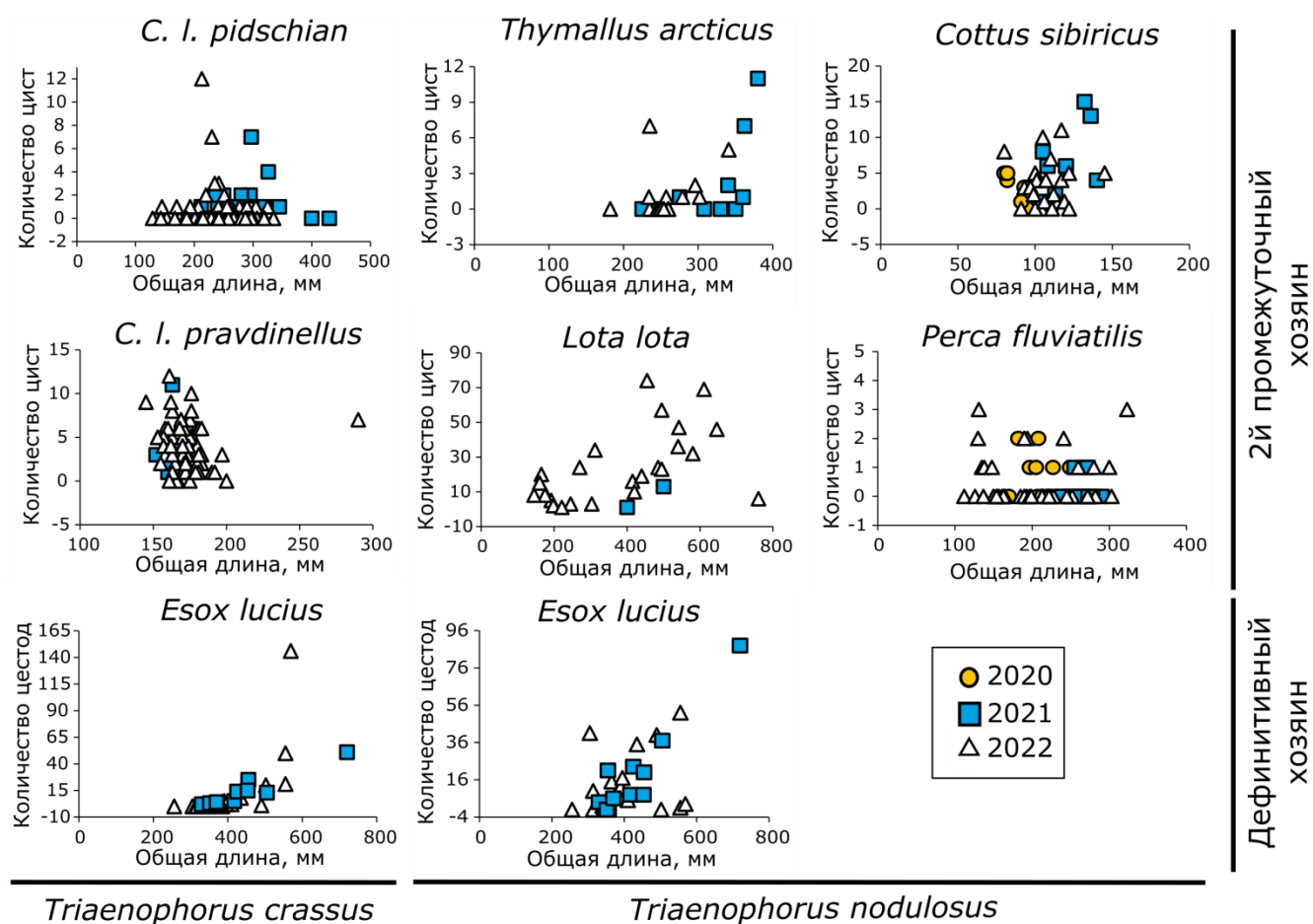


Рисунок 8. Количество цист *Triaenophorus crassus* и *T. nodulosus* в сравнении с общей длиной различных промежуточных и окончательных хозяев из Телецкого озера в период с 2020 по 2022 год.

Среднее количество цист *T. nodulosus* (индекс обилия) в печени *L. lota*, *C. sibiricus*, *T. arcticus* и *P. fluviatilis* варьировалось 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. Зависимость количества цист *T. nodulosus* от общей длины исследованных рыб показана на Рисунке 8. Средняя интенсивность и индекс обилия *T. nodulosus* существенно не различались между годами исследования (2019–2022). Было одно исключение для *C. sibiricus*, где значимые различия в среднем количестве цист на рыбу были получены между 2020 ($2,4 \pm 0,7$) и 2021 ($8,0 \pm 2,3$) годами (ANOVA, Tukey HSD post-hoc test, $F = 4,2$, $df = 3$, $p = 0,013$) и между 2021 и 2022 годами ($3,3 \pm 0,6$) (ANOVA, Tukey HSD post-hoc test, $F = 4,2$, $df = 3$, $p = 0,015$). Положительная значимая корреляция была обнаружена между общей массой тела/общей длиной

L. lota и количеством цист в его печени в 2022 году (общая длина: Spearman $\rho = 0,61$, $p = 0,0006$, $n = 30$), (общий вес: Spearman $\rho = 0,60$, $p = 0,002$, $n = 25$). Положительная значимая корреляция была также обнаружена между общей длиной *T. arcticus* и количеством цист в его печени в 2021 году (Spearman $\rho = 0,54$, $p = 0,020$, $n = 19$). На протяжении всех исследованных лет положительная значимая корреляция была обнаружена между общей длиной/весом *T. arcticus* и количеством цист (общая длина: Spearman $\rho = 0,37$, $p = 0,020$, $n = 38$; общий вес: Spearman $\rho = 0,39$, $p = 0,019$, $n = 36$). 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 двух форм сигов был строго различен (Рисунок 9). 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 инвазии, 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.

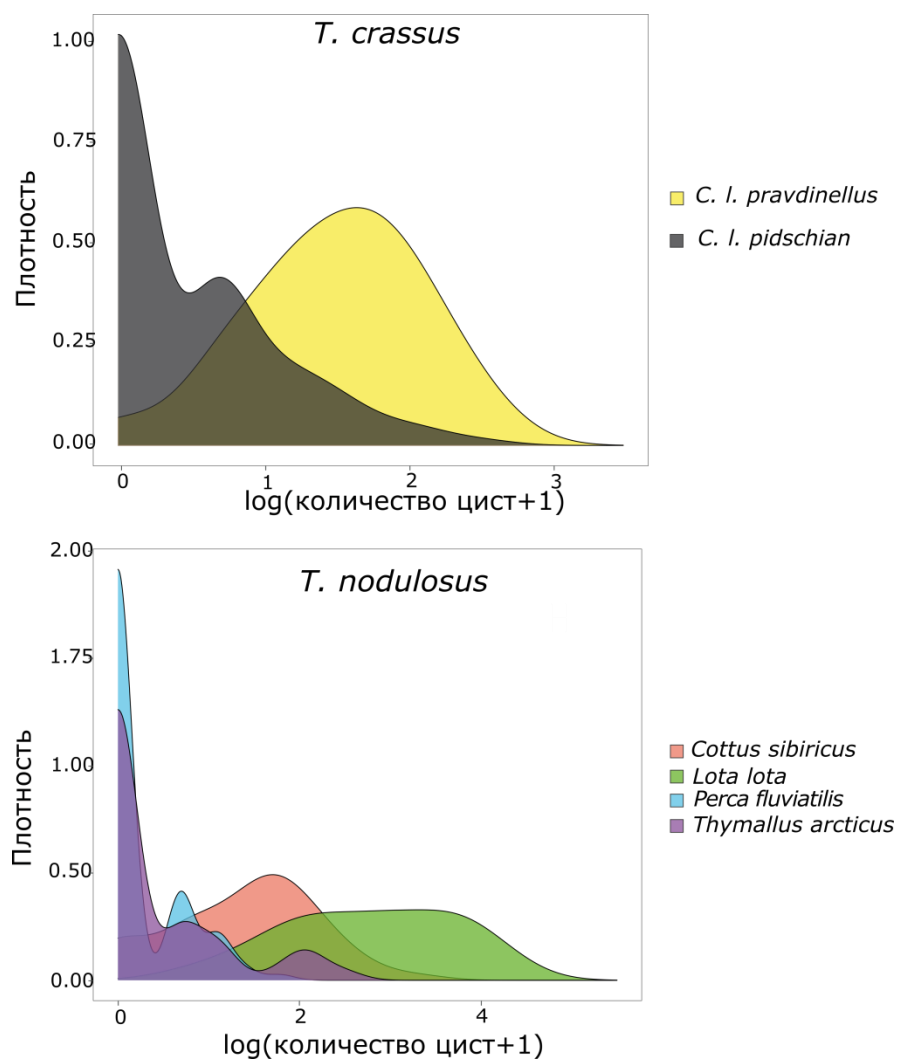


Рисунок 9. График плотности, отражающий распределение плероцеркоидов *Triaenophorus crassus* и *T. nodulosus* у исследованных видов рыб

4.2 Зараженность окончательного хозяина

Распространенность инвазии *T. crassus* в кишечнике *E. lucius* в 2022 г. была выше, чем в 2021 г., и составила 78,6 и 64,7% соответственно, тогда как распространенность *T. nodulosus* в кишечнике *E. lucius* в исследуемые годы не изменилась (76,5 и 78,6% в 2021 и 2022 гг.) (Таблица 5). Средняя интенсивность инвазии и индекс обилия *T. crassus* в кишечнике *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 у *T. nodulosus* эти показатели находились в пределах 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 (Таблица 5). Средняя интенсивность инвазии и индекс обилия *T. crassus* и *T. nodulosus* не различались

между годами исследования (ANOVA (интенсивность), $F = 0,68$, $df = 1,0$, $p = 0,42$, *T. crassus*; ANOVA (обилие), $F = 0,3$, $df = 1,0$, $p = 0,59$, *T. crassus*; ANOVA (интенсивность), $F = 0,01$, $df = 1,0$, $p = 0,91$, *T. nodulosus*; ANOVA (обилие), $F = 0,03$, $df = 1,0$, $p = 0,88$, *T. nodulosus*). Количество *T. crassus* в кишечнике *E. lucius* значительно увеличивалось с увеличением общей длины и веса рыбы (Рисунок 10, общая длина: $R^2 = 0,42$, $F = 0,0001$, $n = 30$; общий вес: $R^2 = 0,37$, $F = 0,0003$, $n = 31$). Различий в наклонах двух линий регрессии по длине и весу рыбы не обнаружено.

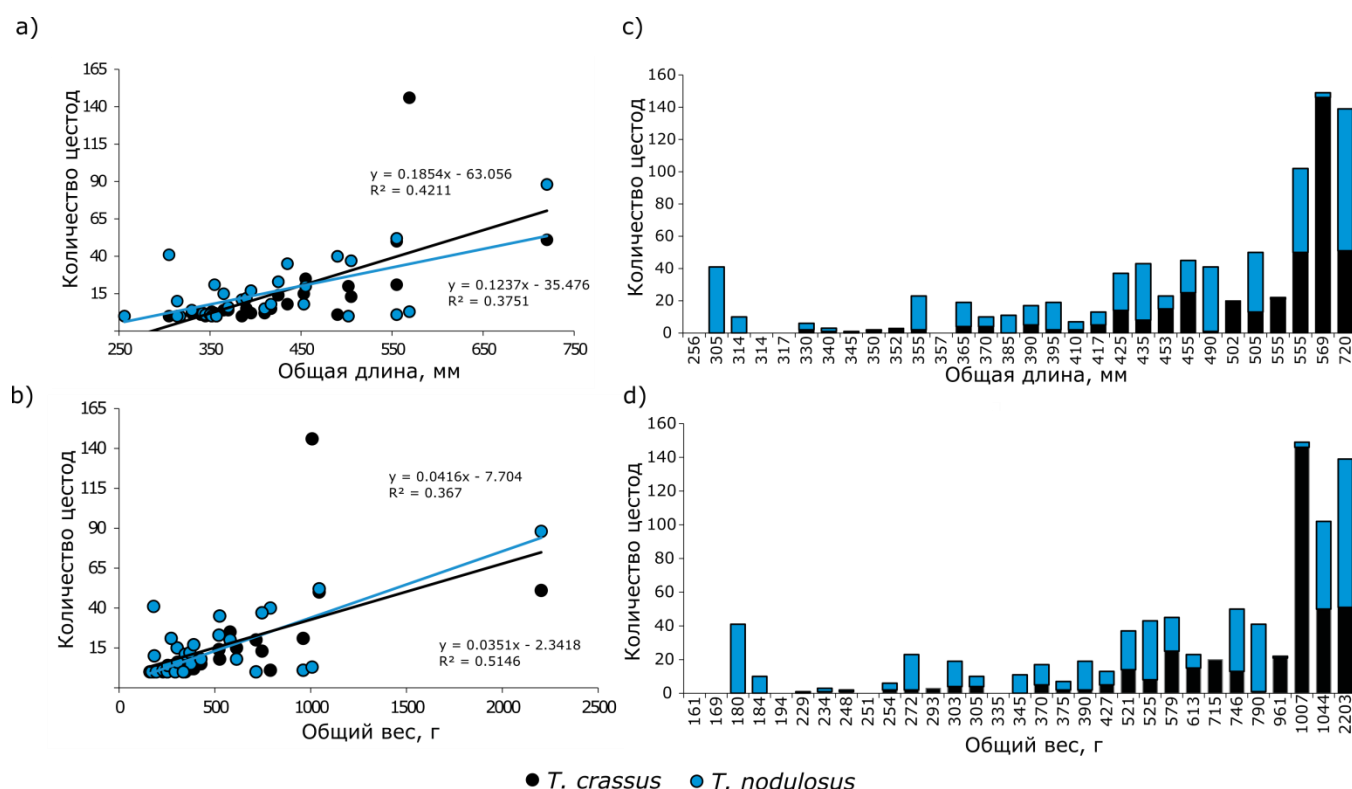


Рисунок 10. Зависимость количества *Triclaenophorus crassus* и *T. nodulosus* от общей длины (а, с) или общей массы тела (b, d) особей *Esox Lucius*, отловленных в оз. Телецком. Приведены данные за 2021-22 гг. Черные и синие линии на рисунках а и b показывают линейную регрессию с коэффициентом детерминации R^2 для *T. crassus* и *T. nodulosus* соответственно.

Не было обнаружено различий индекса обилия *T. crassus* в кишечнике *E. lucius*, связанных с полом (см. текст). Количество *T. nodulosus* в кишечнике *E. lucius* также значительно увеличивалась с общей длиной рыбы и общей массой

тела (Рисунок 10a,b, общая длина: $R^2 = 0,38$, $F = 0,0003$, $n = 30$; общий вес: $R^2 = 0,51$, $F = 5,59 \times 10^{-6}$, $n = 31$). Также была выявлена слабая связь между средней численностью *T. nodulosus* и полом щуки (*E. lucius*) ($R^2 = 0,28$, $F = 0,009$, $n = 23$). В группе рыб с общей длиной от 250 до 555 мм и общей массой тела от 150 до 800 г количество *T. nodulosus* в кишечнике *E. lucius* было выше по сравнению с количеством *T. crassus*, тогда как в группе более крупных рыб (общая длина и общая масса варьировали в пределах 555–1000 мм и 1000–2300 г соответственно) соотношение изменилось в пользу *T. crassus*, которое достигло максимума — 146 и 88 цестод в одной особи щуки (Рисунок 4c,d)

4.3 Связь массы хозяина и паразитов

4.3.1 Промежуточные хозяева, зараженные *T. crassus*

Сырая масса плероцеркоидов *T. crassus* из мышц обеих форм сигов варьировалась от 0,002 до 0,693 г (Рисунок 11a). Средняя сырая масса всех плероцеркоидов *T. crassus* из мышц планктофагов *C. l. pravdinellus* ($0,161 \pm 0,019$ г) был значительно выше по сравнению с бентофагами *C. l. pidschian* ($0,054 \pm 0,011$ г) (ANOVA, $F = 17,1$, $df = 1,0$, $p = 0,00008$). Средний сырой вес отдельных особей плероцеркоидов *T. crassus* из мышц планктофагов *C. l. pravdinellus* ($0,04 \pm 0,002$ г) также был значительно выше по сравнению с бентофагами *C. l. pidschian* ($0,02 \pm 0,003$ г) (ANOVA, $F = 10,1$, $df = 1,0$, $p = 0,002$) (Рисунок 11b). Сырой вес плероцеркоидов *T. crassus* не превышал одного процента от общей и потрашенной массы тела хозяина (Рисунок 11c,d). Статистически значимых корреляций между сырым весом отдельных цист и их количеством не обнаружено (Таблица 6).

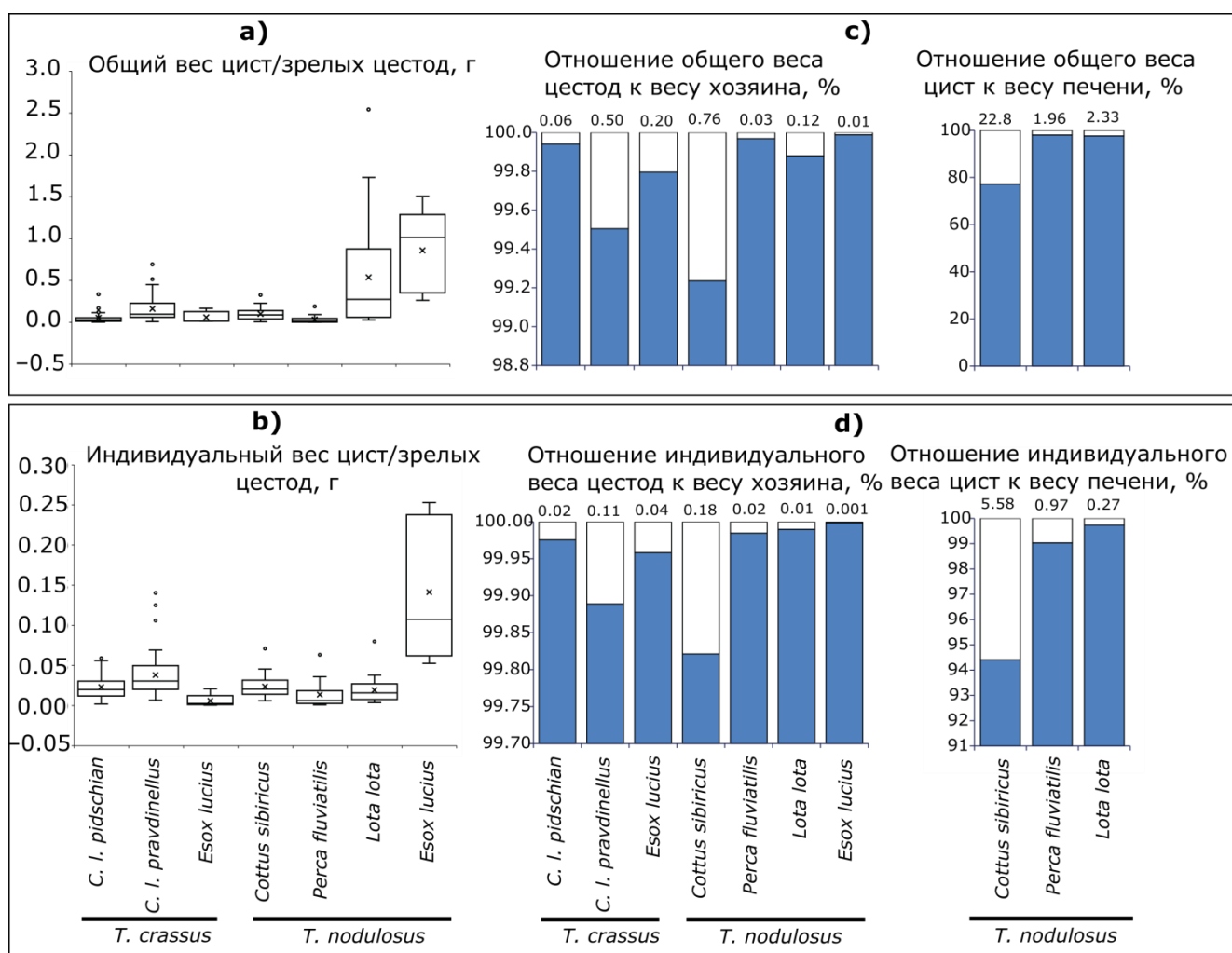


Рисунок 11. Масса цестод (□) и их соотношение с общей массой тела рыбы (■). (a) Вес всех цист или взрослых червей, г; (b) вес одной цисты или взрослого червя, г; (c) вес всех цист или взрослых червей от общей массы тела и веса печени рыбы, %; (d) вес одной цисты или взрослого червя от общей массы тела и веса печени рыбы, %. Диаграммы размаха представляют среднее значение (крестики) с выбросами (пустые кружки). Процент в верхней части графика (c) и (d) указывает вес паразитов.

Таблица 6. Зависимость сырого веса *Triaenophorus crassus* и *T. nodulosus* от количества цист в различных промежуточных хозяевах из Телецкого озера.

Species	Parasite	Средний вес отдельных цист и их количество	
		Spearman's r	p-Value
<i>C. l. pravdinellus</i>	<i>T. crassus</i>	-0.10	0.446
<i>C. l. pidschian</i>		0.19	0.261
<i>C. sibiricus</i>	<i>T. nodulosus</i>	0.01	0.972
<i>P. fluviatilis</i>		0.67	0.009
<i>L. lota</i>		0.36	0.054

4.3.2 Промежуточные хозяева, зараженные *T. nodulosus*

Общий сырой вес *T. nodulosus*, локализирующихся в печени вторых промежуточных хозяев (*C. sibiricus*, *L. lota* и *P. fluviatilis*), варьировался от 0,001 до 2,543 г (Рисунок 11а). Для *T. nodulosus* от разных хозяев самый высокий общий сырой вес плероцеркоидов был зарегистрирован 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) (ANOVA, Tukey HSD post-hoc test, $F = 10,7$, $df = 65,0$, $p < 0,05$). Наибольший индивидуальный вес *T. nodulosus* был зарегистрирован 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, хотя и незначимы (ANOVA, Tukey HSD post-hoc test, $F = 1,9$, $df = 65,0$, $p > 0,05$) (Рисунок 11b). 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 (Рисунок 11c). В целом, его значения не превышали одного процента от общей и потрашенной массы тела хозяина (Рисунок 11 c,d). Вес отдельных особей плероцеркоидов *T. nodulosus* составил $5,6 \pm 1,0$, $1,0 \pm 0,3$ и $0,3 \pm 0,1\%$ веса печени *C. sibiricus*, *P. fluviatilis* и *L. lota* соответственно (Рисунок 11d). Диаграммы рассеяния веса всех цист к весу печени хозяина показаны на Рисунке 12.

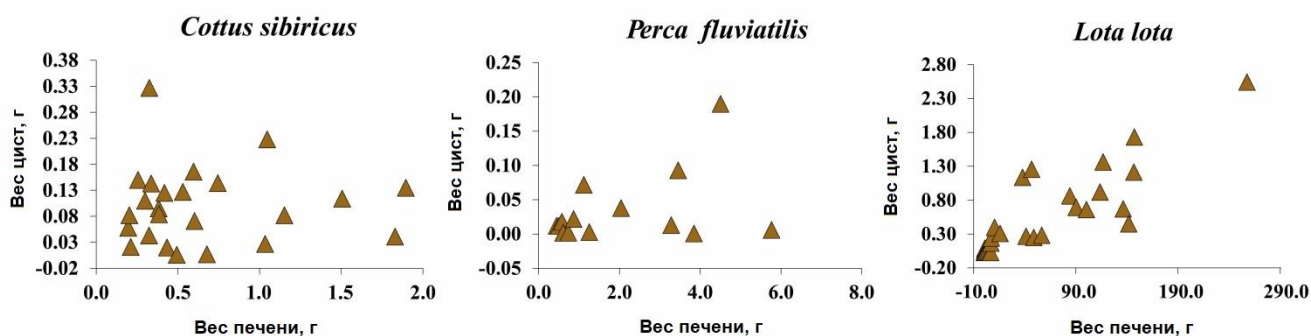


Рисунок 12. Сырой вес всех цист *Triaenophorus nodulosus* в сравнении с весом печени различных вторых промежуточных хозяев из Телецкого озера.

Положительная значимая корреляция была обнаружена между количеством цист *T. nodulosus* и их общей массой, а также с отношением средней

индивидуальной массы цист к количеству цист, за исключением *C. sibiricus* (Таблица 6).

4.3.3 Окончательный хозяин

Общий и индивидуальный вес взрослых особей *T. nodulosus* ($0,86 \pm 0,23$ и $0,14 \pm 0,04$ г соответственно) был значительно выше, чем у *T. crassus* ($0,06 \pm 0,03$ и $0,006 \pm 0,004$ г соответственно), совместно паразитирующих в той же особи *E. lucius* (Рисунок 11a,b, общий вес, ANOVA: $F = 12,4$, $df = 1,0$, $p = 0,008$; индивидуальный вес, ANOVA: $F = 11,0$, $df = 1,0$, $p = 0,011$). Общий вес взрослых особей *T. nodulosus* и *T. crassus* составил $9,1 \pm 0,5$ и $2,7 \pm 0,2\%$ от веса кишечника *E. lucius* соответственно. Тогда как масса отдельных особей взрослых особей *T. nodulosus* и *T. crassus* составила $1,7 \pm 0,05$ и $0,8 \pm 0,03\%$ от массы кишечника *E. lucius* соответственно.

4.4 Обсуждение распределения цестод рода *Triaenophorus* у рыб

Ранее, в работе С.Д. Титовой [Титова, 1954], уже были приведены сведения о зараженности рыб оз. Телецкое. В настоящей работе рассмотрена распространенность плероцеркоидов *Triaenophorus* у тех же видов рыб, за исключением *B. lenok* и тайменя *H. taimen*. Ленок в настоящее время занесен в красную книгу Республики Алтай [Бондаренко, 2017], а таймень редок. Кроме того, в настоящей работе нет анализа уровня заражения *C. poecilopus* и *B. toni* из-за отсутствия этих видов рыб в местах, где проводился сбор материала. Согласно полученным результатам, обыкновенный голец *P. phoxinus* не был заражен *T. nodulosus*, в то время как в первом отчете [Титова, 1954] был обнаружен относительно высокий уровень распространенности заражения (до 66,0%). Возможной причиной несоответствия результатов настоящей работы и данных, полученных ранее, являются сбор материала с разных мест. В рамках диссертационной работы гольяны были отловлены в приустьевом участке небольшой реки, где зараженный процеркоидами *T. nodulosus* зоопланктон может быть им недоступен. В работе С.Д. Титовой исследовались гольяны, отловленные

непосредственно в озере в районе села Яйлю, где они, очевидно, питались планктонными ракообразными, зараженными процеркоидами (рисунок 1б).

На основании наблюдаемых уровней заражения, самая высокая экстенсивность инвазии *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]. *L. lota* был зарегистрирован как обычный хозяин для *T. nodulosus* из широкого спектра водоемов: Ботнический залив, Финляндия (распространенность варьировалась от 36 до 92%) [Andersen, Valtonen, 1992; Valtonen, Rintamäki, Lappalainen, 1989]; озеро Байкал, Россия (распространенность 26,7%) [Русинек, 2007]; Ципо-Ципиканская и Куандо-Чарская озерные системы, Россия (распространенность варьировалась от 60 до 100%) [Dugarov et al., 2016] и т. д. Цестоды *T. nodulosus* и *T. crassus* также обнаружены в кишечнике *L. lota*, но они находились на стадии плероцеркоида и не были прикреплены к слизистой оболочке кишечника. Следовательно, они лишь временно задерживаются в кишечнике и не развиваются в половозрелых цестод. Схожие результаты с регистрацией плероцеркоидов *T. nodulosus* и *T. crassus* в кишечнике налима были неоднократно получены ранее [Куперман, 1973; Valtonen, Rintamäki, Lappalainen, 1989].

Отдельный интерес, с учетом высоких показателей инвазии, представляет вопрос о путях заражения налима *T. nodulosus*. Взрослые налимы, являясь ихтиофагами, не способны питаться зоопланктоном, в состав которого входят первые промежуточные хозяевами обоих видов *Triaenophorus*. Наиболее вероятным путем заражения налима является питание планктоноядной формой сига – *S. l. pravdinellus*. При этом процеркоиды цестод поступают в большом количестве из содержимого желудков проглоченных сегов (Рисунок 13). Также возможным путем реинвазии крупных налимов плероцеркоидами *T. nodulosus* является их проникновение из кишечника в печень с последующей реинкапсуляцией – такой путь заражения был описан для псевдофиллидных цестод [Бауер, 1959]. В этом случае налим является паратеническим хозяином *T. nodulosus*. Способность плероцеркоидов *Triaenophorus* spp. к повторной инвазии

была описана ранее как характерная черта этого рода [Протасова, 1977]. Также известен пример другого пути заражения налима: в условиях Малого Невольничьего озера в Канаде *T. nodulosus* были отмечены только у молодых налимов, а у рыб старше одного года новой инвазии (неинкапсулированных плероцеркоидов в печени) отмечено не было [Miller, 1945a]. По всей видимости в этом случае налимы на ранних этапах развития заражаются непосредственно через зоопланктон, а дальнейшее поступление процеркоидов с поедаемой планктоноядной рыбой отсутствует. Однако у исследованных в рамках настоящей работы налимов показатели заражения возрастали вместе с увеличением размеров рыбы, а следовательно и ее возраста. Это свидетельствует о том, что такой путь заражения не является основным в условиях Телецкого озера. С эволюционной точки зрения *T. nodulosus*, которые заражают печень *L. lota*, никогда не завершают свой жизненный цикл, поскольку взрослая особь *L. lota* является одной из крупнейших рыб в озере и, соответственно, не является объектом питания для других ихтиофагов - *E. lucius*, *H. taimen* и *B. lenok*. Более того, незаконный промысел в озере уничтожил значительную часть крупных особей *H. taimen* и *B. lenok*, что еще больше снизило давление на популяцию налима. В то же время, молодые особи *L. lota* могут быть обычной добычей для щуки в озере, как это было показано для водоемов северной Финляндии [Valtonen, Rintamäki, Lappalainen, 1989]. В целом, накопление налимами плероцеркоидов *T. nodulosus* по мере роста, с учетом заражения ими посредством хищничества, демонстрирует возможность накопления инвазии с увеличением уровня трофической цепи.

Высокая экстенсивность инвазии *T. nodulosus* также была отмечена у сибирского подкаменщика *C. sibiricus* (до 81,8% особей). Наиболее распространенными объектами питания *C. sibiricus* в Телецком озере были нитчатые водоросли, личинки хирономид и ручейников, гаммариды, моллюски, детрит и зоопланктон. Таким образом, *C. sibiricus* мог быть напрямую заражен *T. nodulosus* от первого промежуточного хозяина (копепод). В то же время, доля этой рыбы в питании *E. lucius* в период отбора проб (конец августа – сентябрь, октябрь) была относительно невысокой. Возможно, *C. sibiricus* составляет

важную часть спектра питания *E. lucius* в другие сезоны года (весна, лето, зима), но этот вопрос не являлся предметом настоящего исследования (Рисунок 13).

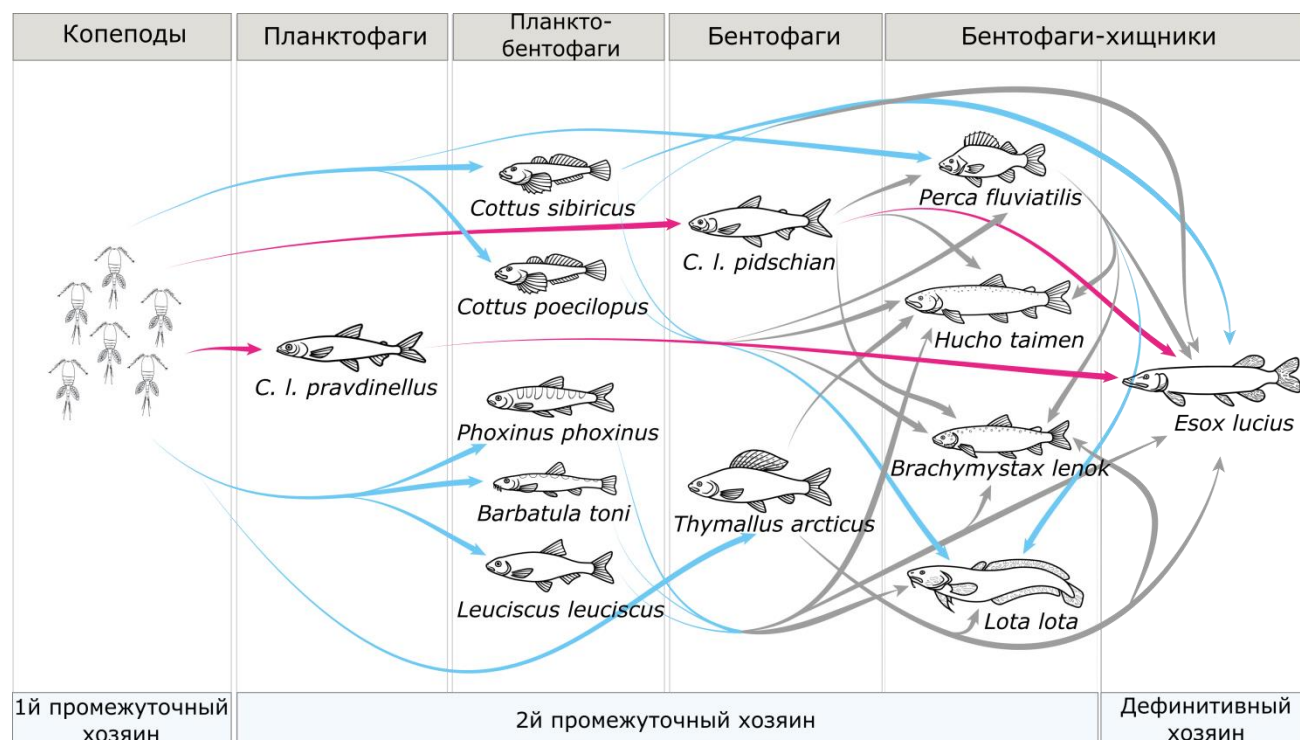


Рисунок 13. Передача *T. crassus* и *T. nodulosus* в пищевой сети Телецкого озера. Розовым отмечены пути передачи для *T. crassus*, голубым для *T. nodulosus*, согласно полученным результатам и данным С.Д. Титовой (1954). Серым обозначены предполагаемые пути передачи.

По сравнению с другими вторыми промежуточными хозяевами в Телецком озере, более низкие значения зараженности, основанные на экстенсивности инвазии *T. nodulosus*, были показаны для окуня (24,5%) и сибирского хариуса (31,9%). Распространенность *T. nodulosus* в печени *P. fluviatilis* и *T. arcticus* была ниже почти вдвое по сравнению с результатами С.Д. Титовой (1954) (65,0% и 76,0% соответственно). К сожалению, С.Д. Титова не описала размерные или возрастные группы для *T. arcticus* и *P. fluviatilis*, которые были исследованы, а также месяц (было отмечено только, что это было «лето»), когда была поймана рыба. Таким образом, полноценное сравнение между результатами ее и настоящей работы проблематично [Титова, 1954]. *P. fluviatilis* является одним из наиболее часто упоминаемых вторых промежуточных хозяев для *T. nodulosus*,

встречающимся в различных водоемах. Предыдущие исследования показали, что уровень экстенсивности инвазии *T. nodulosus* у *P. fluviatilis* из других озер и рек был намного выше (46,7, 69,9, 2,9–100, 76-90% соответственно), чем в исследованном в рамках настоящей работы материале [Евланов, 1987; Русинек, 2007; Masson et al., 2015; Morley, Lewis, 2017]. В меньшей степени в качестве второго промежуточного хозяина упоминается *T. arcticus*. Экстенсивность инвазии *T. nodulosus* у *T. arcticus* из Телецкого озера была выше (31,9%), чем у камчатского хариуса *T. a. mertensii* (12%) из реки Пенжина (Камчатский край, Россия) [Busarova et al., 2019]. В то же время значение экстенсивности инвазии *T. nodulosus* у *T. a. mertensii* из бассейна реки Гижига (Россия) составило 30%, что согласуется со значениями, полученными в настоящем исследовании [Pospekhov, Atrashkevich, Orlovskaya, 2020]. Примечательно, что в оз. Байкал *T. nodulosus* у хариусов был отмечен лишь единожды на Селенгинском мелководье [Заика, 1965]. В ходе дальнейших исследований ни у одного из видов хариусов в Байкале эти плероцеркоиды не были зарегистрированы [Русинек, 2007], что, по всей видимости, связано с особенностями распределения хариусов и щуки как окончательного хозяина в пределах такого большого водоема, как Байкал. По спектру питания окунь в Телецком озере относится к является факультативным ихтиофагам и в основном питается личинками хирономид, гаммарид и молодью рыб, тогда как *T. arcticus* является бентофагом, в питании которого входят нитчатые водоросли, личинки хирономид и ручейников, гаммарид, моллюски, а также клопы из семейства Pentatomidae. Заражение этих рыб происходит в результате случайного заглатывания веслоногих рачков (в случае *T. arcticus*) или в результате поедания молоди рыб в случае (*P. fluviatilis*), в желудках которых в большом количестве присутствует зоопланктон (Рисунок 13). Ранее показано, что окунь может заражаться *T. nodulosus* в первые 2-3 года жизни при непосредственном питании зоопланктоном, после чего высокий уровень заражения может регистрироваться на протяжении еще 2-3 лет, за счет накопленной инвазии. Далее возможны постепенное старение и гибель плероцеркоидов со склерификацией стенок цист [Евланов, 1987].

Согласно полученным результатам, основным вторым промежуточным хозяином *T. nodulosus* в трофической сети Телецкого озера, играющим основную роль в передаче инвазии, является *C. sibiricus*. Это примечательно тем, что 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* являются симпатрические сиги (бентофаг *C. l. pidschian* и планктофаг *C. l. pravdinellus*). Первые сведения об инвазии сигов Телецкого озера *T. crassus* были опубликованы в 1954 году, при этом диапазон значений экстенсивности инвазии составил от 20% до 60% (Титова, 1954). К сожалению, С.Д. Титова [Титова, 1954] не дифференцировала этих рыб как разные формы и назвала всех их «Телецким сигом». С.Д. Титова [Титова, 1954] обнаружила, что сиги были сильнее заражены плероцеркоидами *T. crassus* в молодом возрасте. Как было показано позже, взрослые особи этих сигов имеют много морфологических различий [Бочкарев, Зуйкова, 2006], но молодые особи могут быть очень схожи по морфологии. В более позднем исследовании было показано, что уровень зараженности бентофага *T. crassus* был относительно низким (экстенсивность 52%, интенсивность 2,1 и обилие 1,1) по сравнению с планктофагом (экстенсивность 100%, интенсивность и обилие 3,9) [Бочкарев, Гафина, 1993]. Далее Кашинская с соавт. [Kashinskaya et al., 2021] подтвердили ранее полученные результаты [Бочкарев, Гафина, 1993]. В результате настоящего исследования также обнаружены существенные различия между уровнями заражения форм сигов. Согласно опубликованным данным [Kashinskaya et al., 2021], уровни заражения, полученные для бентофага *C. l. pidschian* в 2019–2020 гг. существенно отличались по сравнению с уровнями заражения, полученными в 2022 г. (настоящее исследование). Таким образом, средняя интенсивность инвазии и индекс обилия *T. crassus*, зарегистрированных в

мышцах бентофага *C. l. pidschian* в 2021–2022 гг., были существенно ниже по сравнению с предыдущими годами [Kashinskaya et al., 2021]. В то время как для планктофага *C. l. pravdinellus*, на основе собранных результатов за пять лет (2017; 2019–2022 гг.) было показано, что уровни заражения *T. crassus* относительно стабильны. Эти различия в уровнях заражения между двумя формами сигов, по-видимому, связаны с особенностями питания этих рыб. Действительно, *C. l. pravdinellus* питается только зоопланктонными ракообразными, тогда как в спектр питания *C. l. pidschian* входят моллюски, гаммариды, детрит, личинки различных водных насекомых и также зоопланктонные ракообразные, которые играют незначительную роль и, возможно, существенно меняются от сезона к сезону и от года к году (Рисунок 13).

Важной частью настоящей работы также была оценка межгодовой изменчивости уровней заражения двух видов *Triaenophorus* у вторых промежуточных и окончательных хозяев в Телецком озере. На основании результатов пятилетних исследований (2017; 2019–2022), обнаружена статистически незначимая межгодовая изменчивость экстенсивности инвазии *T. nodulosus* у их вторых промежуточных хозяев. Эти результаты также были подтверждены предыдущим исследованием, выполненным в водоемах на севере Финляндии. Там была отмечена стабильность уровня заражения *T. nodulosus* у разных вторых промежуточных хозяев [Valtonen, Rintamäki, Lappalainen, 1989]. В то же время межгодовая изменчивость экстенсивности инвазии *T. crassus* у бентофага *C. l. pidschian* существенно отличалась. Для окончательного хозяина (*E. lucius*) межгодовые уровни экстенсивности, интенсивности инвазии и индекса обилия *T. crassus* показали незначительные колебания, тогда как для *T. nodulosus* значения были более стабильными. Самые продолжительные наблюдения динамики зараженности щуки *T. crassus* и *T. nodulosus* выполнены в Рыбинском водохранилище и составляют более 70 лет [Жохов, Пугачева, 2021]. *T. crassus* в этом водоеме считается вселенцем. За все время наблюдений для *T. crassus* отмечены резкие колебания численности, связанные, по всей видимости, с колебаниями температуры, которая влияет на численность ряпушки (*C. albula*) –

второго промежуточного хозяина для *T. crassus*. Численность же *T. nodulosus* оставалась стабильной за все время наблюдений [Жохов, Пугачева, 2021]. Стабильность уровней зараженности щук обоими видами цестод *Triaenophorus* в Телецком озере, очевидно, определяется относительной стабильностью уровней заражения их основных рыб-жертв (*C. sibiricus*, *P. fluviatilis* и сигов, как вторых промежуточных хозяев для *T. nodulosus* и *T. crassus* соответственно), что вероятно связано со стабильностью условий в самом озере [Mitrofanova, Sutchenkova, Lovtskaya, 2016].

У щуки по мере увеличения длины и массы тела отмечено возрастание количества *T. crassus* по отношению к *T. nodulosus*. Это указывает на увеличение доли сигов в спектре питания *E. lucius* с ростом. Увеличение доли *T. crassus* по отношению к *T. nodulosus* также было отмечено другими исследователями у щук из Рыбинского водохранилища в России, Малого Невольничьего озера в Канаде и Ботнического залива на севере Финляндии [Жохов, Пугачева, 2021; Miller, 1952; Valtonen, Rintamäki, Lappalainen, 1989].

Для изучения экологических различий среди зараженных рыб были оценены общая и средняя масса самих цестод *Triaenophorus*, а также ее отношение к массе зараженного органа и массе тела рыбы. В исследованной симпатрической паре сигов, являющихся хозяевами *T. crassus*, все эти показатели были выше у планктоядной формы – сига Правдина. Наибольший индивидуальный вес цист и наибольшее отношение веса *T. nodulosus* к весу зараженного органа (печени) были обнаружены для *C. sibiricus* ($0,024 \pm 0,003$ г и $22,8 \pm 4,6\%$ соответственно), тогда как минимальное значение было у *P. fluviatilis* ($0,014 \pm 0,005$ г и $1,9 \pm 0,1\%$ соответственно). По данным Б.И. Купермана [Куперман, 1973], отношение веса *T. nodulosus* к весу печени мальков окуня варьировалось от 5,0 до 60,0%. Эти различия могут быть связаны с различным иммунным статусом разных видов рыб, а также разной степенью заражения. Действительно, уровень интенсивности *T. nodulosus* в печени *P. fluviatilis* из Рыбинского водохранилища была значительно выше (51,8%) по сравнению с *P. fluviatilis* из Телецкого озера (26,1% в 2022 году). Примечательно, что для обоих

исследованных видов цестод, наибольший индивидуальный вес цист отмечен именно для основных вторых промежуточных хозяев в этом озере. При этом и сиг Правдина, и сибирский подкаменщик обладают самыми малыми размерами среди всех отмеченных для *T. crassus* и *T. nodulosus* в Телецком озере видов вторых промежуточных хозяев.

У окуня обнаружена положительная значимая корреляция между средним индивидуальным весом цист и их количеством. Подобная зависимость отмечена и на других паразитах: исследование, выполненное в озерах острова Ванкувер, показало положительную корреляцию между средним размером *S. solidus* и численностью паразита у трехиглой колюшки *G. aculeatus* [Weber et al., 2017]. Следует учитывать, что вес паразитов сильно зависит от их продолжительности жизни. Действительно, в случае видов *Triaenophorus* цисты во вторых промежуточных хозяевах (рыбах) могли быть «молодыми» (текущего года) и «старыми» (предыдущего года), что отражается на их весе. Это также может быть связано, например, с разным временем отбора проб и характеристиками заражения (как долго рыба может быть заражена паразитами в течение года или сезона) и иммунным и/или физиологическим статусом рыбы. Все эти параметры трудно оценить в природе, поэтому необходимо аналогичное исследование, но в лабораторных условиях, где будет контролироваться один из важнейших параметров — время заражения.

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

Значения стабильных изотопов в мышцах различных видов рыб представлены на рис. 14. Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ в мышцах исследуемых видов рыб постепенно увеличивались: от сига Правдина ($-29,7 \pm 0,9$) и хариуса ($-25,3 \pm 0,6$) до сибирского подкаменщика ($-20,0 \pm 0,6$), телецкого сига ($-20,4 \pm 2,2$), окуня ($-18,3 \pm 2,2$), и щуки ($-22,5 \pm 1,6$). По уровню углерода все исследованные виды рыб достоверно отличались друг от друга, за исключением пары сиг телецкий – сибирский подкаменщик ($U = 282,5$, $p = 0,98$). По уровню азота сиви телецкий и Правдина достоверно не отличались между собой ($U = 1652,5$, $p = 0,45$) и от щуки ($U = 88,5 - 201,0$, $p = 0,57 - 0,82$), но оба сига достоверно отличались от окуня ($U = 127,0 - 463,5$, $p = 0,00008 - 0,0009$), хариуса ($U = 0 - 11$, $p = 0,001 - 0,002$) и сибирского подкаменщика ($U = 35,0 - 133,0$, $p = 0,007 - 0,03$) (Таблица 7).

Таблица 7. Средние арифметические значения и стандартное отклонение $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ исследованных объектов.

Объект	$\delta^{13}\text{C} \pm \text{SD}$	$\delta^{15}\text{N} \pm \text{SD}$
Мышечная ткань		
<i>C. l. pidschian</i>	-20.38 ± 2.19	8.37 ± 0.81
<i>C. l. pravdinellus</i>	-29.74 ± 0.94	8.42 ± 0.35
<i>C. sibiricus</i>	-20.00 ± 0.60	7.86 ± 0.43
<i>E. lucius</i>	-22.48 ± 1.62	8.39 ± 0.33
<i>P. fluviatilis</i>	-18.30 ± 2.16	7.96 ± 0.33
<i>T. arcticus</i>	-25.29 ± 0.61	6.19 ± 0.31
Паразиты		
от <i>C. l. pidschian</i>	-22.47 ± 2.10	7.59 ± 1.10
от <i>C. l. pravdinellus</i>	-29.50 ± 0.91	8.29 ± 0.59
Содержимое желудка		
<i>C. l. pidschian</i>	-20.25 ± 2.91	4.55 ± 1.31

<i>C. l. pravdinellus</i>	-32.14 ± 1.21	3.43 ± 0.75
<i>C. sibiricus</i>	-23.35 ± 0.00	4.14 ± 0.00
<i>P. fluviatilis</i>	-19.43 ± 4.03	3.49 ± 1.40
<i>T. arcticus</i>	-19.32 ± 8.76	2.13 ± 0.49
Объекты питания		
Gammaridae	-17.23 ± 1.36	4.28 ± 0.27
Heteroptera	-16.63 ± 1.32	4.50 ± 0.74
Mollusca	-15.98 ± 1.58	3.94 ± 0.39
Hirudinea	-17.08 ± 1.07	6.67 ± 0.34
Trichoptera	-16.92 ± 1.01	4.04 ± 0.52
Зоопланктон	-26.97 ± 1.75	3.28 ± 0.86
Макрофиты	-15.87 ± 1.13	3.20 ± 0.97
Донные отложения	-23.92 ± 0.58	3.39 ± 0.62

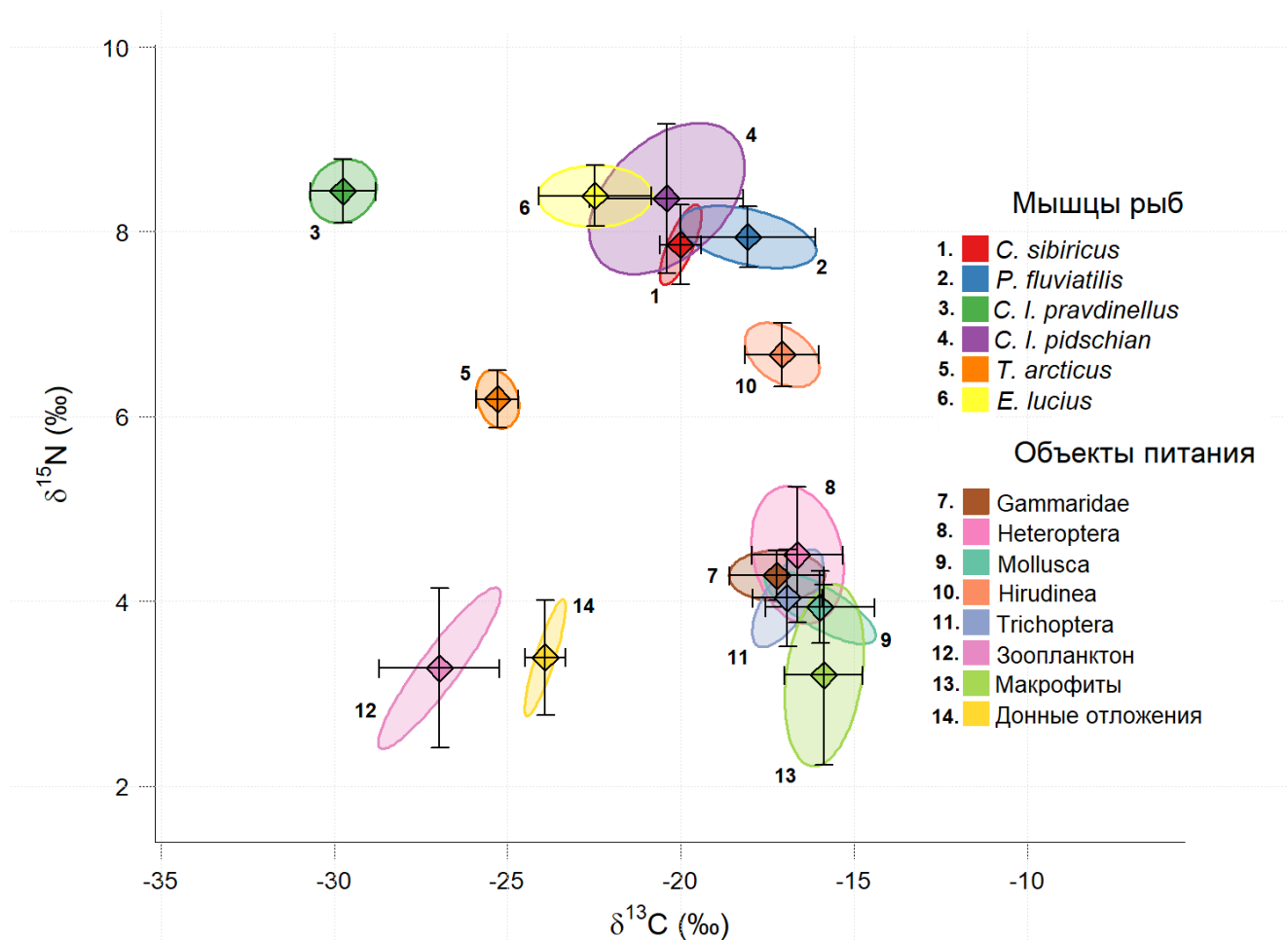


Рисунок 14. Соотношение стабильных изотопов азота и углерода в мышцах массовых видов рыб и компонентах их питания в Телецком озере. Ромбом обозначены средние арифметические значения, «усы» — $\pm$ стандартное

отклонение. Закрашенные области соответствуют стандартной площади эллипса (SEA), охватывающей 40% значений.

На основании соотношения изотопных подписей в мышцах исследуемых сига и в их ключевых компонентах питания установлено, что основной вклад для сига Правдина вносят зоопланктонные организмы (до 92%), в то время как для телецкого сига бентосные беспозвоночные (около 35%), зоопланктонные организмы (33%), детрит (18%), и макрофиты (14%) (Таблица 8).

Таблица 8. Предполагаемый вклад различных компонентов в питание сига Правдина и телецкого сига.

Источник	Сиг Правдина	Сиг телецкий
Гаммариды	$0,70 \pm 0,44$	$3,90 \pm 5,79$
Пиявки	$1,31 \pm 0,48$	$15,26 \pm 7,79$
Личинки насекомых	$0,57 \pm 0,37$	$3,07 \pm 4,40$
Брюхоногие моллюски	$1,47 \pm 0,85$	$14,08 \pm 17,34$
Зоопланктонные ракообразные	$91,73 \pm 1,32$	$32,69 \pm 8,94$
Макрофиты	$2,13 \pm 1,30$	$13,45 \pm 14,03$
Детрит	$2,09 \pm 1,25$	$17,54 \pm 16,36$

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

Не обнаружено достоверных различий между мышцами обоих сига и паразитирующих в них плероцеркоидах *T. crassus* ни для изотопных подписей 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).

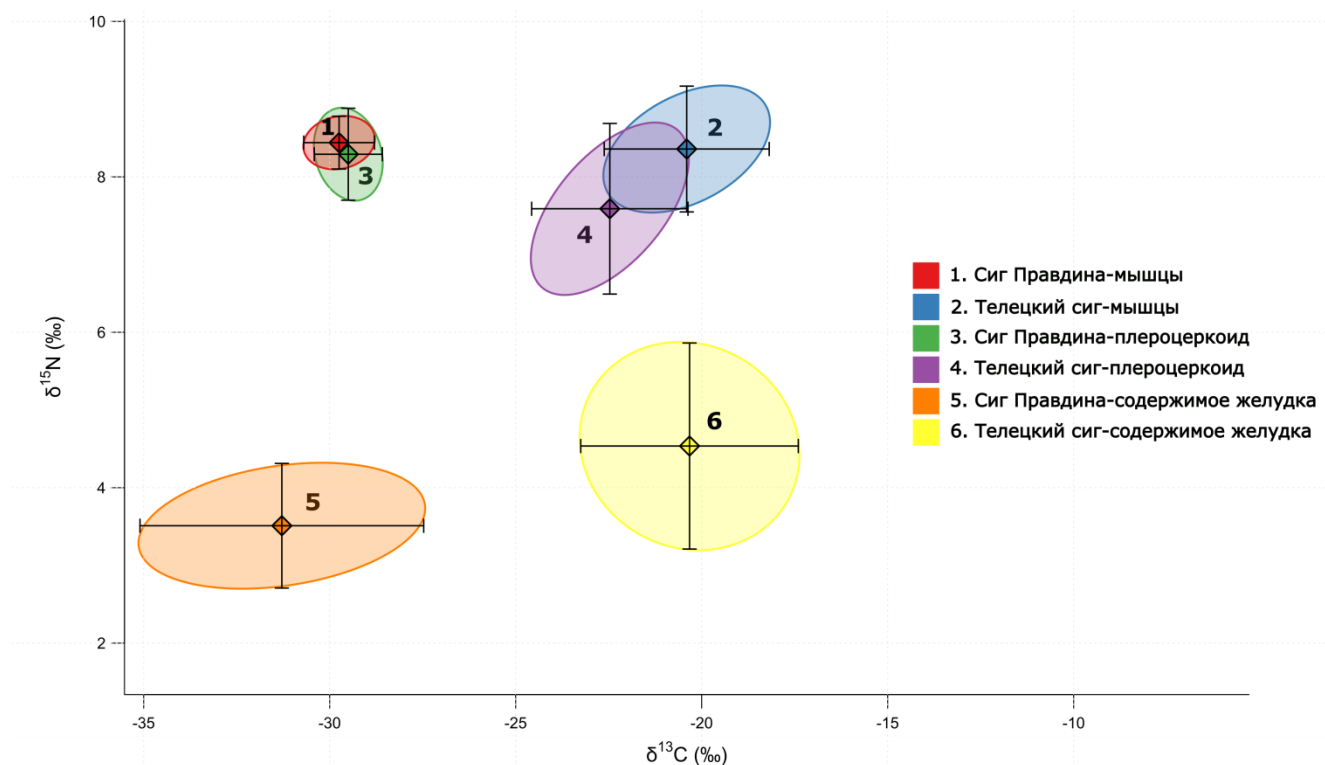


Рисунок 15. Соотношение стабильных изотопов азота и углерода в мышцах, паразитирующих в них плероцеркоидах *T. crassus*, а также содержимом желудка сига Правдина и телецкого сига. Ромбом обозначены средние арифметические значения, «усы» — $\pm$ стандартное отклонение. Закрашенные области соответствуют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

Также стоит отметить бóльшие значения стандартного отклонения для стабильных изотопов углерода и азота для мышц сига телецкого по сравнению с мышцами сига Правдина (Рисунок 15). В первую очередь это связано с бóльшим размерно-возрастным составом исследованной выборки сига телецкого (общая масса тела от 39 до 270 г, процент вариабельности 700%) по сравнению с сигом Правдина (общая масса тела от 22 до 33,5 г, процент вариабельности 30%). 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 углерода, что свидетельствует о повышении трофического уровня и смещение в спектре питания в зону литорали озера. Это отражается в значимой положительной корреляции между общей массой тела телецкого сига и $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (Рисунок 16). Для сига Правдина подобной статистически значимой корреляции не выявлено.

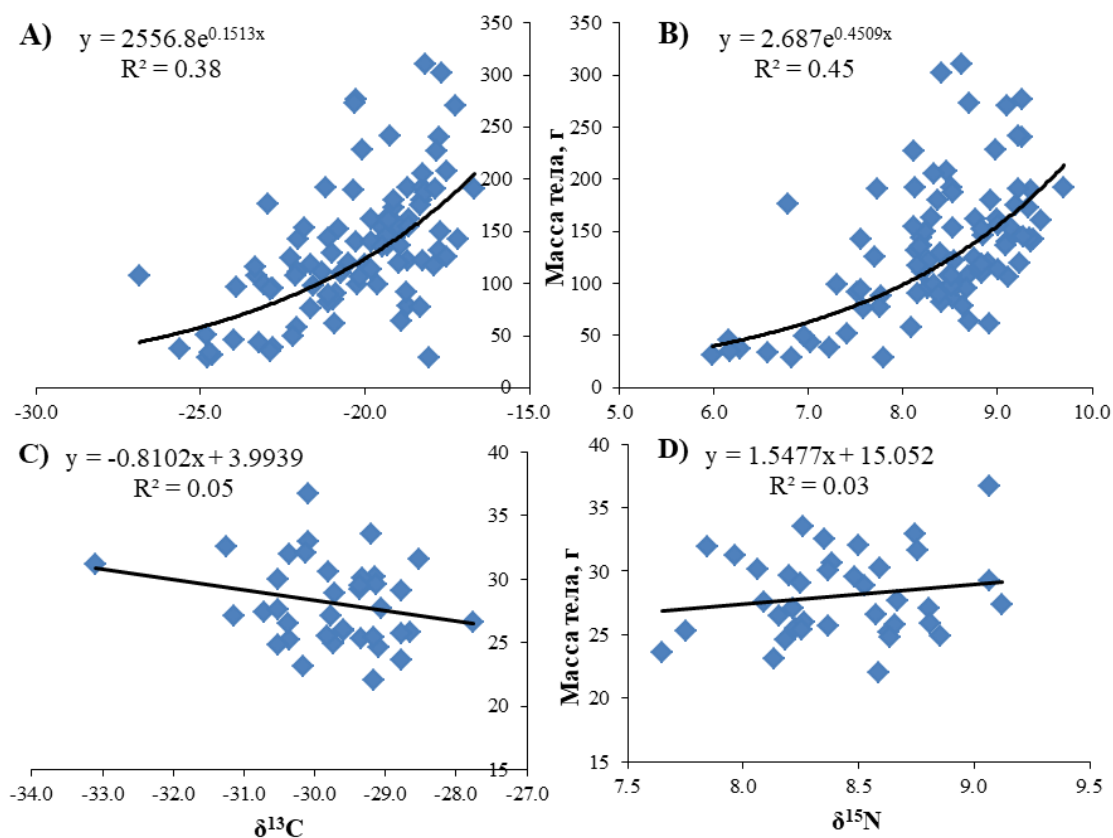


Рисунок 16. Зависимость значений $\delta^{13}\text{C}$ (A, C) и $\delta^{15}\text{N}$ (B, D) в мышцах рыб от общей массы тела: (A, B) – телецкий сиг *C. l. pidschian*; (C, D) – сиг Правдина *C. l. pravdinellus*.

Методом корреляционного анализа было показано наличие сильной положительной связи между стабильными изотопами углерода ($r = 0.79$, $p = 0.0003$) и азота ($r = 0.76$, $p = 0.0006$) в мышцах сига телецкого и паразитирующих в них плероцеркоидах *T. crassus* (Рисунок 16 а, б). 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 с, d).

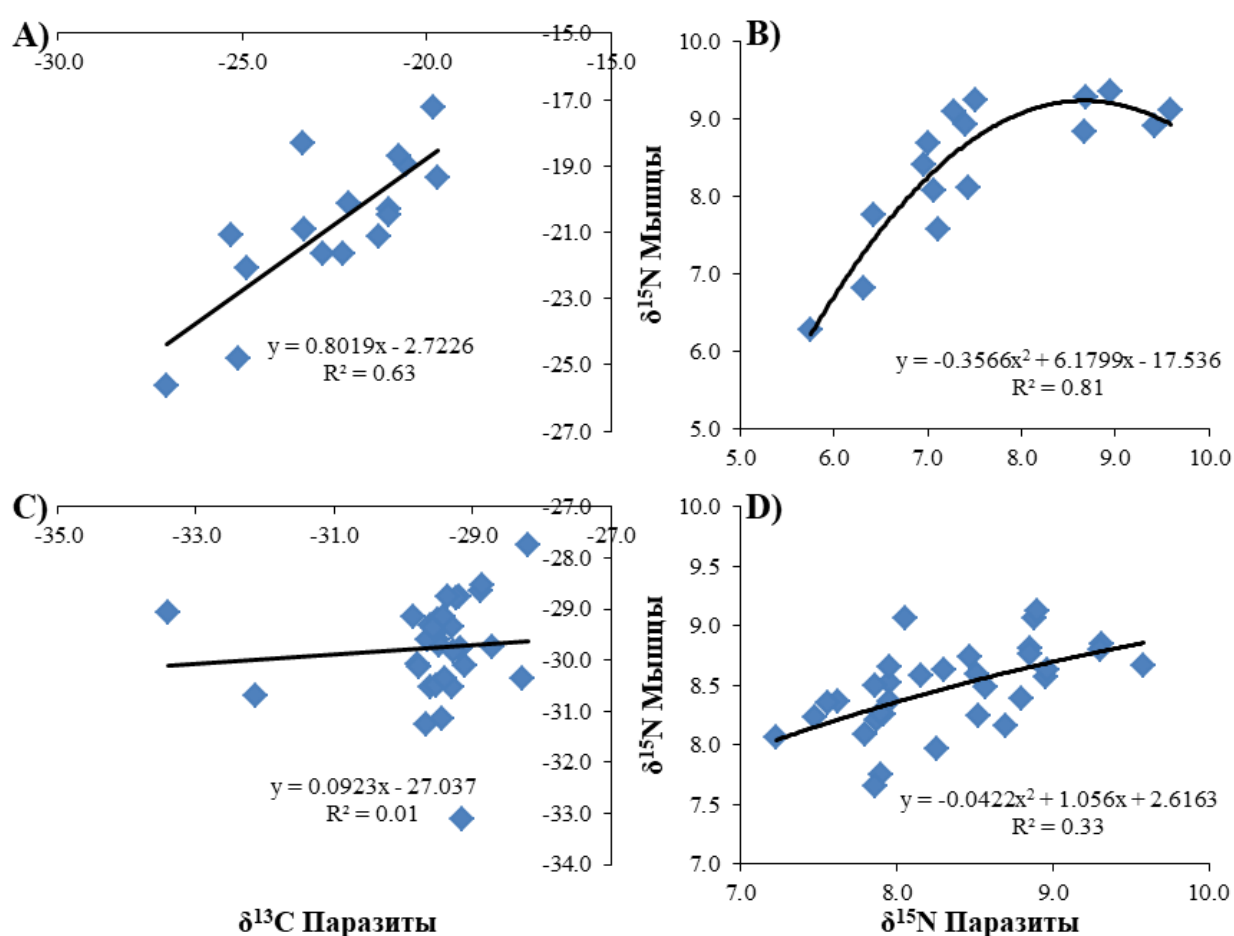


Рисунок 17. Зависимость значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в мышцах сига и паразитирующих в них плероцеркоидах *T. crassus*: (A) – $\delta^{13}\text{C}$ и (B) – $\delta^{15}\text{N}$ для телецкого сига *C. l. pidschian*; (C) – $\delta^{13}\text{C}$ и (D) – $\delta^{15}\text{N}$ для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

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

Трофические взаимоотношения хозяин-паразит достаточно сложны для изучения в силу специфики путей поступления питательных веществ в тело гельминта. Хорошо известно, что взрослые цестоды могут потреблять различные нутриенты, используя тегумент, вследствие отсутствия сформированного кишечника [Pappas, 1988]. Физиология этого процесса до сих пор плохо изучена и, вероятно, варьируется в разных таксономических группах паразитов. Тем не менее, функция тегумента заключается в всасывании простых сахаров, аминокислот и жирных кислот, в то время как функция кишечника в первую очередь состоит в переваривании макромолекул и последующем всасывании продуктов гидролиза [Dalton, Skelly, Halton, 2004; Pappas, 1988]. В тоже время цестоды способны поглощать более крупные макромолекулы путем эндоцитоза [Köhler & Voigt, 1988] и имеют ограниченный спектр собственных пищеварительных гидролаз в тегументе, и, следовательно, могут избирательно переваривать пищевые субстраты из химуса. В отличие от большинства рыб, у цестод отсутствует оформленный пищеварительный тракт, вскрыв который можно было бы определить спектр питания при помощи световой микроскопии. Из-за отсутствия возможности непосредственно микроскопировать “объекты питания” цестод, метод анализа стабильных изотопов азота и углерода является одним из наиболее используемых для определения положения этих гельминтов по отношению к своему хозяину. Применение данного метода даёт возможность анализировать соотношение стабильных изотопов на любой стадии жизненного цикла гельминта, что, в свою очередь, позволяет обоснованно судить о его пищевых отношениях с хозяином.

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 (аминокислоты, жирные кислоты, простые сахара).

Все исследованные объекты по уровню азота распределились в 3 трофических уровня. Первый уровень составили объекты питания (средние значения $\delta^{15}\text{N}$ от 3.20 ± 0.97 у макрофитов до 4.50 ± 0.74 у клопов), за исключением пиявок, которые во многих случаях являются хищниками. Второй уровень представлен пиявками и хариусом (средние значения $\delta^{15}\text{N}$ 6.67 ± 0.34 и 6.19 ± 0.31 соответственно). На третьем уровне оказались все остальные исследованные рыбы (средние значения $\delta^{15}\text{N}$ от 7.86 ± 0.43 у подкаменщика до 8.39 ± 0.33 у щуки), а также плероцеркоиды *T. crassus* (средние значения $\delta^{15}\text{N}$ 7.59 ± 1.10 у телецкого сига и 8.29 ± 0.59 у сига Правдина). Положение хариуса на втором уровне, очевидно, связано со значительной долей в питании различных насекомых, которых он собирает с поверхности воды [Решетников и др., 2003]. Также в результате анализ изотопной подписи исследованной пары сигов и их объектов питания подтвердил значительную разницу в составе их пищевых объектов.

Было 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]. В предыдущих исследованиях было установлено, что цестоды (*L. intestinalis*), собранные из брюшной полости взрослых особей *C. gibelio*, имели более низкий уровень $\delta^{15}\text{N}$ по сравнению с мышечной тканью хозяина [Kanaya et al., 2019]. Аналогичные результаты были получены также для *S. solidus* и *L. intestinalis*, паразитирующих в брюшной полости рыб [Deudero, Pinnegar, Polunin, 2002; Pinnegar, Campbell, Polunin, 2001]. Цестоды, паразитирующие в кишечнике гренландской трески *Gadus ogac* Richardson, 1836, американской малоротой палии *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814), трёхиглой колюшка *G. aculeatus* и Европейской химеры *Chimaera monstrosa* L., 1758, также были значительно обеднены азотом по сравнению с мышечной тканью хозяина [Navarro et al., 2014; Power, Klein, 2004]. Низкое значение $\delta^{15}\text{N}$ предполагает, что цестоды «питаются» фракцией содержимого

кишечника, которая значительно обеднена ^{15}N по сравнению с мышцами хозяина [Boag et al., 1998]. Что касается $\delta^{13}\text{C}$, 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). Напротив, по данным Kanaya с соавт. (2019) лигула *L. intestinalis* из брюшной полости серебряного карася была обогащена изотопами углерода по сравнению с мышечной тканью хозяина. Аналогичные результаты были получены для *L. intestinalis* из брюшной полости тела плотвы *R. rutilus*, когда некоторые особи этого ленточного червя были обогащены (хотя встречались и отдельные экземпляры которые были обеднены) по сравнению с мышечной тканью хозяина [Deudero, Pinnegar, Polunin, 2002]. Для взрослых цестод из кишечника рыб было показано, что они могут демонстрировать обеднение [Navarro et al., 2014], идентичность [Pinnegar, Campbell, Polunin, 2001; Power, Klein, 2004] или обогащение [Power, Klein, 2004] $\delta^{13}\text{C}$ по сравнению с мышечной тканью своих хозяев. Противоположные результаты изотопного фракционирования разными видами цестод по отношению к мышечной ткани своих хозяев скорее свидетельствует о селективном (выборочном) потреблении различных нутриентов из пищевого комка хозяина, что приводит к неодинаковому накоплению разных изотопов углерода. Отсутствие различий или снижение обоих стабильных изотопов по сравнению с тканями хозяина также может быть связано с тем, что ткань представляет собой сложный комплекс белков, углеводов и липидов, каждый из которых может иметь различный изотопный состав. Например, показано, что между различными аминокислотами из одного и того же белка наблюдаются значительные различия как в $\delta^{13}\text{C}$, так и в $\delta^{15}\text{N}$, при этом «незаменимые» аминокислоты, получаемые паразитом от рыбы-хозяина, обычно обеднены изотопом ^{15}N [Hare et al., 1991].

В целом, отсутствие достоверных отличий по уровню углерода и азота между мышечной тканью хозяина и локализующимися 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 цестод, как гельминтов со сложным жизненным циклом, возможным источником изменчивости в обогащении стабильными изотопами являются особенности онтогенеза. Таким образом, время развития цестод в предыдущем промежуточном хозяине может иметь существенное значение, но его роль в соотношении стабильных изотопов наблюдаемых в следующем хозяине оценить достаточно сложно без исследования всего жизненного цикла в контролируемых лабораторных условиях. Для плероцеркоидов из мышц исследуемых сегов нельзя полностью исключать влияние изотопной подписи от первых промежуточных хозяев, но, учитывая сильную корреляцию изотопных подписей одного вида плероцеркоидов с разными по пищевой специализации сеговами, можно заключить, что влияние вторых промежуточных хозяев «перекрывает» изотопные подписи полученных от первых промежуточных хозяев.

Также полученные данные подтверждаются другими малочисленными исследованиями [Deudero, Pinnegar, Polunin, 2002]. Кроме того, с помощью меченного ^{14}C крахмала было показано, что у плероцеркоида *T. nodulosus*, зараженного в печени окуня *P. fluviatilis*, наблюдался высокий уровень накопления крахмала в течение первых 45 дней после заражения, после чего накопление крахмала полностью прекращалось [Давыдов, 1979]. Наблюдаемое снижение содержания азота в плероцеркоидах и организме хозяина также может быть объяснено трансаминированием и дезаминированием, происходящими у гельминтов, когда аммиак, образующийся в результате этих реакций, составляет около 80% от общего количества выделяемого азота. Также возможно, что некоторые некоторые гельминты могут повторно использовать «легкий» аммиак для синтеза аминокислот, что также способствует селективному использованию ^{15}N [Pinnegar, Campbell, Polunin, 2001]. Кроме того, большинство гельминтов, по-видимому, не способны синтезировать длинноцепочечные жирные кислоты *de novo*, что приводит к избирательному поглощению липидов непосредственно из организма хозяина [Köhler, Voigt 1988].

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 бóльшего числа размерно-возрастных групп и бóльшим разнообразием объектов питания, соотношение которых может меняться по мере роста рыбы. Как было показано выше, с увеличением размеров происходит обогащение мышечной ткани азотом и углеродом. Вместе с мышечной тканью происходит и обогащение тканей плероцеркоида. У сига Правдина, в связи с гораздо меньшим разнообразием объектов питания (преимущественно зоопланктонные ракообразные) и меньшей продолжительностью жизни [Бочкарев, Гафина, 1993], такого согласованного изменения изотопной подписи не происходит.

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 et al. (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 крючьев, 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 плероцеркоидов 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 сига́м. 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-хозяйинной 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 плероцероидами 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 ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бауер О. Н. Экология паразитов пресноводных рыб / О. Н. Бауер // Известия государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства. — 1959. — Т. 49. — С. 5–206.
2. Богатов В. В. Особенности формирования наземной и пресноводной биоты острова Сахалин / В. В. Богатов, Т. У. Питч, С. Ю. Стороженко, В. Ю. Баркалов, А. С. Лелей, С. К. Холин, П. В. Крестов, В. А. Костенко, Е. А. Макаrenchенко, Л. А. Прозорова, С. В. Шедько // Вестник ДВО РАН. — 2006. — Т. 2.
3. Бондаренко А. В. Красная книга Республики Алтай: Животные / А. В. Бондаренко. — 3-е изд. — Горно-Алтайск: Горно-Алтайский государственный университет, 2017. — 368 с.
4. Бочкарев Н. А. Межгодовая изменчивость биологических признаков у симпатрических сигов Телецкого озера / Н. А. Бочкарев // Вестник СВНЦ ДВО РАН. — 2009. — Т. 3. — С. 40–45.
5. Бочкарев Н. А. Сравнительная характеристика телецкого сига и сига Правдина Телецкого озера (Алтайский край) / Н. А. Бочкарев, Т. Э. Гафина // Сибирский биологический журнал. — 1993. — Т. 2. — С. 64–69.
6. Бочкарев Н. А. Морфобиологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coregonus* из Телецкого озера / Н. А. Бочкарев, Е. И. Зуйкова // Зоологический журнал. — 2006. — Т. 85. — № 8. — С. 950–958.
7. Бурмистрова О. С. Таксономическое разнообразие зоопланктона Телецкого озера в 2002 году / О. С. Бурмистрова // Труды Тигирекского заповедника. — 2005. — С. 276–279.
8. Бусарова О. Ю. Дифференциация носатого гольца (*Salvelinus schmidtii*) озера Кроноцкого (Камчатка) по паразитологическим данным / О. Ю. Бусарова, Г. Н. Маркевич, Р. Кнудсен // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. — 2015. — № 39. — С. 85–93.

9. Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб: руководство по изучению / И. Е. Быховская-Павловская. — Ленинград: Наука, 1985. — 132 с.
10. Вежновец В. В. Зоопланктон и его вертикальная структура в пелагиали оз. Телецкое / В. В. Вежновец, М. Д. Журавлев, Н. И. Ермолаева, О. С. Бурмистрова, Е. Ю. Зарубина // Биология внутренних вод. — 2025. — Т. 18. — № 4. — С. 584–598.
11. Воронин В. Н. Характеристика очага триенофороза форели и меры борьбы с заболеванием в условиях садкового выращивания / В. Н. Воронин, Н. Б. Чернышева, И. Н. Стрельбицкая // Проблемы паразитологии и болезней рыб в современных индустриальных рыбоводных хозяйствах: сб. научн. тр. ГосНИОРХ. — Санкт-Петербург, 1992. — С. 9–22.
12. Гундризер А. Н. Рыбы Телецкого озера / А. Н. Гундризер, Б. Г. Иоганзен, В. В. Кафанова, В. М. Кривошеков. — Новосибирск: Наука, 1981. — 160 с.
13. Давыдов Е. Г. Трофические отношения между паразитом и хозяином и реакция его тканей на внедрение плероцеркоидов *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) / Е. Г. Давыдов // Биология внутренних вод. — 1979. — Т. 44. — С. 54–58.
14. Дубинина М. Н. О географических формах червей рода *Tridentophorus* (Pseudophyllidea) / М. Н. Дубинина // Зоологический журнал. — 1964. — Т. XLIII. — № 3. — С. 412–417.
15. Дубинина М. Н. Класс ленточные черви — Cestoda Rudolphi, 1808 / М. Н. Дубинина // Определитель пресноводных рыб фауны СССР. Паразитические многоклеточные. — Ленинград: Наука, 1987. — С. 5–76.
16. Евланов И. А. Распределение и механизм регуляции численности плероцеркоидов *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda: Triaenophoridae) / И. А. Евланов // Паразитология. — 1987. — Т. 21. — № 5.
17. Жохов А. Е. Многолетняя динамика зараженности щуки паразитами *Triaenophorus crassus* и *T. nodulosus* (Plathelminthes, Cestoda) в Рыбинском

водохранилище: влияние гидростроительства и потепления климата / А. Е. Жохов, М. Н. Пугачева // Экология. — 2021. — № 4. — С. 289–297.

18. Заика В. Е. Паразитофауна рыб озера Байкал / В. Е. Заика. — Москва: Наука, 1965.

19. Иешко Е. П. Популяционный анализ изменчивости крючьев цестоды *Triaenophorus crassus* / Е. П. Иешко, Н. В. Евсеева // Паразитология. — 1989. — Т. 23. — № 4. — С. 296–301.

20. Иешко Е. П. Особенности популяционной биологии цестод рода *Triaenophorus* в естественных и техногенно трансформированных водоемах / Е. П. Иешко, Л. В. Аникиева, Д. И. Лебедева, Н. В. Ильмаст // Паразитология. — 2012. — Т. 46. — № 6. — С. 434–443.

21. Извекова Г. И. Физиологическая специфика взаимоотношений между *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda) и его хозяевами — рыбами / Г. И. Извекова // Паразитология. — 2001. — Т. 35. — № 1. — С. 60–68.

22. Карасёв А. Б. On the infection of whitefish with plerocercoids *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) in the Nizhnetulomskoe reservoir (Murmansk region) / А. Б. Карасёв, М. Ю. Алексеев, А. Г. Потуткин // Proceedings of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences. — 2020. — № 12. — С. 86.

23. Ковешников М. И. Зообентос литорали Телецкого озера и связанных с ней рек / М. И. Ковешников, Е. Н. Крылова // Труды Тигирекского заповедника. — 2005. — С. 302–306.

24. Куперман Б. И. Об изменчивости видов рода *Triaenophorus* Rud. (Cestoda, Pseudophyllidae) / Б. И. Куперман // Труды Зоологического института АН СССР. — 1965. — Т. 35. — С. 175–186.

25. Куперман Б. И. Особенности распространения ленточных червей рода *Triaenophorus* Rud. в СССР / Б. И. Куперман // Паразитология. — 1967. — Т. 1. — № 1. — С. 47–54.

26. Куперман Б. И. Новые виды рода *Triaenophorus* Rud. (Cestoda, Pseudophyllidea) / Б. И. Куперман // Паразитология. — 1968. — Т. II. — № 6. — С. 495–501.
27. Куперман Б. И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* — паразиты рыб (экспериментальная систематика, экология) / Б. И. Куперман. — Ленинград: Наука, 1973. — 208 с.
28. Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биогеографические обоснования гипотезы / Г. У. Линдберг. — Ленинград: Наука, 1972. — 548 с.
29. Политов Д. В. Филогенетика и филогеография сиговых — сравнение морфологического и генетического подходов / Д. В. Политов, Н. Ю. Гордон, С. Н. Балдина // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб: матер. VII Междунар. науч.-произв. совещ. — Тюмень: Госрыбцентр, 2010. — С. 37–41.
30. Протасова Е. Н. Ботриоцефалы — ленточные гельминты рыб / Е. Н. Протасова. — Москва: Наука, 1977. — 511 с.
31. Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб / Ю. С. Решетников. — 1980. — 300 с.
32. Решетников, Ю. С. Атлас пресноводных рыб России: в двух томах. Т. 1. / Ю. С. Решетников, О. А. Попова, Л. И. Соколов, Е. А. Цепкий, В. Г. Сиделева, Е. А. Дорофеева, И. А. Черешнев, К. И. Москалькова, Ю. Ю. Дгебуладзе, Г. И. Рубан, В. В. Королев. — Москва: Наука, 2003. — 379 с.
33. Романенко Г. А. Ихтиофауна Телецкого озера в современных условиях / Г. А. Романенко, А. Ю. Лукерин, И. Ю. Теряева, А. Н. Трофимов, Д. Г. Елизарьев // Труды Тигирекского заповедника. — Барнаул, 2020. — С. 77–81.
34. Русинек О. Т. Морфология крючьев сколекса и геносистематика *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda: Pseudophyllidea) из Байкала / О. Т. Русинек, К. Д. Кузнецов // Паразитология. — 2001. — Т. 35. — № 2. — С. 98–104.

35. Русинек О. Т. Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования) / О. Т. Русинек. — Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2007. — 571 с.
36. Селегей В. Физико-географическая и геологическая характеристика Телецкого озера / В. Селегей, Б. Дехандсхюттер, Я. Клеркс, Е. Высоцкий. — Tervuren, Belgium: Department of Geology and Mineralogy Royal Museum of Central Africa, 2001.
37. Соловьев М. М. Филогенетическое положение сигов группы *Coregonus lavaretus* (L.) из Телецкого озера (Сибирь) на основе полногеномных данных митохондриальной ДНК / М. М. Соловьев, Н. А. Бочкарев, Н. В. Орешкова, Е. Н. Кашинская, Е. П. Симонов // Генетика. — 2022. — Т. 58. — № 2. — С. 232–238.
38. Соломатова В. П. Триенофороз лососевых при индустриальных методах выращивания / В. П. Соломатова // VII Всес. совещ. по паразитам и болезням рыб. — Ленинград: Наука, 1979. — С. 103–104.
39. Тимофеев В. А. Электронно-микроскопическое исследование процессов возникновения и формирования покровов у цестод на примере *Triaenophorus nodulosus* / В. А. Тимофеев, Б. И. Куперман // Паразитология. — 1973. — Т. 7. — № 4. — С. 339–348.
40. Титова С. Д. Триенофороз рыб Телецкого озера / С. Д. Титова // Ученые записки Томского университета. — 1948. — Т. 11. — С. 145–151.
41. Титова С. Д. Паразиты рыб Телецкого озера / С. Д. Титова // VII совещание по паразитологическим проблемам. — 1954. — № 4. — С. 79–84.
42. Титова С. Д. Паразиты рыб Западной Сибири / С. Д. Титова. — Томск, 1965. — 172 с.
43. Amundsen P.-A. Infection of whitefish (*Coregonus lavaretus* L. s.l.) by *Triaenophorus crassus* Forel (Cestoda: Pseudophyllidea): a case study in parasite control / P.-A. Amundsen, R. Kristoffersen // Canadian Journal of Zoology. — 1990. — Vol. 68. — № 6. — P. 1187–1192.

44. Amundsen P.-A. Resource competition and interactive segregation between sympatric whitefish morphs / P.-A. Amundsen, R. Knudsen, A. Klemetsen, R. Kristoffersen // *Annales Zoologici Fennici*. — 2004. — Vol. 41. — № 1. — P. 301–307.
45. Andersen K. I. Segregation and co-occurrence of larval cestodes in freshwater fishes in the Bothnian Bay, Finland / K. I. Andersen, E. T. Valtonen // *Parasitology*. — 1992. — Vol. 104. — № 1. — P. 161–168.
46. Anderson R. M. Regulation and stability of host-parasite population interactions: I. Regulatory processes / R. M. Anderson, R. M. May // *The Journal of Animal Ecology*. — 1978. — Vol. 47. — № 1. — P. 219–247.
47. Avise J. C. *Phylogeography: the history and formation of species* / J. C. Avise. — Cambridge, Mass: Harvard University Press, 2000. — 447 p.
48. Bandelt H. J. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies / H. J. Bandelt, P. Forster, A. Röhl // *Molecular Biology and Evolution*. — 1999. — Vol. 16. — № 1. — P. 37–48.
49. Behrmann-Godel J. Multiple isotope analyses of the pike tapeworm *Triaenophorus nodulosus* reveal peculiarities in consumer–diet discrimination patterns / J. Behrmann-Godel, E. Yohannes // *Journal of Helminthology*. — 2015. — Vol. 89. — № 2. — P. 238–243.
50. Bernatchez L. Ecological theory of adaptive radiation: an empirical assessment from coregonine fishes (Salmoniformes) / L. Bernatchez // *Evolution illuminated: Salmon and their relatives* / ed. by A. P. Hendry, S. C. Stearns. — New York, NY: Oxford University Press, 2003. — P. 175–207.
51. Bertrand M. Trophic polymorphism in brook charr revealed by diet, parasites and morphometrics / M. Bertrand, D. J. Marcogliese, P. Magnan // *Journal of Fish Biology*. — 2008. — Vol. 72. — № 3. — P. 555–572.
52. Bianco P. G. Recenti novità tassonomiche riguardanti i pesci d'acqua dolce autoctoni in Italia e descrizione di una nuova specie di luccio / P. G. Bianco, G. B. Delmastro. — IGF publishing, 2011.

53. Boag B. Wild rabbit host and some parasites show trophic-level relationships for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$: a first report / B. Boag, R. Neilson, D. Robinson, C. M. Scrimgeour, L. L. Handley // *Isotopes in Environmental and Health Studies*. — 1998. — Vol. 34. — № 1–2. — P. 81–85.
54. Bochkarev N. A. Morphology and mitochondrial DNA variation of the Siberian whitefish *Coregonus lavaretus* pidschian (Gmelin) in the upstream water bodies of the Ob and Yenisei Rivers / N. A. Bochkarev, E. I. Zuykova, A. V. Katokhin // *Evolutionary Ecology*. — 2011. — Vol. 25. — № 3. — P. 557–572.
55. Bochkarev N. A. Secondary intergradation of various forms of pidschian-like whitefishes (*Coregonus lavaretus* sensu lato, Coregonidae) in the water bodies of the Altai-Sayan Mountains / N. A. Bochkarev, E. I. Zuykova, M. M. Solovyev // *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. — 2018. — Vol. 8. — № 2. — P. 178–189.
56. Bonato K. O. Unrevealing parasitic trophic interactions — a molecular approach for fluid-feeding fishes / K. O. Bonato, P. C. Silva, L. R. Malabarba // *Frontiers in Ecology and Evolution*. — 2018. — Vol. 6. — P. 22.
57. Borvinskaya E. V. The effect of *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda: Bothriocephalidea) infection on some biochemical parameters of the liver of *Perca fluviatilis* / E. V. Borvinskaya, I. V. Sukhovskaya, L. P. Smirnov, A. A. Kochneva, A. N. Parshukov, M. Yu. Krupnova, E. A. Buoy, R. U. Vysotskaya, M. V. Churova // *Journal of Parasitic Diseases*. — 2019. — Vol. 43. — № 4. — P. 566–574.
58. Brabec J. Paraphyly of the Pseudophyllidea (Platyhelminthes: Cestoda): circumscription of monophyletic clades based on phylogenetic analysis of ribosomal RNA / J. Brabec, R. Kuchta, T. Scholz // *International Journal for Parasitology*. — 2006. — Vol. 36. — № 14. — P. 1535–1541.
59. Brabec J. Molecular phylogeny of the Bothriocephalidea (Cestoda): molecular data challenge morphological classification / J. Brabec, A. Waeschenbach, T. Scholz, D. T. J. Littlewood, R. Kuchta // *International Journal for Parasitology*. — 2015. — Vol. 45. — № 12. — P. 761–771.

60. Busarova O. Yu. Trophic segregation in multispecies community of salmonids in the Penzhina River lower course (Kamchatsky Krai, Russia) / O. Yu. Busarova, M. V. Koval, E. V. Esin, G. N. Markevich // Nature Conservation Research. — 2019. — Vol. 4. — № 2. — P. 83–94.
61. Bush A. O. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited / A. O. Bush, K. D. Lafferty, J. M. Lotz, A. W. Shostak // The Journal of Parasitology. — 1997. — Vol. 83. — № 4. — P. 575–583.
62. Chubb J. C. Seasonal occurrence and maturation of *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) (Cestoda: Pseudophyllidea) in the pike *Esox lucius* L. of Llyn Tegid / J. C. Chubb // Parasitology. — 1963. — Vol. 53. — № 3–4. — P. 419–433.
63. Cooper A. R. North American pseudophyllidean cestodes from fishes / A. R. Cooper. — University of Illinois, 1918. — 288 p.
64. Dalton J. P. Role of the tegument and gut in nutrient uptake by parasitic platyhelminths / J. P. Dalton, P. Skelly, D. W. Halton // Canadian Journal of Zoology. — 2004. — Vol. 82. — № 2. — P. 211–232.
65. de Chambrier A. A large 28S rDNA-based phylogeny confirms the limitations of established morphological characters for classification of proteocephalidean tapeworms (Platyhelminthes, Cestoda) / A. de Chambrier, A. Waeschenbach, M. Fisseha, T. Scholz, J. Mariaux // ZooKeys. — 2015. — Vol. 500. — P. 25–59.
66. Denys G. P. J. Morphological and molecular evidence of three species of pikes *Esox* spp. (Actinopterygii, Esocidae) in France, including the description of a new species / G. P. J. Denys, A. Dettai, H. Persat, M. Hauteœur, P. Keith // Comptes Rendus. Biologies. — 2014. — Vol. 337. — № 9. — P. 521–534.
67. Deudero S. Insights into fish host-parasite trophic relationships revealed by stable isotope analysis / S. Deudero, J. Pinnegar, N. Polunin // Diseases of Aquatic Organisms. — 2002. — Vol. 52. — № 1. — P. 77–86.
68. Dieterich A. The infection of Eurasian perch *Perca fluviatilis* L. with *Triaenophorus nodulosus* (Pallas) plerocercoids in Lake Constance (Germany) / A.

Dieterich, R. Eckmann // Bulletin-European Association of Fish Pathologists. — 2000. — Vol. 20. — № 1. — P. 34–39.

69. Dugarov Z. N. Fauna of parasites of burbot *Lota lota* (L.) (Gadiformes: Lotidae) from reservoirs of Baikal Rift Zone / Z. N. Dugarov, N. M. Pronin, M. D. Batueva, T. G. Burdukovskaya, A. N. Matveev, S. V. Pronina, L. D. Sondueva // Inland Water Biology. — 2016. — Vol. 9. — № 4. — P. 341–349.

70. Ekbaum E. On the maturation and the hatching of the eggs of the cestode *Triaenophorus crassus* Forel from Canadian fish / E. Ekbaum // The Journal of Parasitology. — 1937. — Vol. 23. — № 3. — P. 293.

71. Finn K. J. Cestode parasites are depleted in ^{15}N relative to their fish hosts in northern Alberta, Canada / K. J. Finn, K. N. Roberts, M. S. Poesch // Fisheries Research. — 2022. — Vol. 248. — P. 106193.

72. Francová K. Host–parasite interactions in sympatric and allopatric populations of European bitterling / K. Francová, M. Ondračková // Parasitology Research. — 2011. — Vol. 109. — № 3. — P. 801–808.

73. Gael D. West pike story: a dated phylogeography of *Esox* spp. (Actinopterygii, Esocidae) / D. Gael, H. Damien, D. Donald, D. Régis, D. Giovanni, K. Philippe, P. Henri, U. José, D. Agnes // Frontiers in Marine Science. — 2015. — Vol. 2.

74. Gjurčević E. *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda: Bothriocephalidea) in northern pike (*Esox lucius*) and pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) from the Mrežnica River: pathological effects of adult tapeworms and intestinal immune response / E. Gjurčević, V. Benko, K. Matanović, P. Bandelj, A. Alesci, F. Marino, S. Kužir, L. Duka, J. M. Abbate // Fishes. — 2025. — Vol. 10. — № 12. — P. 640.

75. Gladyshev M. I. Stable isotope analyses in aquatic ecology (a review) / M. I. Gladyshev // Journal of Siberian Federal University. Biology. — 2009. — Vol. 2. — № 4. — P. 381–402.

76. Gladyshev M. I. Efficiency of transfer of essential polyunsaturated fatty acids versus organic carbon from producers to consumers in a eutrophic reservoir / M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik, O. V. Anishchenko, O. N. Makhutova, V. I. Kolmakov, G.

S. Kalachova, A. A. Kolmakova, O. P. Dubovskaya // *Oecologia*. — 2011. — Vol. 165. — № 2. — P. 521–531.

77. Hall S. R. Chapter Ten. Is infectious disease just another type of predator-prey interaction? / S. R. Hall, K. D. Lafferty, J. H. Brown, C. E. Cáceres, J. M. Chase, A. P. Dobson, R. D. Holt, C. G. Jones, S. E. Randolph, P. Rohani // *Infectious Disease Ecology* / ed. by R. S. Ostfeld, F. Keesing, V. T. Eviner. — Princeton University Press, 2010. — P. 223–241.

78. Hammer O. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis / O. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // *Palaeontologia Electronica*. — 2001. — Vol. 4. — № 1. — P. 1–9.

79. Hare E. P. The isotopic composition of carbon and nitrogen in individual amino acids isolated from modern and fossil proteins / E. P. Hare, M. L. Fogel, T. W. Stafford, A. D. Mitchell, T. C. Hoering // *Journal of Archaeological Science*. — 1991. — Vol. 18. — № 3. — P. 277–292.

80. Kanaya G. Application of stable isotopic analyses for fish host–parasite systems: an evaluation tool for parasite-mediated material flow in aquatic ecosystems / G. Kanaya, M. M. Solovyev, S. Shikano, J. Okano, N. M. Ponomareva, N. I. Yurlova // *Aquatic Ecology*. — 2019. — Vol. 53. — № 2. — P. 217–232.

81. Kashinskaya E. N. 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. N. Kashinskaya, P. G. Vlasenko, N. A. Bochkarev, K. B. Andree, M. M. Solovyev // *Journal of Helminthology*. — 2021. — Vol. 95. — P. e8.

82. Khaliq S. Trophic dynamics and metabolic pathways in host parasite interactions revealed by nitrogen isotope analysis of amino acids in multiple tissues / S. Khaliq, M. Nachev, P. M. Riekenberg, M. A. Jochmann, M. Vosough, F. Franke, J. P. Scharsack, J. Kurtz, B. Sures, M. T. J. Van Der Meer, T. C. Schmidt // *Scientific Reports*. — 2025. — Vol. 15. — № 1. — P. 32600.

83. Knudsen R. Trophically transmitted parasites in wild Atlantic salmon post-smolts from Norwegian fjords / R. Knudsen, A. H. Rikardsen, J. B. Dempson, P.

A. Bjørn, B. Finstad, M. Holm, P.-A. Amundsen // Journal of Fish Biology. — 2005. — Vol. 66. — № 3. — P. 758–772.

84. Knudsen R. Food borne parasites as indicators of trophic segregation between Arctic charr and brown trout / R. Knudsen, P.-A. Amundsen, R. Nilsen, R. Kristoffersen, A. Klemetsen // Environmental Biology of Fishes. — 2008. — Vol. 83. — № 1. — P. 107–116.

85. Köhler P. Nutrition and metabolism / P. Köhler, W. Voigt // Parasitology in focus / ed. by H. Mehlhorn. — Berlin : Springer Verlag, 1988. — P. 412–452.

86. Kuchta R. Invalidity of three Palaearctic species of *Triaenophorus* tapeworms (Cestoda: Pseudophyllidea): evidence from morphometric analysis of scolex hooks / R. Kuchta, R. Vlckova, L. G. Poddubnaya, A. Gustinelli, E. Dzika, T. Scholz // Folia Parasitologica. — 2007. — Vol. 54. — № 1. — P. 34–42.

87. Kuchta R. Suppression of the tapeworm order Pseudophyllidea (Platyhelminthes: Eucestoda) and the proposal of two new orders, Bothriocephalidea and Diphyllbothriidea / R. Kuchta, T. Scholz, J. Brabec, R. A. Bray // International Journal for Parasitology. — 2008a. — Vol. 38. — № 1. — P. 49–55.

88. Kuchta R. Revision of the order Bothriocephalidea Kuchta, Scholz, Brabec & Bray, 2008 (Eucestoda) with amended generic diagnoses and keys to families and genera / R. Kuchta, T. Scholz, R. A. Bray // Systematic Parasitology. — 2008b. — Vol. 71. — № 2. — P. 81–136.

89. Kumar S. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for bigger datasets / S. Kumar, G. Stecher, K. Tamura // Molecular Biology and Evolution. — 2016. — Vol. 33. — № 7. — P. 1870–1874.

90. Lafferty K. D. Trophic strategies, animal diversity and body size / K. D. Lafferty, A. M. Kuris // Trends in Ecology & Evolution. — 2002. — Vol. 17. — № 11. — P. 507–513.

91. Lafferty K. D. Parasites in food webs: the ultimate missing links / K. D. Lafferty, S. Allesina, M. Arim, C. J. Briggs, G. De Leo, A. P. Dobson, J. A. Dunne, P. T. J. Johnson, A. M. Kuris, D. J. Marcogliese, N. D. Martinez, J. Memmott, P. A.

Marquet, J. P. McLaughlin, E. A. Mordecai, M. Pascual, R. Poulin, D. W. Thieltges // Ecology Letters. — 2008. — Vol. 11. — № 6. — P. 533–546.

92. Lawler G. H. Notes on the geographical distribution and the hosts of the cestode genus *Triaenophorus* in North America / G. H. Lawler, W. B. Scott // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. — 1954. — Vol. 11. — № 6. — P. 884–893.

93. Littlewood D. T. J. The interrelationships of Proseriata (Platyhelminthes: Seriata) tested with molecules and morphology / D. T. J. Littlewood, M. Curini-Galletti, E. A. Herniou // Molecular Phylogenetics and Evolution. — 2000. — Vol. 16. — № 3. — P. 449–466.

94. Littlewood D. In search of mitochondrial markers for resolving the phylogeny of cyclophyllidean tapeworms (Platyhelminthes, Cestoda) — a test study with Davaineidae / D. Littlewood, A. Waeschenbach, P. Nikolov // Acta Parasitologica. — 2008. — Vol. 53. — № 2.

95. Lucentini L. Molecular and phenotypic evidence of a new species of genus *Esox* (Esocidae, Esociformes, Actinopterygii): the southern pike, *Esox flaviae* / L. Lucentini, M. E. Puletti, C. Ricciolini, L. Gigliarelli, D. Fontaneto, L. Lanfalconi, F. Bilò, M. Natali, F. Panara // PLoS ONE. — 2011. — Vol. 6. — № 12. — P. e25218.

96. Lynggaard C. Parasites in *Myodes glareolus* and their association with diet assessed by stable isotope analysis / C. Lynggaard, I. D. Woolsey, M. N. S. Al-Sabi, N. Bertram, P. M. Jensen // International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife. — 2018. — Vol. 7. — № 2. — P. 180–186.

97. Martinů J. Host specificity driving genetic structure and diversity in ectoparasite populations: coevolutionary patterns in *Apodemus* mice and their lice / J. Martinů, V. Hypša, J. Štefka // Ecology and Evolution. — 2018. — Vol. 8. — № 20. — P. 10008–10022.

98. Masson G. Impact of the cestode *Triaenophorus nodulosus* on the exotic *Lepomis gibbosus* and the autochthonous *Perca fluviatilis* / G. Masson, M. Vanacker, M. G. Fox, J.-N. Beisel // Parasitology. — 2015. — Vol. 142. — № 6. — P. 745–755.

99. Michajlow W. Les stades larvaires de *Triaenophorus nodulosus* (Pall.). I. Le Coracidium / W. Michajlow // Annales de Parasitologie Humaine et Comparée. — 1933. — Vol. 11. — № 5. — P. 339–358.
100. Michajlow W. Species of the genus *Triaenophorus* (Cestoda) and their hosts in various geographical regions / W. Michajlow // Acta Parasitologica Polonica. — 1962. — Vol. 10. — № 1/11. — P. 1–38.
101. Miller R. B. Studies on cestodes of the genus *Triaenophorus* from fish of Lesser Slave Lake, Alberta: I. Introduction and the life of *Triaenophorus crassus* Forel and *T. nodulosus* (Pallas) in the definitive host, *Esox lucius* / R. B. Miller // Canadian Journal of Research. — 1943a. — Vol. 21d. — № 6. — P. 160–170.
102. Miller R. B. Studies on cestodes of the genus *Triaenophorus* from fish of Lesser Slave Lake, Alberta: II. The eggs, coracidia, and life in the first intermediate host of *Triaenophorus crassus* Forel and *T. nodulosus* (Pallas) / R. B. Miller // Canadian Journal of Research. — 1943b. — Vol. 21d. — № 9. — P. 284–291.
103. Miller R. B. Studies on cestodes of the genus *Triaenophorus* from fish of Lesser Slave Lake, Alberta: III. Notes on *Triaenophorus nodulosus* (Pallas) in the second intermediate host / R. B. Miller // Canadian Journal of Research. — 1945a. — Vol. 23d. — № 1. — P. 1–5.
104. Miller R. B. Studies on cestodes of the genus *Triaenophorus* from fish of Lesser Slave Lake, Alberta: IV. The life of *Triaenophorus crassus* Forel in the second intermediate host / R. B. Miller // Canadian Journal of Research. — 1945b. — Vol. 23d. — № 4. — P. 105–115.
105. Miller R. B. Studies on cestodes of the genus *Triaenophorus* from fish of Lesser Slave Lake, Alberta: V. Description and life history of *Triaenophorus stizostedionis* n.sp. / R. B. Miller // Canadian Journal of Research. — 1945c. — Vol. 23d. — № 5. — P. 117–127.
106. Miller R. B. Reduction of *Triaenophorus* infestation in whitefish by depletion of the cisco population / R. B. Miller // Canadian Journal of Research. — 1948. — Vol. 26d. — № 2. — P. 67–72.

107. Miller R. B. A review of the *Triaenophorus* problem in Canadian lakes / R. B. Miller. — 1952.

108. Mineeva O. V. The invasive cestode *Triaenophorus crassus* Forel, 1868 (Cestoda, Pseudophyllidea) in fish of the Saratov Reservoir / O. V. Mineeva, A. K. Mineev // Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki. — 2019. — Vol. 161. — № 2. — P. 325–338.

109. Mitrofanova E. Yu. Lake Teletskoye (Altai, Russia): reconstruction of the environment and prediction for its changes according to the composition and quantity of diatoms in the bottom sediments / E. Yu. Mitrofanova, O. S. Sutchenkova, O. V. Lovtskaya // Russian Geology and Geophysics. — 2016. — Vol. 57. — № 9. — P. 1321–1333.

110. Morley N. J. Influence of *Triaenophorus nodulosus* plerocercoids (Cestoda: Pseudophyllidea) on the occurrence of intestinal helminths in the perch (*Perca fluviatilis*) / N. J. Morley, J. W. Lewis // Journal of Helminthology. — 2017. — Vol. 91. — № 6. — P. 711–717.

111. Nachev M. Host–parasite trophic interactions as revealed by stable isotope analyses: determinants for trophic and isotopic niches of hosts and their associated parasites / M. Nachev, P. M. Riekenberg, M. A. Jochmann, A. Born-Torrijos, M. T. J. Van Der Meer, N. J. Smit, T. C. Schmidt, D. W. Thieltges, B. Sures // Aquatic Parasitology: Ecological and Environmental Concepts and Implications of Marine and Freshwater Parasites / ed. by N. J. Smit, B. Sures. — Cham: Springer Nature Switzerland, 2025. — P. 415–442.

112. Nadler S. A. Microevolution and the genetic structure of parasite populations / S. A. Nadler // The Journal of Parasitology. — 1995. — Vol. 81. — № 3. — P. 395–403.

113. Navarro J. Isotopic discrimination of stable isotopes of nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) and carbon ($\delta^{13}\text{C}$) in a host-specific holocephalan tapeworm / J. Navarro, M. Albo-Puigserver, M. Coll, R. Saez, M. G. Forero, R. Kutcha // Journal of Helminthology. — 2014. — Vol. 88. — № 3. — P. 371–375.

114. Nei M. Molecular evolutionary genetics / M. Nei. — New York, NY: Columbia Univ. Press, 1987. — 512 p.
115. Newton M. V. B. The biology of *Triaenophorus tricuspidatus* (Bloch 1779), in western Canada / M. V. B. Newton // Contributions to Canadian Biology and Fisheries. — 1932. — Vol. 7. — № 1. — P. 341–360.
116. Østbye K. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times / K. Østbye, P.-A. Amundsen, L. Bernatchez, A. Klemetsen, R. Knudsen, R. Kristoffersen, T. F. Næsje, K. Hindar // Molecular Ecology. — 2006. — Vol. 15. — № 13. — P. 3983–4001.
117. Pappas P. W. The relative roles of the intestines and external surfaces in the nutrition of monogeneans, digeneans and nematodes / P. W. Pappas // Parasitology. — 1988. — Vol. 96. — № S1. — P. S105–S121.
118. Parrish C. C. Essential fatty acids in aquatic food webs / C. C. Parrish // Lipids in Aquatic Ecosystems / ed. by M. Kainz, M. T. Brett, M. T. Arts. — New York, NY: Springer New York, 2009. — P. 309–326.
119. Pasternak A. F. Factors affecting abundance of *Triaenophorus* infection in *Cyclops strenuus*, and parasite-induced changes in host fitness / A. F. Pasternak, K. Pulkkinen, V. N. Mikheev, T. Hasu, E. T. Valtonen // International Journal for Parasitology. — 1999. — Vol. 29. — № 11. — P. 1793–1801.
120. Petkevičiūtė R. The karyotypes of *Triaenophorus nodulosus* and *T. crassus* (Cestoda: Pseudophyllidea) / R. Petkevičiūtė, E. P. Ieshko // International Journal for Parasitology. — 1991. — Vol. 21. — № 1. — P. 11–15.
121. Pinnegar J. K. Unusual stable isotope fractionation patterns observed for fish host—parasite trophic relationships / J. K. Pinnegar, N. Campbell, N. V. C. Polunin // Journal of Fish Biology. — 2001. — Vol. 59. — № 3. — P. 494–503.
122. Porter M. Deciphering the complex trophic relationship of the black-spotted croaker (Teleostei: Sciaenidae) and its parasites using stable isotope analysis / M. Porter, D. P. Barton, S. Shamsi, D. A. Crook, J. Randall // Canadian Journal of Zoology. — 2023. — P. cjz-2022-0126.

123. Pospelkov V. V. Parasites of graylings (Thymallidae: Thymallus) from the northern continental coast of the Okhotsk Sea / V. V. Pospelkov, G. I. Atrashkevich, O. M. Orlovskaya // *Izvestiya TINRO*. — 2020. — Vol. 200. — № 4. — P. 965–977.

124. Power M. Fish host–cestode parasite stable isotope enrichment patterns in marine, estuarine and freshwater fishes from Northern Canada / M. Power, G. M. Klein // *Isotopes in Environmental and Health Studies*. — 2004. — Vol. 40. — № 4. — P. 257–266.

125. Pulkkinen K. The influence of food competition and host specificity on the transmission of *Triaenophorus crassus* (Cestoda) and *Cystidicola farionis* (Nematoda) to *Coregonus lavaretus* and *Coregonus albula* (Pisces: Coregonidae) in Finland / K. Pulkkinen, E. T. Valtonen, A. Niemi, K. Poikola // *International Journal for Parasitology*. — 1999. — Vol. 29. — № 11. — P. 1753–1763.

126. Pulkkinen K. Effect of *Triaenophorus crassus* (Cestoda) infection on behavior and susceptibility to predation of the first intermediate host *Cyclops strenuus* (Copepoda) / K. Pulkkinen, A. F. Pasternak, T. Hasu, E. T. Valtonen // *Journal of Parasitology*. — 2000. — Vol. 86. — № 4. — P. 664–670.

127. Puzanov A. Ecosystem features and environmental problems of lake Teletskoye (Republic of Altai) / A. Puzanov, D. Bezmaternykh, V. Kirillov, E. Mitrofanova, L. Yanygina // *Limnology and Freshwater Biology*. — 2020. — № 4. — P. 624–625.

128. Raffel T. R. Parasites as predators: unifying natural enemy ecology / T. R. Raffel, L. B. Martin, J. R. Rohr // *Trends in Ecology & Evolution*. — 2008. — Vol. 23. — № 11. — P. 610–618.

129. Reiczigel J. Biostatistics for parasitologists — a primer to quantitative parasitology / J. Reiczigel, M. Marozzi, I. Fábíán, L. Rózsa // *Trends in Parasitology*. — 2019. — Vol. 35. — № 4.

130. Rosen R. Experimental infections of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, with plerocercoids of *Triaenophorus crassus* Forel / R. Rosen, T. A. Dick // *Journal of Wildlife Diseases*. — 1984a. — Vol. 20. — № 1. — P. 34–38.

131. Rosen R. Growth and migration of plerocercoids of *Triaenophorus crassus* Forel and pathology in experimentally infected whitefish, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill) / R. Rosen, T. A. Dick // Canadian Journal of Zoology. — 1984b. — Vol. 62. — № 2. — P. 203–211.
132. Rozas J. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets / J. Rozas, A. Ferrer-Mata, J. C. Sanchez-DelBarrio, S. Guirao-Rico, P. Librado, S. E. Ramos-Onsins, A. Sanchez-Gracia // Molecular Biology and Evolution. — 2017. — Vol. 34. — № 12. — P. 3299–3302.
133. Schähle Z. Infection levels of plerocercoids of the tapeworm *Triaenophorus crassus* and feeding strategy in two fish species from the ultra-oligotrophic Lake Achensee, Austria / Z. Schähle, N. Medgyesy, R. Psenner // Journal of Helminthology. — 2016. — Vol. 90. — № 1. — P. 54–61.
134. Schaufler G. Translocated *Esox lucius* L. (Pisces) trigger a *Triaenophorus crassus* Forel (Cestoda) epidemic in a population of *Salvelinus umbla* (L.) (Pisces) / G. Schaufler, C. Stögner, D. Achleitner, H. Gassner, U. Žibrat, R. Kaiser, R. Schabetsberger // International Review of Hydrobiology. — 2014. — Vol. 99. — № 3. — P. 199–211.
135. Scholz T. Tapeworms of freshwater fishes in North America: an integrative review of taxonomy, phylogeny, host specificity, and research priorities / T. Scholz, R. Kuchta // Frontiers in Veterinary Science. — 2025. — Vol. 12. — P. 1661118.
136. Shostak A. W. Intestinal pathology in northern pike, *Esox lucius* L., infected with *Triaenophorus crassus* Forel, 1868 (Cestoda: Pseudophyllidea) / A. W. Shostak, T. A. Dick // Journal of Fish Diseases. — 1986. — Vol. 9. — № 1. — P. 35–45.
137. Skog A. Circumpolar phylogeography of the northern pike (*Esox lucius*) and its relationship to the Amur pike (*E. reichertii*) / A. Skog, L. A. Vøllestad, N. C. Stenseth, A. Kasumyan, K. S. Jakobsen // Frontiers in Zoology. — 2014. — Vol. 11. — № 1. — P. 67.
138. Solovyev M. M. The effect of diet on the structure of gut bacterial community of sympatric pair of whitefishes (*Coregonus lavaretus*): one story more / M.

M. Solovyev, E. N. Kashinskaya, N. A. Bochkarev, K. B. Andree, E. Simonov // PeerJ. — 2019. — Vol. 7. — P. e8005.

139. Solovyev M. M. Phylogenetic Position of Whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) from Teletskoye Lake (Siberia) Based on Complete Mitochondrial DNA / M. M. Solovyev, N. A. Bochkarev, N. V. Oreshkova, E. N. Kashinskaya, E. P. Simonov // Russ J Genet. 2022. T. 58. № 2. C. 235–240.

140. Stock, B. C. Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models / B. C. Stock, A. L. Jackson, E. J. Ward, A. C. Parnell, D. L. Phillips, B. X. Semmens // PeerJ. — 2018. — Vol. 6. — P. e5096. <https://doi.org/10.7717/peerj.5096>.

141. Takács P. The mixed phylogenetic origin of northern pike (*Esox lucius* Linnaeus 1758) populations in the Middle Danubian drainage / P. Takács, B. Bánó, I. Czeglédi, T. Erős, Á. Ferincz, B. Gál, B. Bánó-Kern, B. Kovács, A. A. Nagy, K. Nyeste, V. Lente, B. Preiszner, S. Sipos, Á. Staszny, Z. Vitál, A. Weiperth, E. Csoma // BMC Zoology. — 2022. — Vol. 7. — № 1. — P. 28.

142. Tamura K. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11 / K. Tamura, G. Stecher, S. Kumar // Molecular Biology and Evolution. — 2021. — Vol. 38. — № 7. — P. 3022–3027.

143. Thieltges D. W. Parasites and stable isotopes: a comparative analysis of isotopic discrimination in parasitic trophic interactions / D. W. Thieltges, M. A. Goedknecht, K. O'Dwyer, A. M. Senior, T. Kamiya // Oikos. — 2019. — Vol. 128. — № 9. — P. 1329–1339.

144. Valtonen E. T. *Triaenophorus nodulosus* and *T. crassus* in fish from northern Finland / E. T. Valtonen, P. Rintamäki, M. Lappalainen // Folia Parasitologica. — 1989. — Vol. 36. — № 4. — P. 351–370.

145. Van Steenkiste N. New primers for DNA barcoding of digeneans and cestodes (Platyhelminthes) / N. Van Steenkiste, S. A. Locke, M. Castelin, D. J. Marcogliese, C. L. Abbott // Molecular Ecology Resources. — 2015. — Vol. 15. — № 4. — P. 945–952.

146. Vilas R. A comparison between mitochondrial DNA and the ribosomal internal transcribed regions in prospecting for cryptic species of platyhelminth parasites / R. Vilas, C. D. Criscione, M. S. Blouin // *Parasitology*. — 2005. — Vol. 131. — № 6. — P. 839–846.

147. Vivas Muñoz J. C. Eye fluke infection changes diet composition in juvenile European perch (*Perca fluviatilis*) / J. C. Vivas Muñoz, C. K. Feld, S. Hilt, A. Manfrin, M. Nachev, D. Köster, M. A. Jochmann, T. C. Schmidt, B. Sures, A. Ziková, K. Knopf // *Scientific Reports*. — 2021. — Vol. 11. — № 1. — P. 3440.

148. Vlasenko P. G. A re-evaluation of conflicting taxonomic structures of Eurasian *Triaenophorus* spp. (Cestoda, Bothriocephalidea: Triaenophoridae) based on partial *cox1* mtDNA and 28S rRNA gene sequences / P. G. Vlasenko, 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 // *Canadian Journal of Zoology*. — 2022. — Vol. 100. — № 6. — P. 323–333.

149. Vogt K. Experimentelle Untersuchungen über die Gründe von Masseninfektionen mit *Plerocercoiden* des Fischbandwurmes *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) / K. Vogt // *Zeitschrift für Fischerei und deren Hilfswissenschaften*. — 1938. — Vol. 36. — P. 194–224.

150. Wayland M. T. A new R package and web application for detecting bilateral asymmetry in parasitic infections / M. T. Wayland, J. C. Chubb // *Folia Parasitologica*. — 2016. — Vol. 63.

151. Weber J. N. Recent evolution of extreme cestode growth suppression by a vertebrate host / J. N. Weber, N. C. Steinel, K. C. Shim, D. I. Bolnick // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 2017. — Vol. 114. — № 25. — P. 6575–6580.

152. Wickham H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis* / H. Wickham. — 2nd ed. — Springer International Publishing: Imprint: Springer, 2016. — 260 p.

153. Zheng R. Trophic transfer of heavy metals through aquatic food web in the largest mangrove reserve of China / R. Zheng, Y. Liu, Z. Zhang // *Science of The Total Environment*. — 2023. — Vol. 899. — P. 165655.)