

ISSN 0031-1847

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ПАРАЗИТОЛОГИЯ

ТОМ 58

2024

ВЫПУСК 1



СОДЕРЖАНИЕ

Том 58, № 1, 2024

- Изменчивость и фенотипическое разнообразие трематод *Diplostomum petromyzifluviatilis* Diesing, 1850, паразитов миног (Lampetrinae, Petromyzontidae) 3
Аникеева Л. В., Лебедева Д. И.
- Гельминтофауна прибрежных рыб юго-восточного Сахалина (устье реки Долинка) 19
Фролов Е. В., Новокрещенных С. В., Заварзина Н. К., Корнеев Е. С.
- О находке многочисленной популяции свободноживущих стадий эргазилид (Copepoda, Cyclopoidea) в реке Лютога Южного Сахалина 35
Чабан О. А., Алексеев В. Р.
- Разнообразие транскриптов толл-подобных рецепторов в гемоцитах моллюсков *Planorbarius corneus* (Gastropoda, Pulmonata), не заражённых и заражённых трематодами *Bilharziella polonica* 45
Бобровская А. В., Орлов Ю. А., Прохорова Е. Е.
- Филогенетическое положение *Polymorphus phippi* Kostylew, 1922 и *Polymorphus magnus* Skrjabin, 1913 (Palaeacanthocephala, Polymorphidae) по данным молекулярной филогении 56
Дюмина А. В., Галактионов К. В., Атрашкевич Г. И.
- Феномен присасывания и питания голодных клещей (Ixodoidea) на сытых и питающихся особях своего или чужого видов: биологические и эпидемиологические аспекты 64
Успенский И. В.
- О массовом заражении наездником-эвлофидом *Aprostocetus xanthopus* (Hymenoptera, Chalcidoidea) куколок соснового коконопряда в Воронежской области 76
Гниненко Ю. И., Гниненко А. Ю., Кошелева О. В.
- Потери науки. Мстислав Владимирович Крылов (09.10.1930–13.12.2023) 82
Редколлегия журнала «Паразитология»
- Авторский указатель статей за 2023 г. (Том 57) 84

CONTENTS

Vol. 58, No. 1, 2024

- Variability and phenotypic diversity of the *Diplostomum petromyzifluviatilis* Diesing, 1850 trematodes, parasites of lampreys (Lampetrinae, Petromyzontidae) 3
Anikieva L. V., Lebedeva D. I.
- Helminths of the coastal fish of the Southeastern Sakhalin (the mouth of the Dolinka river) 19
Frolov E. V., Novokreschennykh S. V., Zavarzina N. K., Korneev E. S.
- On finding of an abundant population of free-living stages of ergasilids (Copepoda, Cyclopoida) in the Lyutoga river of Southern Sakhalin 35
Chaban O. A., Alekseev V. R.
- Diversity of transcripts of toll-like receptors in hemocytes of *Planorbarius corneus* molluscs (Gastropoda, Pulmonata) uninfected and infected with *Bilharziella polonica* trematodes 45
Bobrovskaya A. V., Orlov I. A., Prokhorova E. E.
- Phylogenetic position of *Polymorphus phippi* Kostylev, 1922 and *Polymorphus magnus* Skrjabin, 1913 (Palaeacanthocephala, Polymorphidae) ascertained on the basis of molecular data 56
Diumina A. V., Galaktionov K. V., Atrashkevich G. I.
- The phenomenon of attachment and feeding of unfed ticks (Ixodoidea) on fed and feeding specimens of the same or different species: biological and epidemiological issues 64
Uspensky I. V.
- On the mass infection of the pine moth pupae by the eulophid parasitoid wasp *Aprostocetus xanthopus* (Hymenoptera, Chalcidoidea) in Voronezh oblast 76
Gninenko Yu. I., Gninenko A. Yu., Kosheleva O. V.
- In Memoriam. Mstislav Vladimirovich Krylov (09.10.1930–13.12.2023) 82
Editorial Board of "Parazitologia"
- Author Index Volume 57 (2023) 84

УДК 576.895.122:597.211

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
ТРЕМАТОД *DIPLOSTOMUM PETROMYZIFLUVIATILIS* DIESING, 1850,
ПАРАЗИТОВ МИНОГ (LAMPETRINAE, PETROMYZONTIDAE)**

© 2024 г. Л. В. Аникиева^а, Д. И. Лебедева^{а,*}

^аИнститут биологии КарНЦ РАН,
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия

*e-mail: daryal78@gmail.com

Поступила в редакцию 20.07.2023 г.

После доработки 18.09.2023 г.

Принята к публикации 21.09.2023 г.

Изучены изменчивость и фенотипическое разнообразие метацеркарий *Diplostomum petromyzifluviatilis* из двух видов миног – речной (невской) *Lampetra fluviatilis* (бассейн Балтийского моря) и тихоокеанской (ледовитоморской) *Lethenteron camtschaticum* (бассейн Северного Ледовитого океана). Установлено, что гостальные формы метацеркарий сходны по числу вариаций формы тела, ротовой и брюшной присосок, фаринкса, а также по частотам их встречаемости. Обнаружены различия в популяционном разнообразии по вариациям формы органа Брандеса. Показано, что гостальные формы сходны размахом изменчивости пластических признаков, но различаются распределением частотных классов вариационной кривой. Высказана гипотеза о том, что изменение распределения и характера варьирования размеров метацеркарий из ледовитоморской миноги является одним из популяционных механизмов адаптации вида к обитанию на северной границе ареала.

Ключевые слова: *Diplostomum*, метацеркарии, морфологическое разнообразие, *Lampetra fluviatilis*, *Lethenteron camtschaticum*

DOI: 10.31857/S0031184724010010, **EDN:** SRXHCK

Изучение изменчивости и фенотипического разнообразия паразитов – важный аспект эволюционной и экологической паразитологии. Разнообразие особей является свойством популяции, а изменение характера и степени разнообразия – стороной ее динамики. Изучение взаимосвязи изменчивости паразитов с условиями их жизни направлено на определение роли изменчивости в освоении паразитами различной среды обитания и адаптации к изменяющимся условиям среды.

Трематоды рода *Diplostomum* – сложная в систематическом отношении группа паразитических организмов. Род представлен значительным числом видов со сложным жизненным циклом, реализуемым с участием пресноводных моллюсков семейства Lymnaeidae в качестве первых промежуточных хозяев, различных рыб как вторых промежуточных хозяев, а также рыбадных птиц (и предположительно, млекопитающих) как окончательных хозяев (Шигин, 1986, 1993).

Метацеркарии диплостомид имеют обширный ареал и широкий круг не только пресноводных рыб-хозяев из семейств Cyprinidae, Percidae, Salmonidae, Coregonidae, Catostomidae и Gasterosteidae, но даже морских видов рыб в солоноватых водах, например, у представителей семейств Gadidae и Pleuronectidae (Karvonen, Marcogliese, 2020). Они паразитируют в глазах, реже в головном мозге рыб и круглоротых, вызывая опасное заболевание – диплостомоз, и могут причинить значительный ущерб рыбному хозяйству (Шигин, 1986).

Видовая идентификация метацеркарий трематод рода *Diplostomum* проблематична из-за их высокой индивидуальной изменчивости, а также морфологического сходства разных видов (Шигин, 1986, 1993).

Представляет интерес изучение *Diplostomum petromyzifluviatilis* Diesing, 1850 на стадии сформированной метацеркарии как паразита головного и спинного мозга рыб – наиболее важного органа, который координирует все системы организма. Хозяева метацеркарий миноги – древние в эволюционном отношении рыбы, которые, в отличие от костных рыб, имеют пресноводное происхождение и необычный цикл развития. Метацеркарии *D. petromyzifluviatilis* обнаружены в европейской части Палеарктики, включая бассейны рек, впадающих в Северное, Балтийское, Черное и Азовское моря (Шигин, 1986; Sweeting, 1976). Они зарегистрированы у украинской зубатой *Eudontomyzon mariae* (Berg, 1931) (Зехнов, 1958) и речной *Lampetra fluviatilis* миног (Linnaeus, 1758) (Шульман, 1957; Гецевичуте, 1974; Евсева, 2007; Kirjušina, Vismanis, 2007; Sobocka et al., 2010). Также метацеркарии паразитируют в мозге европейской ручьевой *Lampetra planeri* (Bloch, 1784) (Зехнов, 1958; Гинтовт, 1969) и тихоокеанской (камчатской) *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius, 1811) миног (Митенев, Шульман, 1999; Lebedeva et al., 2022). Морфометрические показатели метацеркарий из разных видов хозяев варьируют, при этом их генетические различия на внутривидовом уровне по молекулярному маркеру *cox1* составляют не более 1% (Lebedeva et al., 2022).

В настоящей работе продолжено изучение внутривидовой изменчивости *D. petromyzifluviatilis*. Основная цель исследования – фенотипическое разнообразие метацеркарий *D. petromyzifluviatilis* из двух видов хозяев – речной *Lampetra fluviatilis* и тихоокеанской (ледовитоморской) *Lethenteron camtschaticum* миног.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящего исследования послужили 2 выборки метацеркарий *D. petromyzifluviatilis* из мозга рыб. Первая выборка (Балтийская) собрана из речной миноги *Lampetra fluviatilis* р. Черная (Ленинградская область). Зараженность речной миноги составляла 44%, число метацеркарий в одной рыбе варьировало от 1 до 66 экз., средняя численность – 8.7 экз. Метацеркарии были собраны из четырех экземпляров рыб: из одной рыбы одна метацеркария, из другой – две метацеркарии, из третьей – три и из четвертой – 14 метацеркарий. Вторая выборка (Беломорская) собрана из тихоокеанской (ледовитоморской) миноги *Lethenteron camtschaticum* р. Умба (Белое море, Кольский полуостров). У единственного зараженного экземпляра *L. camtschaticum* было найдено 193 метацеркарии. Микроскопирование и измерение червей выполнены с использованием Olympus CX41 (Olympus Corp., Япония): средние значения признаков метацеркарий из речной и ледовитоморской миног и пределы их изменчивости опубликованы в предыдущей работе (Lebedeva et al., 2022).

Выборки настоящего исследования включали по 20 экз. метацеркарий, которые находились на стадии сформированной ювенильной формы мариты. Изучали изменчивость и характер частотного распределения пластических признаков: длины и ширины тела, ротовой и брюшной присосок, фарингса, органа Брандеса и индивидуальных индексов размеров метацеркарий. Оценивали характер и масштаб изменчивости признаков.

Дискретные признаки (индекс формы)¹ метацеркарий определяли по показателям индивидуальных индексов размеров (отношения длины (А) к ширине (В)) тела и органов согласно Шигину (1986). По частоте встречаемости вариации относили к пяти категориям: редкая (до 10%), малочисленная (11–30%), обычная (31–50%), субдоминирующая (51–70%) и доминирующая (свыше 71%) (Аникиева, 2000). Для статистической обработки результатов использовали критерии Стьюдента, Фишера, χ^2 , Колмогорова–Смирнова, Спирмена, реализованные в пакете Statistica 8. Показатели внутривидового разнообразия метацеркарий определяли по методу Л.А. Животовского (1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Частотное распределение пластических признаков метацеркарий из двух выборок не отличалось от нормального как по критерию χ^2 , так и по критерию Колмогорова–Смирнова. В балтийской выборке коэффициенты корреляции показали наличие умеренной связи ($r = 0.5$) между признаками длины тела с его шириной, длиной и шириной органа Брандеса, а также ширины тела с шириной фарингса и длины ротовой присоски с длиной фарингса метацеркарий. В беломорской выборке умеренная корреляция отмечена между шириной тела и длиной ротовой присоски, длиной и шириной брюшной присоски, шириной ротовой присоски и шириной органа Брандеса. При анализе изменчивости признаков было обнаружено, что их

¹ Далее по тексту обозначается как ИФ.

параметры в выборках в значительной мере перекрывались (рис. 1). Размеры тела и органов метацеркарий из беломорской выборки на 80–90% входили в диапазон показателей метацеркарий из балтийской выборки. Наименьшие показатели совпадения отмечены для ширины брюшной присоски, ширины органа Брандеса (45%) и ширины ротовой присоски (75%). Значения признаков распределялись в вариационных рядах неравномерно и могли иметь две-три моды. По длине тела в обеих выборках выделялись три группы метацеркарий – «мелкие», «средние» и «крупные», которые различались численностью и размерами. В балтийской выборке мелкие – с длиной 288 мкм – были малочисленны (5%), средние с длиной 363 мкм составляли 20% численности, крупные с длиной 414–463 мкм доминировали (75%). В беломорской выборке доминировали мелкие метацеркарии с длиной тела до 313 мкм с двумя центральными классами (288 и 313 мкм) – 75% численности, средние были немногочисленны – 25%, а крупные отсутствовали. Балтийская выборка также была представлена двумя группами метацеркарий, каждая из которых включала наиболее высокие и наиболее низкие значения по трем признакам: длине ротовой присоски, длине фарингса и длине брюшной присоски. По ширине органов метацеркарии из балтийской выборки формировали одну группу. Частоты встречаемости числовых значений этих признаков относительно равномерно распределялись в три – четыре частотных класса. В беломорской выборке распределение частот размеров органов метацеркарий концентрировалось преимущественно вокруг одного частотного класса (рис. 1). Статистические показатели изменчивости признаков метацеркарий из двух выборок приведены в табл. 1.

Анализ статистических показателей изменчивости признаков метацеркарий показал, что выборки были сходны по показателю разнообразия (дисперсии) всех признаков за исключением фарингса и длины брюшной присоски, варьирование которых в беломорской выборке было достоверно ниже. Выборки также были сходны по коэффициентам изменчивости. Показатели асимметрии были невысокие и в ряде случаев в выборках имели разную направленность. В балтийской выборке наблюдалась слабая отрицательная асимметрия длины и ширины тела, длины фарингса, ширины брюшной присоски, ширины органа Брандеса. Показатели эксцесса в балтийской выборке отражают более частую встречаемость крайних значений признаков, чем в беломорской.

Распределение выборок в пространстве двух признаков – длины и ширины тела, длины и ширины органов выявило незначительное перекрывание размеров метацеркарий. Минимальные размеры метацеркарий из балтийской выборки перекрывались с максимальными размерами из беломорской выборки в 5% случаев по брюшной присоске, по фарингсу и органу Брандеса – в 15%, по телу – в 20% и ротовой присоске – в 30% случаев. Расчет отношения длины тела к его ширине и длины органов

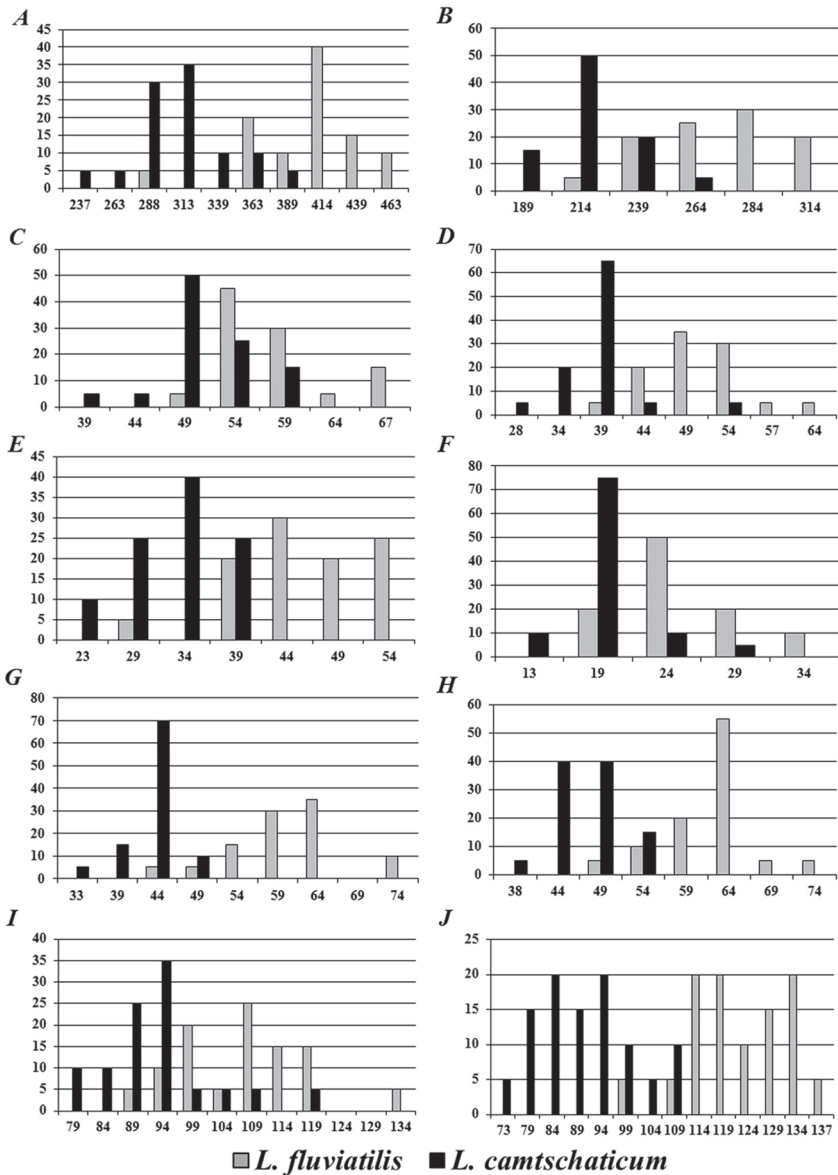


Рисунок 1. Частотное распределение признаков у метацеркарий *Diplostomum petromyzifluviatilis* из *Lampetra fluviatilis* и *Lethenteron camtschaticum*: *A* – длина тела, *B* – ширина тела, *C* – длина ротовой присоски, *D* – ширина ротовой присоски, *E* – длина фаринкса, *F* – ширина фаринкса, *G* – длина брюшной присоски, *H* – ширина брюшной присоски, *I* – длина органа Брандеса, *J* – ширина органа Брандеса. По осям ординат – встречаемость, %; по осям абсцисс – среднее значение признака, μm .

Figure 1. Frequency distribution of traits in metacercariae of *Diplostomum petromyzifluviatilis* from *Lampetra fluviatilis* and *Lethenteron camtschaticum*. On the ordinate axes – occurrence, %; on the abscissa axes – mean value of character (μm). *A* – body length; *B* – body width; *C* – oral sucker length; *D* – oral sucker width; *E* – pharynx length; *F* – pharynx width; *G* – ventral sucker length; *H* – ventral sucker width; *I* – Holdfast organ length; *J* – Holdfast organ width.

Таблица 1. Статистические показатели изменчивости признаков метацеркарий *Diplostomum petromyzifluviatilis* из Балтийской и Беломорской выборок

Table 1. Statistical indices of characters variability of *Diplostomum petromyzifluviatilis* metacercariae from two sample plac

Признак		Балтийская выборка (n = 20)				Беломорская выборка (n = 20)			
		Дисперсия	Асимметрия	Экцесс	CV	Дисперсия	Асимметрия	Экцесс	CV
Тело	Длина	1375	-1.07	2.14	9.2	1045	0.65	0.78	10.5
	Ширина	682	-0.9	-0.8	9.5	383.8	-0.31	-0.11	8.9
Ротовая присоска	Длина	32.6	0.69	-0.45	10.0	22	-0.09	1.16	9.3
	Ширина	29.6	0.89	1.45	10.1	24.8	1.27	3.83	13.2
Фарингс	Длина	37.1	-0.99	1.6	13.6	18.2*	-0.48	-0.54	13.1
	Ширина	13.9	0.28	-0.37	15.1	6.6*	1.28	2.6	13.8
Брюшная присоска	Длина	38.3	0.39	1.40	10.8	15.96*	-1.38	3.07	9.3
	Ширина	24.9	-0.53	1.18	8	17.05	-0.36	0.59	9.0
Орган Брандеса	Длина	123	0.21	-0.06	10.9	95.3	0.97	1.55	10.7
	Ширина	108	-0.24	-0.52	8.9	87.4	0.2	-0.84	10.4

* Различия достоверны.

Таблица 2. Изменчивость индивидуальных индексов (ИФ, мин–макс) метацеркарий *Diplostomum petromyzifluviatilis*

Table 2. Variability of individual indices (min–max) of *Diplostomum petromyzifluviatilis* metacercariae

Признак	Общая выборка (балтийская + беломорская)	Балтийская выборка	Беломорская выборка
Тело	1.07–1.95	1.24–1.95	1.07–1.75
Ротовая присоска	0.83–1.76	0.93–1.37	0.83–1.76
Фарингс	0.96–2.47	1.17–2.47	0.96–2.43
Брюшная присоска	0.81–1.17	0.81–1.17	0.83–1.05
Орган Брандеса	0.76–1.24	0.76–1.06	0.87–1.24

Таблица 3. Вариации признаков метацеркарий *Diplostomum petromyzifluviatilis* и частота их встречаемости

Table 3. Trait variations of *Diplostomum petromyzifluviatilis* metacercariae and their frequencies of occurrence

Признак	Вариация	Балтийская выборка		Беломорская выборка	
		Частота, %	Категория	Частота, %	Категория
Тело	Округло-овальная	5	Редкая	20	Малочисленная
	Овально-удлиненная	95	Доминирующая	80	Доминирующая
Ротовая присоска	Округлая	30	Малочисленная	5	Редкая
	Овальная	70	Субдоминирующая	85	Доминирующая
Фарингс	Овально-удлиненная	0	–	10	Редкая
	Округлая	5	Редкая	5	Редкая
Брюшная присоска	Овально-удлиненная	95	Доминирующая	95	Доминирующая
	Округлая	90	Доминирующая	100	Доминирующая
Орган Брандеса	Широко овальная	85	Доминирующая	20	Малочисленная
	Округлая	15	малочисленная	70	Субдоминирующая
	Овально-удлиненная	0	Отсутствует	10	Редкая

к их ширине выявил высокую изменчивость индивидуальных индексов (ИФ) размеров метацеркарий (табл. 2). Широкие границы варибельности ИФ метацеркарий дали основание для выделения вариаций по форме тела и органов (табл. 3).

По степени вытянутости овала были выделены две вариации формы тела метацеркарий – округло-овальная (ИФ менее 1.3) и овально-удлиненная (ИФ от 1.3 до 1.95). Метацеркарии с округло-овальной формой тела в обеих выборках были малочисленны и имели мелкие размеры тела. В беломорской выборке к этой вариации отнесены 4 экз. метацеркарий (20%) с размерами 245–305 x 225–251 мкм. В балтийской выборке вариация с округло-овальной формой тела представлена одним экземпляром (5%) с размером 299 x 241 мкм. Метацеркарии с овально-удлиненной формой тела были многочисленны в обеих выборках. Основу численности (70% в балтийской выборке и 60% в беломорской) составляли метацеркарии с ИФ 1.35–1.45. Особи с максимальным индексом (ИФ > 1.7) были малочисленны в обеих выборках и отличались наиболее крупными размерами (рис. 2).

По форме ротовой присоски выделено 3 вариации: округлая (ИФ 0.83–1.05), овальная (ИФ 1.11–1.35) и овально-длинная (ИФ > 1.35). Балтийская выборка представлена двумя вариациями – малочисленной (30%) с округлой формой и субдоминирующей

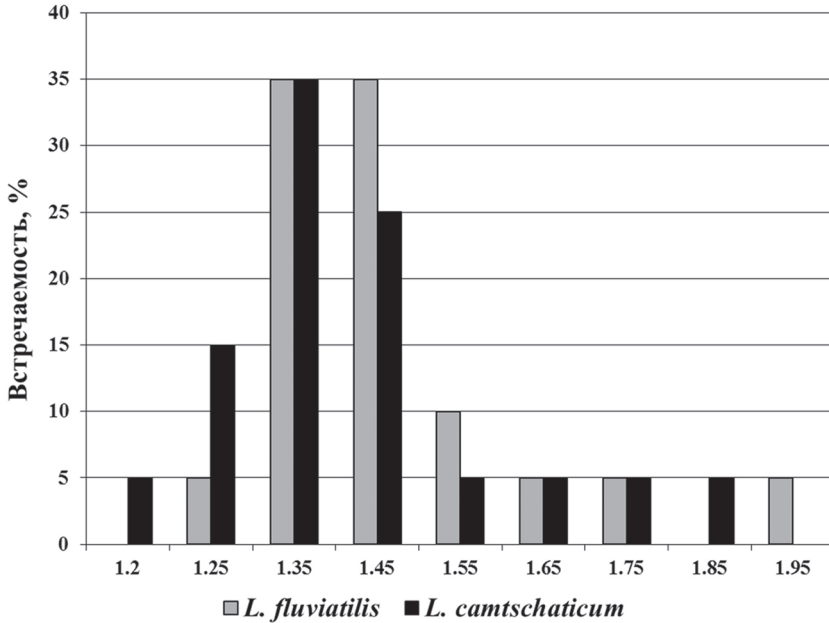


Рисунок 2. Встречаемость вариаций индекса формы тела метацеркарий *Diplostomum petromyzifluviatilis* из *Lampetra fluviatilis* и *Lethenteron camtschaticum*.

Figure 2. Frequency of variation in body shape index of *Diplostomum petromyzifluviatilis* metacercaria from *Lampetra fluviatilis* and *Lethenteron camtschaticum*.

(70%) с овальной. В беломорской выборке вариации с округлой и овально-длинной ротовой присоской были редкими по численности – 5%, многочисленная вариация с овальной ротовой присоской наиболее часто имела ИФ 1.25. В беломорской выборке были более разнообразны индексы ротовой присоски и был выражен один центральный класс встречаемости значений ИФ (рис. 3А).

По форме брюшной присоски выделено две вариации: округлая (ИФ 0.83–1.10) и овальная (ИФ 1.11–1.20). В балтийской выборке встречались обе вариации. Округлая с широким колебанием ИФ (0.79–1.09 и тремя подъемами частотных классов) доминировала, тогда как овальная была редкой. В беломорской выборке обнаружена только одна вариация – округлая (рис. 3В).

По форме фарингса выделено две вариации – округлая (ИФ от 0.83–1.1) и овально-удлиненная (ИФ 1.3–2.5). В обеих выборках доминировали метацеркарии с овально-удлиненной формой фарингса, с округлой встречались редко (рис. 4).

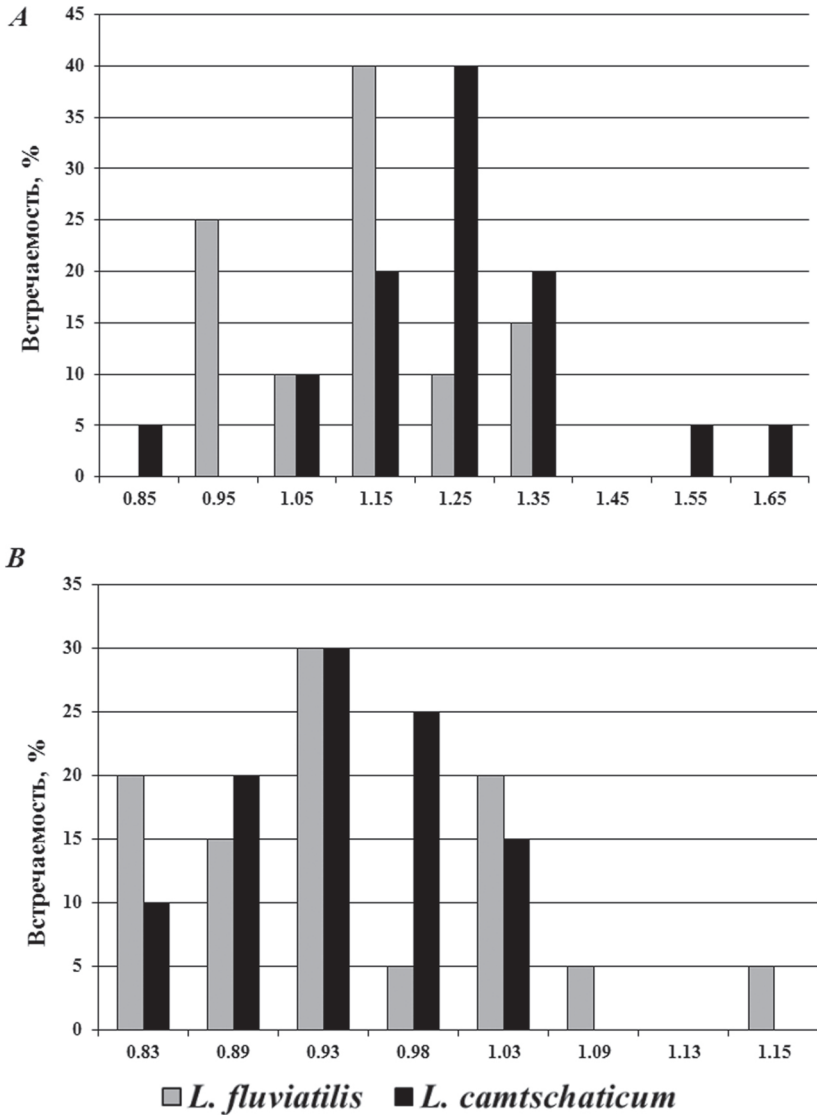


Рисунок 3. Встречаемость вариаций индекса формы ротовой и брюшной присосок у метацеркарий *Diplostomum petromyzifluviatilis* в *Lampetra fluviatilis* и *Lethenteron camtschaticum*: *A* – ротовая присоска, *B* – брюшная присоска.

Figure 3. Frequency of variation in the shape index of oral and ventral suckers of *Diplostomum petromyzifluviatilis* metacercariae from *Lampetra fluviatilis* and *Lethenteron camtschaticum*: *A* – oral sucker, *B* – ventral sucker.

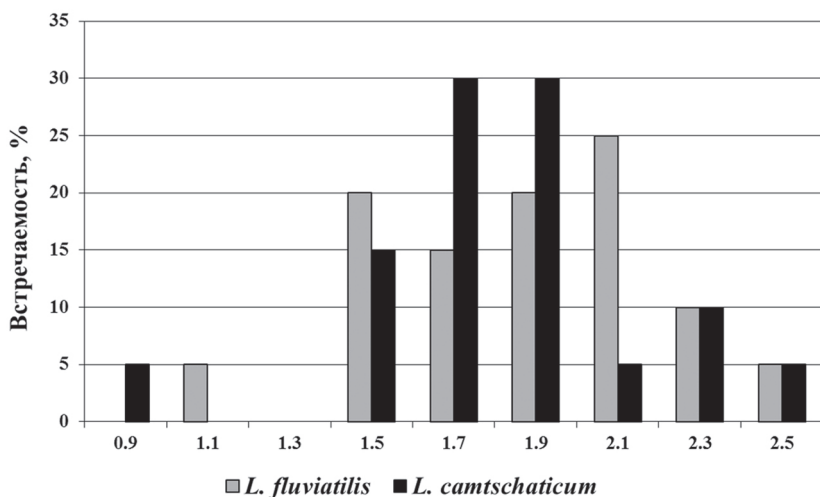


Рисунок 4. Встречаемость вариаций индекса формы фаринкса у метацеркарий *Diplostomum petromyzifluviatilis* в *Lampetra fluviatilis* и *Lethenteron camtschaticum*.

Figure 4. Frequency of variation in the pharynx shape index of *Diplostomum petromyzifluviatilis* metacercariae from *Lampetra fluviatilis* and *Lethenteron camtschaticum*.

По форме органа Брандеса выделено три вариации: широко овальная (ИФ 0.76–0.95), округлая (ИФ 0.96–1.1) и овально-удлиненная (ИФ больше 1.11). В балтийской выборке встречались 2 вариации – овально-широкая, которая доминировала по численности, и округлая – малочисленная. В беломорской выборке обнаружены все три вариации: доминировала овально-широкая, были редкими округлая и овально-удлиненная (табл. 3, рис. 5).

Анализ встречаемости вариаций формы тела и органов метацеркарий показал, что в первой (балтийской) выборке встречались все выделенные вариации, за исключением удлиненной формы ротовой присоски и овально-удлиненной формы органа Брандеса. Во второй (беломорской) выборке были обнаружены все выделенные вариации за исключением одной, но иной вариации, чем в балтийской, – овальной формы брюшной присоски. Три качественных признака были сходны частотами встречаемости вариаций. По частоте встречаемости вариаций выборки были сходны тремя признаками – формой тела, фаринкса и брюшной присоски. В обеих выборках доминировала удлиненно овальная форма тела, удлиненная форма фаринкса и округлая форма брюшной присоски. Альтернативные вариации этих признаков были редкими (табл. 3).

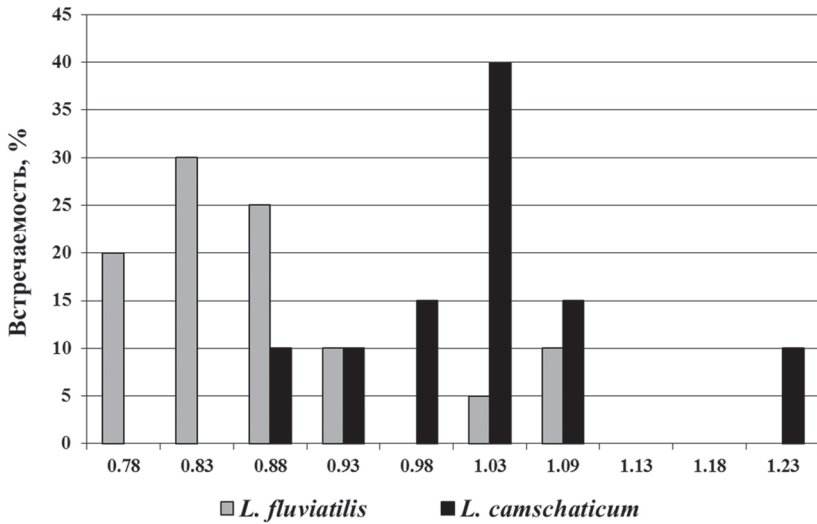


Рисунок 5. Встречаемость вариаций индекса формы органа Брандеса у метацеркарий в *Lampetra fluviatilis* и *Lethenteron camtschaticum*.

Figure 5. Frequency of variation in the Holdfast Organ shape index in metacercariae from *Lampetra fluviatilis* and *Lethenteron camtschaticum*.

Частоты встречаемости двух признаков (формы ротовой присоски и органа Брандеса) были различны. Оценка внутрипопуляционного разнообразия по форме ротовой присоски не выявила достоверных различий между выборками. По форме органа Брандеса выявлено более высокое разнообразие беломорской выборки (табл. 4).

Таблица 4. Популяционная изменчивость метацеркарий *Diplostomum petromyzifluviatilis* по форме органа Брандеса

Table 4. Population variability of *Diplostomum petromyzifluviatilis* metacercariae in the shape of the Holdfast organ

Показатель популяционной изменчивости	Обозначения	Балтийская выборка (1)	Беломорская выборка (2)
Внутрипопуляционное разнообразие	μ	1.70	2.56
	s	0.15	0.24
Структура внутрипопуляционного разнообразия	h	0.15	0.15
	s	0.08	0.08

Примечания. μ – среднее число вариаций полиморфных признаков ($\mu: t^2 - t^1 = 2.97, p > 0.05$); h – доля редких вариаций; s – статистические ошибки показателей; t^1, t^2 – показатели признака гельминта из Балтийской (1) и Беломорской (2) выборок, соответственно.

Известно, что морфологическая изменчивость паразитов формируется под воздействием большого числа факторов. По глубине и масштабу перестроек она не имеет аналогов среди животных организмов и может сравниться только с растениями (Завадский, 1968; Шульц, Гвоздев, 1972). Решающее влияние на морфогенез паразитов оказывает хозяин, особенности его экологии и биологии (Ройтман, Казаков, 1977; Аникиева, 2000). Нами изучена морфологическая изменчивость метацеркарий *Diplostomum petromyzifluviatilis* из двух видов хозяев – речной и ледовитоморской миног. Проведенные исследования показали, что обе гостальные формы метацеркарий фенотипически разнообразны. По составу фенотипического разнообразия, оцененного по полиморфным признакам, вышеуказанные гостальные формы они имеют значительное сходство и включают 9 общих фенотипов из 12 выделенных. Различия проявляются в отсутствии редких фенотипов: овально-удлиненной формы ротовой присоски и овально-удлиненной формы органа Брандеса у метацеркарий из речной миноги и овальной формы брюшной присоски у личинок из ледовитоморской миноги.

Структура фенотипического разнообразия гостальных форм метацеркарий сходна по фенотипам четырех признаков – формы тела, ротовой присоски, фарингса и брюшной присоски. Ядро структуры составляют доминирующие фенотипы с овальной ротовой присоской, овально-удлиненной формой тела, овально-удлиненной формой фарингса и овально-удлиненной формой брюшной присоски. Фенотипы с другими вариациями этих признаков редки и малочисленны. Четкие различия выявлены по встречаемости фенотипов органа Брандеса, что свидетельствует о различиях внутрипопуляционного разнообразия между обеими выборками по признаку формы этого органа.

Изучение пластических признаков показало высокое сходство между гостальными формами в размахе изменчивости размеров тела и органов метацеркарий. В то же время выявлены существенные различия в характере варьирования признаков. Гостальная форма из речной миноги фенотипически более разнообразна по длине и ширине тела, длине и ширине ротовой присоски, длине брюшной присоски. Она имеет сложную фенотипическую структуру, представленную тремя группами особей, различающихся длиной тела и двумя группами с разной длиной ротовой присоски, двумя группами с разной длиной фарингса и двумя группами с разной длиной брюшной присоски. Группы различаются по вкладу в разнообразие гостальной формы и роли в поддержании численности метацеркарий. Доминирующие группы особей поддерживают стабильность существования метацеркарий, малочисленные – повышают разнообразие и устойчивость к факторам среды. Структура разнообразия гостальной формы из ледовитоморской миноги менее сложная и представлена меньшим

числом групп. Смещение кривых вариационных рядов и средних величин, которые не отражаются на общем характере кривых, свидетельствует о неполной реализации нормы реакции и менее благоприятных условиях для развития и существования метациеркарий в ледовитоморской миноге.

Биология и образ жизни речной и тихоокеанской миног в значительной степени сходны. Жилая форма речной миноги – сложный комплексный вид, в котором представлен широкий ряд форм половозрелых особей, различающихся своей биологией в период после метаморфоза. Ей свойствен полиморфизм не только на ареале в целом, но и внутри одной популяции. Речная минога связана с заходящими на нерест в реки производителями анадромной формы. Личинки и производители жилой формы обеспечивают связь между отдельными группировками внутри речных систем (Кучерявый и др., 2016). Характерными чертами тихоокеанской миноги, также как и речной миноги, являются высокое фенетическое разнообразие и наличие жизненных форм, различающихся циклами развития. Реализация типов жизненных стратегий зависит от энергетических ресурсов водоема и характера питания разных групп хозяев (Кучерявый и др., 2007; Решетников, 2010). Существенные различия имеются в распространении и условиях жизни. Речная минога балтийского побережья обитает в зоне умеренного климата, переходного от континентального к океаническому с относительно мягкой зимой и умеренно теплым летом. Ледовитоморская минога (*L. camtschaticum*) встречается от р. Пасвик до Камчатки и обитает в суровых климатических условиях в водоемах с длительным ледовым покрытием, коротким летом и низкой температурой воды (Решетников, 2010; Artamonova et al., 2015).

Как известно (Шварц, 1980), любые изменения условий жизни прямо или косвенно связаны с изменением условий поддержания энергетического баланса и вызывают выраженные морфофункциональные сдвиги в пределах вида. В процессе адаптации отдельных особей, популяций, подвидов приспособления анатомо-физиологического порядка имеют первостепенное значение. Полученные нами материалы об изменчивости и фенотипическом разнообразии гостальной формы метациеркарий *Diplostomum petromyzifluviatilis* из ледовитоморской миноги позволяют рассматривать изменения в характере распределения пластических признаков, сочетающиеся с их высокой изменчивостью, как один из популяционных механизмов адаптации вида паразита к обитанию в суровых условиях европейской части ареала хозяина.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках темы научно-исследовательских работ Института биологии – обособленного подразделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» НИР КарНЦ РАН (№ гос. рег. 122032100130-3).

Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аникиева Л.В. 2000. Популяционная морфология цестод рыб (на примере рода *Proteocephalus*: Proteocephalidea). Дис. ... док. биол. наук. М., 73 с. [Anikieva L.V. 2000. Populyatsionnaya morfologiya tsestod ryb (na primere roda *Proteocephalus*: Proteocephalidea) (Population morphology of fish cestodes (on the example of the genus *Proteocephalus*: Proteocephalidea). Dis. ... Doc. of Biol. Sc. M., 73 pp. (in Russian)].
- Гецевичюте С. 1974. Паразитофауна речной миноги (*Lampetra fluviatilis*) залива Куршю-Марес. Acta parasitologia lituanica 12: 59–62. [Getsevichyute S. 1974. Parazitofauna rechnoy minogi (*Lampetra fluviatilis*) zaliva Kurshyu-Mares. Acta parasitologia lituanica 12: 59–62. (in Russian)].
- Гинтовт Ф.В. 1969. Метацирকারии из головного мозга ручьевой миноги (*Lampetra planeri*). Паразитология 3(6): 539–541. [Gintovt F.V. 1969. Metacercariae from the brain of the brook lamprey (*Lampetra planeri*). Parasitologia 3(6): 539–541. (in Russian)].
- Евсеева Н.В. 2007. Паразитофауна европейской речной миноги *Lampetra fluviatilis* (L.) Онежского озера. Паразитология 41(4): 317–321. [Evseeva N.V. 2007. Parasite fauna of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* (L.) from Lake Onega. Parasitologia 41(4): 317–321. (in Russian)].
- Животовский Л.А. 1982. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам. В кн.: Яблоков А.В. (ред.). Фенетика популяций. М., Наука, 38–44. [Zhivotovskiy L.A. 1982. Indicators of population variability by polymorphic traits. In: Yablokov A.V. (ed.). Phenetics of populations. M., Nauka, 38–44. (in Russian)].
- Завадский К.М. 1968. Вид и видообразование. Л., Наука, 404 с. [Zavadsky K.M. 1968. Species and Speciation. L., Nauka, 404 pp. (in Russian)].
- Зехнов М.И. 1958. Паразитофауна миног. Ученые записки Витебского ветеринарного института 16: 137–141. [Zekhnov M.I. 1958. Lamprey parasite fauna. Scientific Notes of the Vitebsk Veterinary Institute 16: 137–141. (in Russian)].
- Кучерявый А.В., Савваитова К.А., Павлов Д.С., Груздева М.А., Кузищин К.В., Стенфорд Дж.А. 2007. Вариации жизненной стратегии тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* реки Утхолок (западная Камчатка). Вопросы ихтиологии 47: 42–57. [Kucheryavyy A.V., Savvaitova K.A., Pavlov D.S., Gruzdeva M.A., Kuzishchin K.V., Stanford J.A. 2007. Variations of life history strategy of the Arctic Lamprey *Lethenteron camtschaticum* from the Utkholok river (Western Kamchatka). Journal of Ichthyology 47: 37–52. (in Russian)].
- Кучерявый А.В., Цимбалов И.А., Костин В.В., Назаров Д.Ю., Звездин А.О., Павлов Д.С. 2016. Полиморфизм производителей жилой формы речной миноги *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae). Вопросы ихтиологии 56: 577–585. doi: 10.7868/S0042875216050076. [Kucheryavyy A.V., Tsimbalov I.A., Kostin V.V., Nazarov D.Y., Zvezdin A.O., Pavlov D.S. 2016. Polymorphism of spawners of the resident form

- of European river lamprey *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae). Journal of Ichthyology 56: 744–751. doi: 10.1134/S0032945216050064].
- Митенев В.К., Шульман Б.С. 1999. Паразиты рыб водоемов Мурманской области. Систематический каталог. Мурманск, ПИНРО, 72 с. [Mitenev V.K., Shulman B.S. 1999. Parasites of fish in the reservoirs of the Murmansk region. Systematic catalog. Murmansk, PINRO, 72 pp. (in Russian)].
- Решетников Ю.С. 2010. Отряд Petromyzontiformes. В кн. Решетников Ю.С. (ред.) Рыбы в заповедниках России. Т. 1. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 30–45. [Reshetnikov Y.S. 2010. The order Petromyzontiformes. In Reshetnikov Y.S. (ed.) Pisces in Reserves of Russia. V. 1. Moscow, Publishing house KMK, 30–45. (in Russian)].
- Ройтман В.А., Казаков Б.Е. 1977. Некоторые аспекты изучения морфологической изменчивости гельминтов (на примере трематод рода *Azygia*). Тр. ГЕЛАН 27: 110–128. [Roitman V.A., Kazakov B.E., 1977. Some aspects of the study of the morphological variability of helminths (on the example of trematodes of the genus *Azygia*). Tr. GELAN 27: 110–128. (in Russian)].
- Шварц С.С. 1980. Экологические закономерности эволюции. Москва, Наука, 280 с. [Schwartz S.S. 1980. Ecological patterns of evolution. Moscow, Nauka, 280 pp. (in Russian)].
- Шигин А.А. 1986. Трематоды фауны СССР. Род *Diplostomum*. Метациркулярии. М., Наука, 254 с. [Shigin A.A. 1986. Trematodes of the fauna of the USSR. Genus *Diplostomum*. Metacercariae. Moscow, Nauka, 254 pp. (in Russian)].
- Шигин А.А. 1993. Трематоды фауны России и сопредельных регионов. Род *Diplostomum*. Мариты. М., Наука, 208 с. [Shigin A.A. 1993. Trematodes of the fauna of Russia and adjacent regions. Genus *Diplostomum*. Maritae. Moscow, Nauka, 208 pp. (in Russian)].
- Шульман С.С. 1957. Материалы по паразитофауне много бассейнов Балтийского и Белого морей. Изв. ВНИОРХ 42: 287–303. [Shulman S.S. 1957. Materials on the parasite fauna of lampreys in the basins of the Baltic and White Seas. Izv. VNIORN 42: 287–303. (in Russian)].
- Шульц Р.С., Гвоздев Е.В. 1972. Основы общей гельминтологии. Т. 2: Биология гельминтов. М., Наука, 516 с. [Schultz R.S., Gvozdev E.V. 1972. General Helminthology. Vol. 2: Biology of helminths. Moscow, Nauka, 516 pp. (in Russian)].
- Artamonova V.S., Kucheryavyu A.V., Makhrov A.A. 2015. Nucleotide sequence diversity of the mitochondrial cytochrome oxidase subunit I (COI) gene of the Arctic lamprey (*Lethenteron camtschaticum*) in the Eurasian part of the range. Hydrobiologia 757: 197–208. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2252-y>
- Karvonen A., Marcogliese D.J. 2020. Diplostomiasis (*Diplostomum spathaceum* and related species). In: Woo PTK Leong J-A. and Buchmann K. (eds). Climate Change and Infectious Fish Diseases. Wallingford: CABI, 434–456.
- Kirjušina M., Vismanis K. 2007. Checklist of the parasites of fishes of Latvia. FAO Fisheries Technical Paper. Rome, FAO, 106 pp.
- Lebedeva D.I., Popov I.Y., Yakovleva G.A., Zaicev D.O., Bugmyrin S.V., Makhrov A.A. 2022. No strict host specificity: Brain metacercariae *Diplostomum petromyzifluviatilis* Müller (Diesing, 1850) are conspecific with *Diplostomum* sp. Lineage 4 of Blasco-Costa et al. (2014). Parasitology international 91: 102654. doi: 10.1016/j.parint.2022.102654
- Sobecka E., Moskal J., Wicaszek B. 2010. The state of health of the river lamprey *Lampetra fluviatilis* (L.) from Lake Dabie compared to the pathogens hitherto found in this host. Wiadomości Parazytologiczne 56: 71–75.
- Sweeting R. 1976. An experimental demonstration of the life cycle of a *Diplostomulum* from *Lampetra fluviatilis* Linnaeus, 1758. Zeitschrift für Parasitenkunde 49: 233–242. <https://doi.org/10.1007/BF00380593>

VARIABILITY AND PHENOTYPIC DIVERSITY OF THE *DIPLOSTOMUM*
PETROMYZIFLUVIATILIS DIESING, 1850 TREMATODES, PARASITES
OF LAMPREYS (LAMPETRINAE, PETROMYZONTIDAE)

L. V. Anikieva, D. I. Lebedeva

Keywords: *Diplostomum*, metacercariae, morphological diversity, *Lampetra fluviatilis*, *Lethenteron camtschaticum*

SUMMARY

Variability and phenotypic diversity of *Diplostomum petromyzifluviatilis* metacercariae from two lamprey species, the river lamprey *Lampetra fluviatilis* (Baltic Sea basin) and the Pacific lamprey *Lethenteron camtschaticum* (Arctic Ocean basin), were studied. It was found that metacercariae from both hosts are similar as in the number of variations in body shape, oral and ventral suckers, and pharynx, so in the frequency of occurrence. Differences in population diversity by variations in the shape of the Holdfast organ were found. It was shown that gostal forms possess the similar range of variability of plastic characters, but has different distribution of frequency classes of the variation curve. We hypothesized that the change in the distribution and character of variation in the size of metacercariae from the Arctic lamprey is one of the population mechanisms of species adaptation to the northern limit of its range.

УДК 576.89

ГЕЛЬМИНТОФАУНА ПРИБРЕЖНЫХ РЫБ ЮГО-ВОСТОЧНОГО САХАЛИНА (УСТЬЕ РЕКИ ДОЛИНКА)

© 2023 г. Е. В. Фролов^а, С. В. Новокрещенных^{а,*},
Н. К. Заварзина^а, Е. С. Корнеев^а

^а Сахалинский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («СахНИРО»),
ул. Комсомольская, 196, Южно-Сахалинск, 693023 Россия

* e-mail: novokreshennihsv@sakhniro.vniro.ru

Поступила в редакцию 30.08.2023 г.

После доработки 03.11.2023 г.

Принята к публикации 06.11.2023 г.

Представлены результаты ихтиопаразитологических исследований рыб прибреговой акватории юго-восточного Сахалина. Используются стандартные паразитологические методы работы. Вскрыто 20 видов рыб. Основную часть исследованных особей составили бурый терпуг, безногий опистоцентр, крупночешуйная красноперка. Обнаружено 33 вида и неопределенных до вида форм гельминтов. Для 11 видов гельминтов отмечены новые хозяева. Наибольшие показатели зараженности отмечены для *Bothriocephalus scorpii* у мраморного керчака и *Liliatrema skrjabini* mtc. у безногого опистоцентра. Гельминты *Proserorhynchus crucibulum*, *Echinorhynchus cotti* впервые зарегистрированы у прибрежных рыб Сахалина.

Ключевые слова: остров Сахалин, река Долинка, гельминты, прибрежные рыбы

DOI: 10.31857/S0031184724010022, **EDN:** SSYUUR

Первым и наиболее значимым обобщением, посвященным паразитам рыб внутренних водоемов острова Сахалин, является работа С.Г. Соколова с соавторами (2014). Авторы отмечали 55 видов и неопределенных до вида форм паразитов, 39 из которых были отмечены для острова впервые. Новые хозяева были отмечены для 25 видов и форм паразитов. Паразитологический материал был собран от 21 вида рыб, 7 из которых были впервые подвергнуты паразитологическому осмотру на Сахалине. На 2015 год у жилых и проходных рыб Сахалина было обнаружено 143 вида и неопределенных до вида форм паразитов (Соколов, Фролова, 2015). Однако, как отмечали данные авторы, эта цифра далека от окончательной, что сохраняет актуальность ихтиопаразитологических исследований. При этом паразитофауна морских видов рыб у берегов о. Сахалин остается слабоизученной. Исследования в районе устья р. Долинка

являются начальным этапом систематического изучения гельминтофауны прибрежных непромысловых рыб о. Сахалин.

Целью работы является документация фаунистического списка гельминтов, обнаруженных у морских и проходных рыб побережья юго-восточного Сахалина в районе устья р. Долинка в 2019 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Паразитологические исследования рыб юго-восточного Сахалина проводились с мая по июль 2019 г. в прибереговой зоне в районе устья р. Долинка. Обловы рыб проводили на 9 станциях (рис. 1, 2; табл. 1) с использованием моторной лодки «Фаворит 420», закидного невода (длиной 50 м, высотой стенки 3 м, ячеей в крыле 20 x 20 мм, в кутце 10 x 10 мм) и безмотенного закидного невода (длиной 12 м, высотой стенки 5 м, ячеей 5 x 5 мм). Для установления систематического положения рыб использовали определители и атласы (Линдберг, Красюкова, 1975; Линдберг, Красюкова, 1987; Линдберг, 1993; Тупоногов, Кодолов, 2014; Амаока et al., 1995). Всего вскрыто 264 экз. 20 видов рыб (табл. 2). Выполнены биологические анализы 10 видов рыб (табл. 3). Использовались стандартные методы сбора и обработки паразитологического материала (Быховская-Павловская, 1985).

В качестве характеристик зараженности использованы: экстенсивность инвазии – количество зараженных рыб (%), индекс обилия – среднее количество паразитов в рыбе и амплитуда интенсивности (минимальное и максимальное количество паразитов в одной рыбе). В случае нерепрезентативных выборок вскрытых рыб (менее 15 экз.) количество паразитов приводится в скобках (экз.).



Рисунок 1. Район сбора паразитологического материала (отмечено устье р. Долинка, топологическая основа выполнена Д.С. Заварзиным).

Figure 1. The collection area of parasitological material (the mouth of the Dolinka river is marked. The topological basis of the map was made by D.S. Zavarzin).



Рисунок 2. Схема расположения ихтиологических станций на карте.

Figure 2. The layout of ichthyological stations on the map.

Таблица 1. Координаты расположения ихтиологических станций

Table 1. Coordinates of the location of ichthyological stations

№ станции	Описание	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.
1	Устье оз. Изменчивое	46°52'51.72"	143°7'55.654"
2	п. Лесное (устье р. Очепуха)	46°54'57.910"	143°5'33.000"
3	3 км севернее устья р. Очепуха	46°56'41.212"	143°5'50.568"
4	Мыс южнее р. Долинка	46°58'6.900"	143°5'13.320"
5	Устье р. Долинка	46°58'45.720"	143°4'33.240"
6	Северная часть бухты р. Долинка	46°59' 1.740"	143°4'19.800"
7	2 км севернее р. Долинка	47°0' 9.600"	143°3'52.380"
8	2.8 км севернее р. Долинка	47°0'24.628"	143°3'37.256"
9	Устье р. Вознесенка	47°1'37.042"	143°3'12.442"

Примечание. Номера станций соответствуют номерам станций на рис. 2.

Видовые названия рыб указаны в соответствии с таксономическими ревизиями по электронной базе данных Eschmeyer's catalog of fishes <https://www.calacademy.org/scientists/projects/catalog-of-fishes> (дата обращения 10.06.2023). Названия гельминтов приведены в соответствии с представлениями WORMS <https://www.marinespecies.org>.

Таблица 2. Количество обследованных рыб

Table 2. Quantity of fish examined

№ ст.	Вид рыбы	Вскрыто, экз.
1	<i>Clupea pallasii</i> Valenciennes, 1847 – тихоокеанская сельдь	5
2	<i>Pseudaspilus hakonensis</i> (Gunther, 1877) – крупночешуйная красноперка	15
3	<i>Hypomesus japonicus</i> (Brevoort, 1856) – морская малоротая корюшка	5
4	<i>Osmerus dentex</i> Steindachner et Kner, 1870 – азиатская зубастая корюшка	5
5	<i>Salangichthys microdon</i> (Bleeker, 1860) – рыба-лапша ¹	1
6	<i>Oncorhynchus masou</i> (Brevoort, 1856) – сима	1
7	<i>Salvelinus leucomaenis</i> (Pallas, 1814) – кунджа	9
8	<i>Eleginus gracilis</i> (Tilesius, 1810) – дальневосточная навага	5
9	<i>Sebastes taczanowskii</i> Steindachner, 1880 – восточный окунь	10
10	<i>Hexagrammos octogrammus</i> (Pallas, 1814) – бурый терпуг	142
11	<i>Hexagrammos stelleri</i> Tilesius, 1810 – пятнистый терпуг	5
12	<i>Myoxocephalus stelleri</i> Tilesius, 1811 – мраморный керчак	5
13	<i>Blepsias cirrhosus</i> (Pallas, 1814) – трехлопастной бычок	3
14	<i>Brachyopsis segaliensis</i> (Tilesius, 1809) – сахалинская лисичка	6
15	<i>Zoarces elongatus</i> Kner, 1868 – восточная бельдюга	5
16	<i>Pholidapus dybowskii</i> (Steindachner, 1880) – безногий опистоцентр	23
17	<i>Opisthocentrus ocellatus</i> (Tilesius, 1811) – глазчатый опистоцентр	5
18	<i>Pholis picta</i> (Kner, 1868) – расписной маслюк	4
19	<i>Platichthys stellatus</i> (Pallas, 1787) – звездчатая камбала	5
20	<i>Pseudopleuronectes obscurus</i> (Herzenstein, 1890) – темная камбала	5

Примечание. ¹ гельминты не обнаружены.

Таблица 3. Биологические характеристики некоторых видов рыб**Table 3.** Biological characteristics of some fish species

Вид	Промысловая длина (AD)		Масса	
	мин–макс	средняя	мин–макс	средняя
<i>C. pallasii</i>	22.0–27.4	24.3 ± 0.9	118.5–265.0	171.7 ± 26.7
<i>P. hakonensis</i>	22.5–34.3	27.2 ± 0.9	170.0–636.5	320.9 ± 38.7
<i>H. japonicus</i>	16.9–18.3	17.3 ± 0.25	59.0–75.5	64.5 ± 3.0
<i>O. dentex</i>	14.8–22.3	19.7 ± 1.4	23.5–107.5	73.0 ± 15.4
<i>S. leucomaenis</i>	23.3–35.7	29.1 ± 1.4	147.5–460.5	306.1 ± 36.8
<i>E. gracilis</i>	12.3–28.7	19.6 ± 2.6	13.5–195.5	76.2 ± 31.1
<i>S. taczanowskii</i>	7.6–15.9	9.1 ± 0.7	–	–
<i>H. octogrammus</i>	5.3–23.6	14.8 ± 0.3	2.0–245.0	67.7 ± 3.5
<i>Z. elongatus</i>	–	–	42.5–72.5	56.25 ± 6.2
<i>P. dybowskii</i>	11.5–31.6	21.4 ± 1.2	9.3–355	116.7 ± 21.9
<i>P. obscurus</i>	18.0–27.5	21.9 ± 2.1	142–534	300.6 ± 77.9

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже в систематическом порядке приведен перечень видов паразитов, зарегистрированных у исследованных рыб в результате работ в 2019 г.

Класс Monogenea

Dactylogyrus sp. Diesing, 1850

Локализация: жабры.

Хозяева и показатели зараженности: *Pseudaspius hakonensis* (2 экз.).

Замечания: сохранность материала не позволяет идентифицировать вид.

Gyrodactylus sp. Nordmann, 1832

Локализация: плавники.

Хозяева и показатели зараженности: *Zoarces elongatus* (1 экз.).

Замечания: поврежден.

Paradiplozoon sp. Akhmerov, 1974

Локализация: жабры.

Хозяева и показатели зараженности: *Pseudaspius hakonensis* (20%, 1.1 ± 0.7; 3–9 экз.).

Замечания: о находке *Paradiplozoon* sp. запланировано отдельное сообщение.

Класс Cestoda

Cyathocephalus truncatus (Pallas, 1781) Kessler, 1868

Локализация: пилорические отростки.

Хозяева и показатели зараженности: *Salvelinus leucomaenis* (1 экз.).

Замечания: ранее (Соколов и др., 2012) на Сахалине паразит отмечен у кунджи *Salvelinus leucomaenis* в р. Лютога, южной мальмы *Salvelinus curilus* (Pallas, 1814) в р. Белая, сахалинского подкаменщика *Cottus amblystomopsis* Schmidt, 1904 в р. Лютога и сибирского гольца *Barbatula toni* (Dybowski, 1869) в р. Очепуха.

Bothriocephalus scorpii (Müller, 1776) Cooper, 1917

Локализация: кишечник.

Хозяева и показатели зараженности: *Hexagrammos octogrammus* (2 экз.), *Myoxocephalus stelleri* (100%, 12.6 ± 3.1 ; 5–22 экз.).

Замечания: ранее (Соколов и др., 2012) на Сахалине паразит отмечен у сахалинского подкаменщика *Cottus amblystomopsis* (р. Лютога). Вид *Bothriocephalus scorpii* для *Hexagrammos octogrammus* и *Myoxocephalus stelleri* на Сахалине отмечен впервые.

Eubothrium salvelini (Schrank, 1790) Nybelin, 1922

Локализация: кишечник

Хозяева и показатели зараженности: *Salvelinus leucomaenis* (20%, 0.3 ± 0.2 ; 1–2 экз.), *Oncorhynchus masou* (2 экз.).

Замечания: по данным Г.П. Вяловой (2003) и Е.В. Фролова (2008), а также по неопубликованным данным Е.В. Фролова, на Сахалине паразит обнаружен у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) пролива Невельского, заливов Анива и Терпения, а также кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) пролива Невельского, заливов Мордвинова, Терпения. Вид *Eubothrium salvelini* на Сахалине для *Salvelinus leucomaenis* и *Oncorhynchus masou* отмечен впервые.

Dibothriocephalus sp. pl. Lühe, 1899

Локализация: на полостных органах.

Хозяева и показатели зараженности: *Osmerus dentex* (4 экз.).

Замечания: ранее (Вялова и др., 2004) *Dibothriocephalus* sp. pl. под названием *Diphillobothrium ditremum* pl. отмечен у наваги *Eleginus gracilis* и корюшек *Osmerus dentex*, *Hypomesus japonicus*.

Pyramicocephalus phocarum pl. (Fabricius, 1780) Monticelli, 1890

Локализация: пилорические отростки.

Хозяева и показатели зараженности: *Eleginus gracilis* (1 экз.).

Замечания: паразит широко распространен у минтая *Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814 и наваги *Eleginus gracilis* Сахалина (Вялова и др., 2004).

Pelichnibothrium sp. pl. (Monticelli, 1989)

Локализация: кишечник, пилорические отростки.

Хозяева и показатели зараженности: *Oncorhynchus masou* (108 экз.).

Замечания: паразит является массовым у горбуши и кеты Сахалина и отмечен во всех районах исследования с высокими характеристиками инвазии. Экстенсивность инвазии 88–99%, индекс обилия от 29 ± 2.3 до 120 ± 36.1 при амплитуде интенсивности 1–779 экз. (неопубликованные данные). Единично отмечен у зубастой корюшки *Osmerus dentex* в заливе Мордвинова (Вялова, Фролов, 2005) и крупночешуйной красноперки *Pseudaspius hakonensis* в р. Лютога (Колубака, 2014).

Nybelinia surmenicola pl. Okada in Dollfus, 1929

Хозяева и показатели зараженности: *Hexagrammos octogrammus* (1.4%, 2 ± 1 ; 1–3 экз.).

Локализация: в стенках желудка.

Замечания: по литературным данным (Вялова, Виноградов, 2003; Вялова, Фролов, 2005), *Nybelinia surmenicola* pl. отмечена у дальневосточной наваги *Eleginus gracilis* (Татарский пролив, единично в заливе Терпения) и корюшек: зубастой *Osmerus dentex* (пролив Невельского, заливы Анива, Мордвинова, Терпения) и морской малоротой *Hypomesus japonicus*¹ (пролив Невельского, залив Мордвинова). По неопубликованным данным, на Сахалине паразит зарегистрирован у 11 видов рыб: терпуг пятнистый *Hexagrammos stelleri* (оз. Изменчивое); звездчатая камбала *Platichthys stellatus*, сельдь *Clupea pallasii* (оз Тунайча); горбуша *Oncorhynchus gorbusha* (пролив Невельского, заливы Анива, Мордвинова, Терпения); кета *Oncorhynchus keta* (пролив Невельского, заливы Мордвинова, Терпения); палтусовидная камбала *Hippoglossoides elassodon* Jordan & Gilbert, 1880. желтоперая камбала *Limanda aspera* (Pallas, 1814), длиннорылая камбала *Myxopsetta punctatissima* (Steindachner, 1879) (Татарский пролив).

Класс Trematoda

Proisorhynchus crucibulum (Rud., 1819)

Локализация: кишечник.

Хозяева и показатели зараженности: *Pholidapus dybowskii* (29.6%, 0.8 ± 0.4 ; 1–2 экз.).

Замечания: мариты *Proisorhynchus crucibulum* впервые регистрируются в водах Сахалина.

Pronoprugna petrowi (Layman, 1930) Bray & Gibson, 1980

Локализация: желудок, кишечник.

Хозяева и показатели зараженности: *Hypomesus japonicus* (8 экз.).

Замечания: трематоды *Pronoprugna petrowi* на Сахалине отмечены у морской малоротой корюшки *Hypomesus japonicus* залива Мордвинова (Вялова, Фролов, 2005); камбал

¹ В названии работы указана *Hypomesus nipponensis* McAllister, 1963, фактически обследована была *Hypomesus japonicus*.

Hippoglossoides elassodon и *Acanthopsetta nadeshnyi* Schmidt, 1904 в Татарском проливе (Фролов, 2007).

Steringophorus furciger (Olsson, 1868) Odhner, 1905

Локализация: кишечник.

Хозяева и показатели зараженности: *Blepsias cirrhosus* (2 экз.).

Замечания: *Steringophorus furciger* впервые зарегистрирован у трехлопастного бычка *Blepsias cirrhosus* Сахалина. Ранее (Фролов, 2007) на Сахалине *Steringophorus furciger* отмечен у колючей камбалы Надежного *Acanthopsetta nadeshnyi* (Татарский пролив).

Fellodistomidae gen. sp. Nicoll, 1909

Локализация: кишечник 1 экз.

Хозяева и показатели зараженности: *Platichthys stellatus*.

Замечания: экземпляр марины поврежден.

Liliatrema skrjabini mtc. (Gubanov, 1953)

Хозяева и показатели зараженности: *Hexagrammos octogrammus* (14.6%, 10.8 ± 5.2 ; 1–445 экз.), *Pholidapus dybowskii* (88.9%, 101.5 ± 25.4 ; 2–500 экз.), *Blepsias cirrhosis* (1 экз.), *Opisthocentrus ocellatus* (2 экз.).

Локализация: под кожей, плавники, мышечная ткань.

Замечания: *Liliatrema skrjabini* mtc. впервые отмечена у *Blepsias cirrhosis* и *Opisthocentrus ocellatus* Сахалина. Систематическое положение вида пересмотрено С.Г. Соколовым с соавторами (Sokolov et al., 2020), выполнено переписание вида.

Liliatrema sobolevi mtc. (Gubanov, 1953)

Хозяева и показатели зараженности: *Hexagrammos octogrammus* (3.7%, 2.7 ± 1.3 ; 1–112 экз.), *Pholidapus dybowskii* (18.7%, 20.3 ± 5.3 ; 5–119 экз.).

Локализация: под кожей, плавники, мышечная ткань.

Замечания: трематоды *Liliatrema sobolevi* mtc. ранее (Фролов, 2010) отмечены у бурого терпуга *Hexagrammos octogrammus* и пятнистого терпуга *Hexagrammos stelleri* (оз. Изменчивое). Систематическое положение вида пересмотрено С.Г. Соколовым с соавторами (Sokolov et al., 2020), выполнено переписание вида.

Podocotyle cf. reflexa (Creplin, 1825) Odhner, 1905

Хозяева и показатели зараженности: *Brachyopsis segaliensis* (1 экз.), *Pholis picta* (4 экз.).

Локализация: кишечник.

Замечания: трематоды *Podocotyle cf. reflexa* на Сахалине отмечены у наваги *Eleginus gracilis* во всех районах исследования (Вялова, Виноградов, 2003; Фролов, 2005, 2008). Для сахалинской лисички *Brachyopsis segaliensis* и расписного маслюка *Pholis picta* трематоды отмечены впервые.

Podocotyle cf. atomon (Rudolphi, 1802) Odhner, 1905

Хозяева и показатели зараженности: *Eleginus gracilis* (1 экз.).

Локализация: кишечник.

Замечания: трематоды *Podocotyle cf. atomon* на Сахалине отмечены впервые (по находке планируется отдельная публикация).

Zoogonoides viviparus (Olsson, 1868) Odhner, 1902

Хозяева и показатели зараженности: *Pseudaspius hakonensis* (3 экз.).

Локализация: кишечник.

Замечания: ранее на Сахалине *Zoogonoides viviparus* отмечены у длиннорылой камбалы *Myzopsetta punctatissima* в Татарском проливе (Фролов, 2007). У малоротой и зубастой корюшек (Вялова, Фролов, 2005) и крупночешуйной красноперки *Pseudaspius hakonensis* залива Анива (Фролов, 2007, 2008) и р. Лютога (Колубака, 2014).

Derogenes varicus (Müller, 1784) Looss, 1901

Хозяева и показатели зараженности: *Osmerus dentex* (3 экз.).

Локализация: желудок, кишечник.

Замечания: *Derogenes varicus* зарегистрирован у наваги *Eleginus gracilis* залива Терпения (Вялова, Виноградов, 2003) и зубастой корюшки *Osmerus dentex* залива Мордвинова (Вялова, Фролов, 2005), у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* залива Анива (Фролов, 2008)

Brachyphallus crenatus (Rudolphi, 1802) Odhner, 1905

Хозяева и показатели зараженности: *Clupea pallasii* (1 экз.), *Salvelinus leucomaenis* (50%, 6.3 ± 2.5 ; 2–19 экз.); *Osmerus dentex* (2 экз.), *Hypomesus japonicus* (32 экз.).

Локализация: желудок.

Замечания: По литературным данным (Мамаев и др., 1959; Вялова, Виноградов, 2003; Вялова, Фролов, 2005; Фролов, Фролова, 2009), паразит отмечен у 7 видов рыб Сахалина: сельдь *Clupea pallasii* (пролив Невельского, заливы Мордвинова, Терпения); горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (пролив Невельского, заливы Анива, Мордвинова, Терпения); кета *Oncorhynchus keta* (пролив Невельского, заливы Мордвинова, Терпения); малоротая корюшка *Hypomesus nipponensis* (залив Анива); малоротая корюшка *Hypomesus japonicus* (залив Мордвинова); зубастая корюшка *Osmerus dentex* (залив Мордвинова); навага *Eleginus gracilis* (пролив Невельского, заливы Анива, Мордвинова, Терпения).

Lecithaster gibbosus (Rud, 1802) Luhe, 1901

Хозяева и показатели зараженности: *Hypomesus japonicus* (34 экз.).

Локализация: кишечник.

Замечания: трематоды *Lecithaster gibbosus*, по литературным данным (Мамаев и др., 1959; Фролов, 2008), отмечены у 4 видов рыб Сахалина: горбуша *Oncorhynchus*

gorbuscha (пролив Невельского, заливы Анива, Мордвинова, Терпения), кета *Oncorhynchus keta* (пролив Невельского, залив Мордвинова), зубастая корюшка *Osmerus dentex* (залив Мордвинова), навага *Eleginus gracilis* (залив Терпения). По неопубликованным данным, отмечены у 2 видов: обыкновенная малоротая корюшка *Hypomesus olidus* (Pallas, 1814) (оз. Тунайча), мойва *Mallotus catervarius* (Pennant, 1784) (залив Анива).

Класс Palaeacanthocephala

Echinorhynchus gadi Zoega in Muller, 1776

Хозяева и показатели зараженности: *Hexagrammos octogrammus* (5 экз.), *Salvelinus leucomaenis* (1 экз.), *Platichthys stellatus* (4 экз.).

Локализация: кишечник.

Замечания: по литературным данным, *Echinorhynchus gadi* отмечен у наваги – заливы Мордвинова, Терпения, Ныйский, Пильгун, Татарский пролив (Вялова, Виноградов, 2003) и корюшек *Osmerus dentex*, *Hypomesus japonicus* (Вялова, Фролов, 2005). По неопубликованным данным, отмечен у 2 видов рыб Сахалина: дальневосточная широколобка *Megalocottus taeniopterus* (Кнер, 1868) (озера Невское, Айнское, Тунайча, Изменчивое), чешуйчатый карепрокт *Careproctus rastrinus* Gilbert & Burke, 1912 (юго-восточное побережье о. Сахалин). Для *Hexagrammos octogrammus*, *Salvelinus leucomaenis*, *Platichthys stellatus* Сахалина *Echinorhynchus gadi* отмечен впервые.

Echinorhynchus cotti Yamagutti, 1939

Хозяева и показатели зараженности: *Hexagrammos octogrammus* (1 экз.).

Локализация: кишечник.

Замечания: вид *Echinorhynchus cotti* впервые обнаружен на Сахалине.

Pseudorhadinorhynchus leuciscus (Krotov & Petrochenko, 1956) Golvan, 1969

Хозяева и показатели зараженности: крупночешуйная красноперка *Pseudaspius hakonensis* (62.5%, 2 ± 0.8 ; 1–6 экз.).

Локализация: кишечник.

Замечания: скребни *Pseudorhadinorhynchus leuciscus*, по литературным данным, неоднократно регистрировались у красноперки *Pseudaspius hakonensis* залива Анива (Фролов, 2001, 2007; Колубака, 2014).

Corynosoma strumosum juv. (Rudolphi, 1802) Luhe, 1904

Хозяева и показатели зараженности: *Osmerus dentex* (38%, 0.9 ± 0.2 ; 1–6 экз.), *Pholidapus dybowskii* (6.5%, 0.2 ± 0.1 ; 3 экз.), *Sebastes taczanowskii* (1 экз.), *Hexagrammos octogrammus* (2 экз.).

Локализация: кишечник.

Замечания: скребни *Corynosoma strumosum* juv., по литературным данным, регистрировались у наваги *Eleginus gracilis* (заливы Мордвинова, Терпения, Ныйский, Пильгун,

Татарский пролив (Вялова, Виноградов, 2003)) и корюшек *Osmerus dentex*, *Hypomesus japonicus* (Вялова, Фролов, 2005), горбуш и кеты (Мамаев др., 1959). *Corynosoma strumosum* juv. у *Pholidapus dybowskii*, *Sebastes taczanowskii*, *Hexagrammos octogrammus* впервые регистрируются в присахалинских водах.

Corynosoma semerme juv. (Forsell, 1904) Luhe, 1905

Хозяева и показатели зараженности: *Zoarces elongates* (1 экз.), *Hypomesus japonicus* (18 экз.), *Pholidapus dybowskii* (1 экз.).

Локализация: кишечник.

Замечания: скребни *Corynosoma semerme* juv., по литературным данным, регистрировались у корюшек *Osmerus dentex*, *Hypomesus japonicus* (Вялова, Фролов, 2005). *Corynosoma semerme* juv. у бельдюги *Zoarces elongates* и опистоцентра *Pholidapus dybowskii* впервые отмечены в прибрежных водах Сахалина.

Класс Nematoda (Rudolphi, 1808)

Anisakis sp. l. (Rudolphi, 1809) Baylis, 1920

Хозяева и показатели зараженности: *Clupea pallasii* (1 экз.), *Salvelinus leucomaenis* (33.3%, 4.9 ± 4.5 ; 1–41 экз.), *Hexagrammos octogrammus* (4.9%, 0.05 ± 0.02 ; 1 экз.), *Hexagrammos stelleri* (1 экз.), *Pholidapus dybowskii* (7.4%, 0.07 ± 0.05 ; 1 экз.).

Локализация: желудок, кишечник, пилорические отростки, полостные органы, мускулатура.

Замечания: вид отмечен у большинства прибрежных рыб о. Сахалин.

Contracaecum osculatum l. (Rudolphi, 1802) Baylis, 1920

Хозяева и показатели зараженности: *Hexagrammos octogrammus* (2 экз.).

Локализация: кишечник.

Замечания: нематоды *Contracaecum osculatum* l., по литературным данным, регистрировались у наваги *Eleginus gracilis*: заливы Ныйский, Пильтун (Вялова, Виноградов, 2003) и корюшки *Hypomesus japonicus* (Вялова, Фролов, 2005), горбуши и кеты (Мамаев и др., 1959).

Pseudoterranova decipiens l. (Krabbe, 1878) Gibson, 1983

Хозяева и показатели зараженности: *Osmerus dentex* (2 экз.), *Hexagrammos stelleri* (1 экз.).

Локализация: мышцы.

Замечания: широко распространённый вид у корюшек, для терпуга *Hexagrammos stelleri* на Сахалине отмечен впервые.

Hysterothylacium aduncum (Rud., 1802) Deardorff et Overstreet, 1981

Хозяева и показатели зараженности: *Oncorhynchus masou* (3 экз.), *Salvelinus leucomaenis* (3 экз.).

Локализация: кишечник.

Замечания: ранее вид отмечен у кунджи *Salvelinus leucomaenis* во всех районах исследования. Максимальные характеристики регистрировались в 1999 г. в заливе Чайво и реке Эвай (100%, 30.1 ± 6.1 ; 3–88 экз.) (неопубликованные данные). В 2005 г. единично отмечен у зубастой корюшки *Osmerus dentex* залива Мордвинова (Вялова, Фролов, 2005).

Ascarophis pacifica (Zhukov in Spassky et Rakova, 1958)

Хозяева и показатели зараженности: *Hexagrammos octogrammus* (1 экз.), *Salvelinus leucomaenis* (20%, 0.7 ± 0.6 ; 1–6 экз.).

Локализация: желудок.

Замечания: *Ascarophis pacifica* широко распространен у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Сахалина во всех районах исследований. (Вялова, 2003), отмечен у наваги *Eleginus gracilis* заливов Пильтун и Ныйский (Вялова, Виноградов, 2003).

Rhabdochona zacconis Yamaguti, 1935

Хозяева и показатели зараженности: *Pseudaspius hakonensis* (50%, 1.3 ± 0.6 ; 1–4 экз.)

Локализация: кишечник.

Замечания: *Rhabdochona zacconis* регистрировалась ранее у крупночешуйной красноперки *Pseudaspius hakonensis* Сахалина реки Лютога (Жолубака, 2014). С.Г. Соколовым с соавторами (2014) вид отмечен у красноперок сахалинской *Pseudaspius sachalinensis* (Nikolskii, 1889) (р. Лютога), крупночешуйной *Pseudaspius hakonensis* (оз. Большая Тунайча), мелкочешуйной *Pseudaspius brandtii* (Dybowski, 1872) (оз. Птичьё); авторами выполнено переописание вида.

Clavinema mariae (Layman, 1930) Margolis et Movarec, 1987

Хозяева и показатели зараженности: *Pseudopleuronectes obscurus* (4 экз.).

Локализация: плавники.

Замечания: ранее на Сахалине *Clavinema mariae* отмечена у камбалы Шренка *Pseudopleuronectes schrenki* (Schmidt, 1904) и наваги *Eleginus gracilis* (Соколов и др., 2010); авторами дополнено описание вида. На Сахалине *Clavinema mariae* впервые отмечена у *Pseudopleuronectes obscurus*.

ВЫВОДЫ

Полученные в результате паразитологических исследований прибрежных рыб юго-восточного Сахалина (район устья р. Долинка) материалы позволяют сделать ряд основных выводов:

1. Зарегистрировано 33 вида и неопределенных до вида форм паразитов: *Dactylogyrus* sp., *Gyrodactylus* sp., *Paradiplozoon* sp., *Cyathocephalus truncates*,

Bothriocephalus scorpii, *Eubothrium salvelini*, *Dibothriocephalus* sp. pl., *Pyramicocephalus phocarum* pl., *Pelichnibothrium speciosum* pl., *Nybelinia surmenicola* pl., *Proisorhynchus crucibulum*, *Pronoprymna petrowi*, *Steringophorus furciger*, *Fellodistomidae* gen. sp., *Liliatrema skrjabini* mtc., *Liliatrema sobolevi* mtc., *Podocotyle* cf. *reflexa*, *Podocotyle* cf. *atomon*, *Zoogonoides viviparus*, *Derogenes varicus*, *Brachyphallus crenatus*, *Lecithaster gibbosus*, *Echinorhynchus gadi*, *Echinorhynchus cotti*, *Corynosoma strumosum* juv., *Corynosoma semerme* juv., *Anisakis simplex* l., *Contraecaecum osculatum* l., *Pseudoterranova decipiens* l., *Hysterothylacium aduncum*, *Ascarophis pacifica*, *Rhabdochona zacconis*, *Clavinema mariae*.

2. Для 11 видов гельминтов (*Bothriocephalus scorpii*, *Eubothrium salvelini*, *Proisorhynchus crucibulum*, *Steringophorus furciger*, *Liliatrema skrjabini* mtc., *Podocotyle* cf. *reflexa*, *Echinorhynchus gadi*, *Echinorhynchus cotti*, *Corynosoma strumosum* juv., *Corynosoma semerme* juv., *Clavinema mariae*) юго-восточного Сахалина отмечены новые хозяева.

3. Гельминты *Proisorhynchus crucibulum*, *Echinorhynchus cotti* впервые зарегистрированы у прибрежных рыб Сахалина.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность С.Г. Соколову (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, РАН, Москва, РФ) и З.И. Мотора (Научно-образовательный комплекс «Приморский океанариум» филиал «Национального научного центра морской биологии имени А.В. Жирмунского» ДВО РАН, Владивосток, РФ) за помощь в определении некоторых видов гельминтов, а также Т.А. Поляковой (Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, РФ) за консультацию при определении цестод.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках государственного задания Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» №076-00005-19-00. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных. Вылов рыб осуществлен на основании разрешений, выданных Федеральным агентством по рыболовству №№ 652019031088, 652019030952.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. М., Наука, 121 с. [Bykhovskaya-Pavlovskaya I.E. 1985. Parasites of fish. Study guide. M., Nauka, 121 pp. (in Russian)].
- Вялова Г.П. 2003. Паразитозы кеты (*O. keta*) и горбуши (*O. gorbuscha*) Сахалина. Ю-Сахалинск, СахНИРО, 192 с. [Vyalova G.P. 2003. Parasitoses of chum salmon (*O. keta*) and pink salmon (*O. gorbuscha*) Sakhalin. Yu-Sakhalinsk, SakhNIRO, 192 pp. (in Russian)].
- Вялова Г.П., Виноградов С.А. 2003. Фауна паразитов и динамика их численности у наваги *Eleginus gracilis* Tilesius (Gadidae) в промысловых районах Сахалина. Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях. Труды СахНИРО 5: 243–250. [Vyalova G.P., Vinogradov S.A. 2003. Fauna of parasites and dynamics of their abundance in the navaga *Eleginus gracilis* Tilesius (Gadidae) in the fishing areas of Sakhalin. Biology, stock status and habitat conditions of hydrobionts in the Sakhalin-Kuril region and adjacent water areas. Proceedings of SakhNIRO 5: 243–250. (in Russian)].
- Вялова Г.П., Фролов Е.В. 2005. Паразиты и динамика их численности у корюшек *Osmerus mordax dentex* и *Hypomesus nipponensis* Сахалина. Известия ТИНРО 142: 270–281. [Vyalova G.P., Frolov E.V. 2005. Parasites and dynamics of their abundance in smelt *Osmerus mordax dentex* and *Hypomesus nipponensis* of Sakhalin. News of TINRO 142: 270–281. (in Russian)].
- Колубака Т.Н. 2014. Годовая динамика паразитофауны дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (семейство Cyprinidae) в речных системах юга о. Сахалин. Студенческий научный форум 2014, материалы VI Междунар. студ. электрон. науч. конф. 15 февраля – 31 марта 2014. [Kolubaka T.N. 2014. Annual dynamics of the parasitofauna of the Far Eastern rudd of the genus *Tribolodon* (family Cyprinidae) in the river systems of the south of Sakhalin Island. Student Scientific Forum 2014, materials of the VI International Student. electron. scientific conference February 15 – March 31, 2014. (in Russian)]. Режим доступа: <http://www.scienceforum.ru/2014/769>. (17.06.2023).
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. М., Л., Наука, ч. 4, 463 с. [Lindberg G.U., Krasuykova Z.V. 1975. Fishes of the Sea of Japan and adjacent parts of the Okhotsk and Yellow Seas. M., L., Nauka, part 4, 463 pp. (in Russian)].
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. М., Л., Наука, ч. 5, 526 с. [Lindberg G.U., Krasuykova Z.V. 1987. Fishes of the Sea of Japan and adjacent parts of the Okhotsk and Yellow Seas. M., L., Nauka, part 5, 526 pp. (in Russian)].
- Линдберг Г.У. 1993. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. ч. 6. М., Л., Наука, 272 с. [Lindberg G.W. 1993. Pisces the Sea of Japan and adjacent parts of the Okhotsk and Yellow Seas. Part 6. M., L., Nauka, 272 p. (in Russian)].
- Мамаев Ю.Л., Парухин А.М., Баева О.М., Ошмарин П.Г. 1959. Гельминтофауна дальневосточных лососевых в связи с вопросом о локальных стадах и путях миграций этих рыб. Владивосток, Примор. кн. изд-во, 74 с. [Mamaev Y.L., Parukhin A.M., Baeva O.M., Oshmarin P.G. 1959. Helminthofauna of Far Eastern salmon in connection with the issue of local herds and migration routes of these fish. Vladivostok, Primor. kn. ed., 74 pp. (in Russian)].

- Соколов С.Г., Шедько М.Б., Протасова Е.Н., Фролов Е.В. 2012. Паразиты рыб внутренних водоемов острова Сахалин Растительный и животный мир островов северо-западной части Тихого океана. Владивосток, Дальнаука, С. 179–216. [Sokolov S.G., Shedko M.B., Protasova E.N., Frolov E.V. 2012. Parasites of fish in the inland waters of Sakhalin Island Flora and fauna of the islands of the northwestern Pacific Ocean. Vladivostok, Dalnauka, pp. 179-216. (in Russian)].
- Соколов С.Г., Аtrashkevich Г.И., Протасова Е.Н., Фролова С.Е., Шедько М.Б. 2014. Новые данные о паразитах рыб внутренних водоемов о. Сахалин. Вестник СВНЦ ДВО РАН 4: 85–94. [Sokolov S.G., Atrashkevich G.I., Protasova E.N., Frolova S.E., Shedko M.B. 2014. New data on fish parasites of inland reservoirs of Sakhalin Island. Bulletin of the SVNTS FEB RAS 4: 85–94. (in Russian)].
- Соколов С.Г., Фролова С.Е. 2015. Материалы по паразитофауне рыб Сахалина. Вестник СВНЦ ДВО РАН 2: 90–97. [Sokolov S.G., Frolova S.E. 2015. Materials on the parasitofauna of Sakhalin fish. Bulletin of the SVNTS FEB RAS 2: 90–97. (in Russian)].
- Соколов С.Г., Фролова С.Е., Фролов Е.В. 2010. Первая регистрация паразитической нематоды *Clavinema mariae* (Dracunculoidea: Philometridae) у трескообразных рыб (Osteichthyes: Gadiformes). Invertebrate Zoology 7 (2): 123–132. [Sokolov S.G., Frolova S.E., Frolov E.V. 2010. The first registration of the parasitic nematode *Clavinema mariae* (Dracunculoidea: Philometridae) in cod-like fish (Osteichthyes: Gadiformes). Invertebrate Zoology 7 (2):123–132. (in Russian)].
- Тупоногов В.Н., Кодолов Л.С. 2014. Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России. Владивосток, Русский остров, 336 с. [Tuponogov V.N., Kodolov L.S. 2014. Field determinant of commercial and mass species of fish of the Far Eastern seas of Russia. Vladivostok, Russian Island, 336 pp. (in Russian)].
- Фролов Е.В. 2001. Зараженность красноперки *Tribolodon hakonensis* скребнями рода *Pseudorhadinorhynchus*. Сахалинская молодежь и наука, Тез. межвузовской научно-практической конф. студентов и молодых ученых. Ю-Сахалинск, 2001, 237–239. [Frolov E.V. 2001. Infestation of the redfin *Tribolodon hakonensis* with scrapers of the genus *Pseudorhadinorhynchus*. Sakhalin youth and science, The thesis of the interuniversity scientific and practical conference of students and young scientists. Yu-Sakhalinsk, 2001, 237–239. (in Russian)].
- Фролов Е.В. 2005. Трематофауна наваги *Eleginus gracilis* прибрежной акватории юго-восточного Сахалина. Известия ТИНРО 140: 245–253. [Frolov E.V. 2005. Trematodofauna of the navaga *Eleginus gracilis* in the coastal waters of southeastern Sakhalin. Izvestiya TINRO 140: 245–253. (in Russian)].
- Фролов Е.В. 2007. Трематоды некоторых видов камбал прибрежных вод южного Сахалина. Известия ТИНРО 149: 352–358. [Frolov E.V. 2007. Trematodes of some flounder species in the coastal waters of southern Sakhalin. Izvestiya TINRO 149: 352–358. (in Russian)].
- Фролов Е.В. 2008. Плоские черви (Plathelminthes) промысловых рыб прибрежных вод южного Сахалина: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. М., ГНУ ВНИИП им. К.И. Скрябина РАСХН, 22 с. [Frolov E.V. 2008. Flatworms (Plathelminthes) of commercial fish of the coastal waters of southern Sakhalin: Abstract. ... dis. cand. biol. nauk. M., GNU VNIIMP named after K.I. Scriabin RASKHN, 22 pp. (in Russian)].
- Фролов Е.В., Фролова С.Е. 2009. Изменчивость эйдономических признаков и особенности локализации *Brachyphallus crenatus* в рыбах прибрежных вод южного Сахалина. Известия ТИНРО 157: 182–188. [Frolov E.V., Frolova S.E. 2009. Variability of eidonomic features and localization features of *Brachyphallus crenatus* in fish of coastal waters of southern Sakhalin. Izvestiya TINRO 157: 182–188. (in Russian)].

- Фролов Е.В. 2010. Регистрация метацеркарий *Liliatrema sobolevi* Gubanov, 1953 у терпугов *Hexagrammos octogrammus* и *H. stelleri* юго-восточного Сахалина. Известия ТИНРО 162: 338–341. [Frolov E.V. 2010. Registration of metacercariae *Liliatrema sobolevi* Gubanov, 1953 in the *Hexagrammos octogrammus* and *H. stelleri* of southeastern Sakhalin. Izvestiya TINRO 162: 338–341. (in Russian)].
- Amaoka K., Nakaya K., Yabe M. 1995. The Fishes of Northern Japan. Kitanihon Kaiyo Center, Sapporo, 391 pp.
- Sokolov S.G., Frolov E.V., Novokreshchennykh S.V., Atopkin D.M. 2020. An opisthorchiid concept of the genus *Liliatrema* (Trematoda: Plagiorchiida: Opisthorchioidea): an unexpected systematic position. Zoological Journal of the Linnean Society XX: 1–19. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa093>

HELMINTHS OF THE COASTAL FISH OF THE SOUTHEASTERN SAKHALIN (THE MOUTH OF THE DOLINKA RIVER)

E. V. Frolov, S. V. Novokreshchennykh, N. K. Zavarzina, E. S. Korneev

Keywords: Sakhalin Island, Dolinka River, helminths, coastal fish

SUMMARY

The results of ichthyoparasitological studies of fish in the coastal waters of southeastern Sakhalin are presented. Standard parasitological methods of work were used. 20 species of fish were discovered. 33 species and undefined forms of helminths were found. For 11 species of helminths (*Bothriocephalus scorpii*, *Eubothrium salvelini*, *Proisorhynchus crucibulum*, *Steringophorus furciger*, *Liliatrema skrjabini* mtc., *Podocotyle* cf. *reflexa*, *Echinorhynchus gadi*, *Echinorhynchus cotti*, *Corynosoma strumosum* juv., *Corynosoma semerme* juv., *Clavinema mariae*) of southeastern Sakhalin, new hosts have been noted. Helminths *Proisorhynchus crucibulum*, *Echinorhynchus cotti* were first recorded in coastal fish of Sakhalin.

УДК 595.34

О НАХОДКЕ МНОГОЧИСЛЕННОЙ ПОПУЛЯЦИИ СВОБОДНОЖИВУЩИХ СТАДИЙ ЭРГАЗИЛИД (СОРЕРОДА, СУСЛОРОИДА) В РЕКЕ ЛЮТОГА ЮЖНОГО САХАЛИНА

© 2024 г. О. А. Чабан^а, *, В. Р. Алексеев^а

^а Зоологический институт РАН,
Университетская наб., д. 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

* e-mail: Olga.Chaban@zin.ru

Поступила в редакцию 24.07.2023 г.

После доработки 16.09.2023 г.

Принята к публикации 23.09.2023 г.

В литоральной зоне старого русла реки Лютога (Южный Сахалин), сохраняющего соединение с основным руслом, была обнаружена многочисленная популяция паразитических копепод – 103 экз./м². Наибольшей численностью, составляющей 98 экз./м², отличался *Ergasilus briani* Markewitsch, 1933, широко распространенный в Евразии, но на Южном Сахалине ранее не отмеченный и указанный лишь для одного водоема на северо-западе Сахалина (оз. Сладкое). Численность второго вида эргазилид, *Thersitina gasterostei* (Pagenstecher, 1861), была значительно ниже и составила 5 экз./м². *T. gasterostei* ранее уже отмечался на Южном Сахалине, но настоящая находка является первой для реки Лютога. Высокая численность свободноживущих стадий эргазилид предположительно была связана со сбором материала на пике размножения популяции и с гидрологическим характером места сбора (литоральный участок с замедленным течением и сильным зарастанием макрофитами).

Ключевые слова: *Ergasilus briani*, *Thersitina gasterostei*, паразитические копеподы, Сахалин, Дальний Восток

DOI: 10.31857/S0031184724010034, **EDN:** SRXSJP

Представители семейства Ergasilidae большую часть жизненного цикла проводят в свободноживущем состоянии, а к хозяину прикрепляются лишь половозрелые самки после оплодотворения (Ohtsuka et al., 2018). Тем не менее представители этой группы редко обнаруживаются в составе планктона природных водоемов и выявляются в основном при проведении паразитологических исследований ихтиофауны. Это

объясняется невысокой обычно численностью эргазилид, а также приуроченностью их к редко исследуемой части водоемов – мелководной части литорали среди растений, каменистых погруженных структур и т.п. Скорее как исключение описываются популяции, по численности сопоставимые со свободноживущими представителями литоральных ракообразных (Виноградов, Заварзин, 2013; Alekseev et al., 2021).

Ergasilus briani Markewitsch, 1933 широко распространен в Евразии (Пугачев, 2004). После его проникновения в Великобританию с карповыми видами рыб (Fryer, Andrews, 1983) цикл развития этого вида был исследован в лабораторных условиях, и все возрастные стадии тщательно описаны (Alston et al., 1993, 1996). Тем не менее многие стороны биологии вида остаются мало изученными, поскольку подавляющее количество находок произведено по исключительно половозрелым самкам, снятым с хозяев. *E. briani* паразитирует преимущественно на жабрах карповых, в Европейской части в первую очередь на плотве (*Rutilus rutilus* L.) и леще (*Abramis brama* L.), предпочитая экземпляры не больше 10 см в длину (Pegg et al., 2017). В водоемах Дальнего Востока России вид отмечался в реке Раздольная на уклее (*Culter alburnus* Basilewsky), а также в реках бассейна оз. Ханка на горбушке (*Chanodichthys oxucephalus* (Bleeker)) и корейской востробрюшке (*Hemiculter leucisculus* (Basilewsky)) (Ермоленко, Буторина, 1998; Колоколов и др., 2021). На Сахалине вид был ранее отмечен лишь в единственном водоеме северо-западной части острова (оз. Сладкое), в качестве хозяев в этом водоеме авторами указаны вьюн Никольского (*Misgurnus nikolskyi* Vasil'eva), язь амурский (*Leuciscus waleckii* (Dybowski)), пескарь Солдатова (*Gobio soldatovi* Berg), конь пестрый (*Hemibarbus maculatus* Bleeker), голец сибирский (*Barbatula toni* (Dybowski)) и ротан (*Percottus glenii*, Dybowski) (Соколов, Фролов, 2012; Соколов и др., 2012). Свободноживущие стадии этого вида в водоемах Сахалина ранее не отмечались.

Thersitina gasterostei (Pagenstecher, 1861) широко распространен в солоноватых водах Голарктики (Пугачев, 2004), где паразитирует преимущественно на трехиглой колюшке (*Gasterosteus aculeatus* L.) (Ohtsuka et al., 2004), отмечено паразитирование и на девятииглой колюшке (*Pungitius pungitius* L.) (Пугачев, 2004), и ряде других хозяев (Виноградов, 2011). Первоначально вид был описан в Европе, затем был найден в Японии и описан как *Limnoncaea diuncata* Kokubo, 1914. При недавней ревизии эти виды были синонимизированы (Ohtsuka et al., 2004). На Южном Сахалине ранее уже отмечался в оз. Тунайча (Виноградов, 2011).

В настоящей работе описываются обнаруженные находки и обсуждаются возможные причины регистрации высокой численности эргазилид в реке Южного Сахалина.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе был использован материал, собранный на о. Сахалин в реке Лютога 20 июля 2022, на двух станциях (рис. 1): 1 – основное русло реки; 2 – старица реки, которая сохранила

водную связь с основным руслом и которая характеризуется пониженной скоростью водообмена и повышенным развитием макрофитов.

На каждой станции пробы зоопланктона собирали как в литоральной части с помощью треугольного сачка площадью 437 см² путем кошения (10 кошений длиной 1 м каждый), так и в открытой части водоема с помощью планктонной сети Джели площадью 490 см² путем диагональных ловов с берега путем забрасывания и трехкратным протягиванием сетки с расстояния 6–9 м.

Фиксация материала проводилась 80% р-ром этанола. Пробы разбирали в лаборатории под бинокуляром Micromed MC-1 и определяли под микроскопом Micromed-2. В пробе учитывались все представители семейства Ergasilidae, которых измеряли, идентифицировали с определением возрастных стадий, фотографировали и зарисовывали. Рисунки выполнялись с помощью рисовального аппарата и обрабатывались в программе Adobe Illustrator CC 2017. Идентификацию эргасилид проводили с помощью определителей паразитов рыб России, Японии и Южной Кореи (Бауер, 1987; Nagasawa et al., 2007; Kim, 2014).

Для изучения состава питания эргасилид были выбраны 4 экз. массового вида с наибольшим наполнением кишечника. Кишечник был извлечен, помещен в каплю глицерина и передан специалисту по микроводорослям Зоологического института РАН к.б.н. Ю.И. Губелит для определения водорослей в содержимом кишечника.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В пробах зоопланктона, взятого в старице (станция 2, см. рис. 1), были отмечены представители двух родов семейства Ergasilidae – *Ergasilus briani* Markewitsch, 1933 (43 экз.) и *Thersitina gasterostei* (Pagenstecher, 1861) (2 экз.) (рис. 2).

E. briani. Средняя длина тела самок составила 675 ± 62 при разбросе значений от 613 до 737 мкм ($n = 2$); тело изящное, равномерно суживающееся дистально; цефалоторакс вытянутый, сильно сжатый в месте начала первого торакального сомита; abdomen стройный. Каудальные ветви с соотношением длины и ширины 2.8 : 1 (рис. 3). Первые антеннулы 6-сегментные, с одной щетинкой на первом сегменте. Вторые антенны оканчиваются одним длинным крюкообразным отростком. Базиподит первой пары плавательных ног с двумя выступами между экзо- и эндоподитами. На дистальном сегменте экзоподита четвертой пары ног четыре щетинки. Пятая пара ног несет одну щетинку.

T. gasterostei (рис. 2B, 2C). Длина тела самки 410 мкм; габитус более компактный и коренастый, чем у предыдущего вида. Каудальные ветви с соотношением длины и ширины примерно 1 : 1. Первые антеннулы 5-сегментные. Вторые антенны оканчиваются двумя крюкообразными отростками неравной длины. Пятая пара ног несет две щетинки.

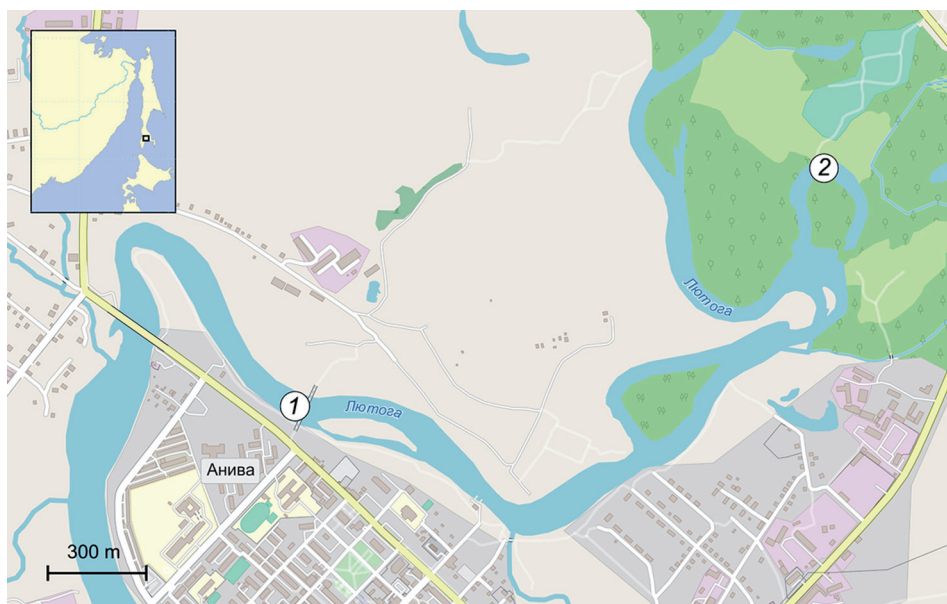


Рисунок 1. Карта-схема места сбора материала, река Лютота, Южный Сахалин.
1, 2 – места сбора проб.

Figure 1. Schematic map of the collection area, Lyutoga River, South Sakhalin.
1, 2 – the places of sampling.



Рисунок 2. Паразитические копеподы реки Лютота: A – *Ergasilus briani* Markewitsch, 1933, самка, габитус; B – *Thersitina gasterostei* (Pagenstecher, 1861), самка, габитус; C – *T. gasterostei*, самка, вторая антенна. Масштабные линейки, мкм: A, B – 100, C – 25.

Figure 2. Parasitic copepods of the Lyutoga River: A – *Ergasilus briani* Markewitsch, 1933, female, habitus; B – *Thersitina gasterostei* (Pagenstecher, 1861), female, habitus; C – *T. gasterostei*, female, second antenna. Scale bars, μm : A, B – 100, C – 25.

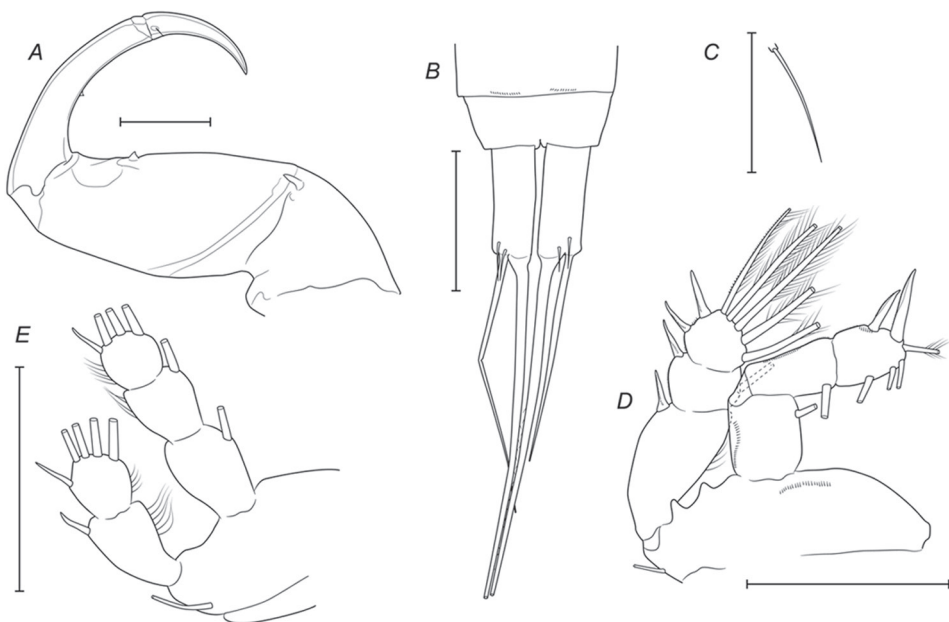


Рисунок 3. *Ergasilus briani* Markewitsch, 1933, самка: *A* – вторая антенна; *B* – каудальные ветви, вентрально; *C* – пятая пара ног; *D* – первая пара ног; *E* – четвертая пара ног. Масштабные линейки – 50 мкм.

Figure 3. *Ergasilus briani* Markewitsch, 1933, female: *A* – second antenna; *B* – caudal branches, ventrally; *C* – fifth pair of legs; *D* – first pair of legs; *E* – fourth pair of legs. Scale bars – 50 μm .

В литоральной части станции 2 численность *E. briani* составила 98 экз./м³, при этом в пробе было обнаружено лишь два экземпляра *T. gasterostei* (1 самец и 1 самка), что составило 5 экз./м³. Соотношение численности видов и их возрастных стадий в литоральной зоне станции 2 приведено на рис. 4. В популяции массового вида *E. briani* наибольшую долю составляли половозрелые особи – 39%, (самцов 34.5%, самок 4.5%). Численность других возрастных стадий этого вида убывала от С5 до С1 (рис. 4).

В это же время в свободной от растительности и более глубокой части старицы численность *E. briani* была значительно меньше, чем на литорали, и составляла 4 экз./м³. *T. gasterostei* планктонной сетью собрано не было. В пробах зоопланктона из основного русла реки (станция 1) представители эргасилид обнаружены не были.

В составе питания *E. briani*, наряду с диффузной массой, образованной, по-видимому, бактериальным матом, были отмечены представители нескольких родов низших водорослей, в частности *Closteriopsis* и *Monoraphidium*.

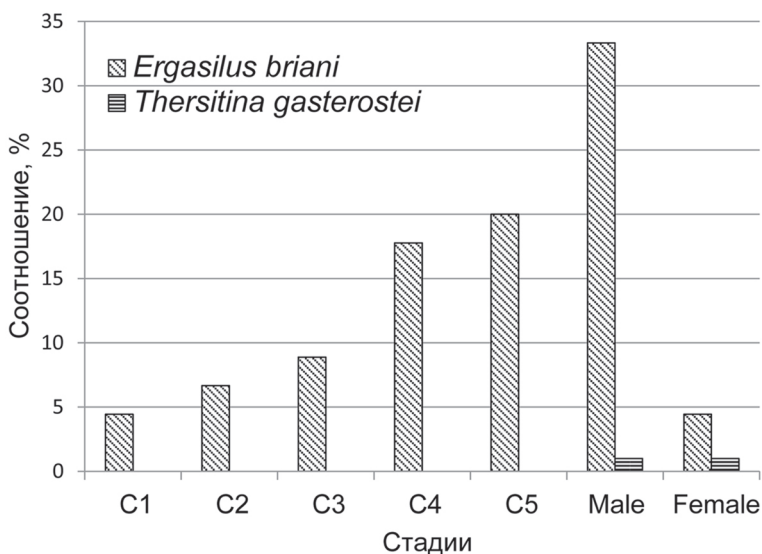


Рисунок 4. Соотношение (%) численности каждой из возрастных стадий *Ergasilus briani* и *Thersitina gasterostei* и общей численности эргасилид в литоральной зоне старицы реки Лютога.

Figure 4. The ratio of the age stages of *Ergasilus briani* and *Thersitina gasterostei* as a percentage of the total number of ergasilids in the littoral of the oxbow of the Lyutoga River.

Другими представителями отряда Cyclopoidea на станции 2 были типично литоральный вид циклопид *Eucyclops speratus* (Lilljeborg, 1901) (литоральная проба), и типичный планктонный *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) (планктонная проба).

ОБСУЖДЕНИЕ

Развитие свободноживущих стадий *E. briani* в водоеме имеет циклический характер. Перезимовавшая популяция весной образует яйца, и в начале лета первое поколение прикрепляется к хозяевам. Затем прикрепившееся к хозяевам поколение образует второе поколение, которое в конце лета также прикрепляется к хозяевам и на них перезимовывает. Продолжительность жизни *E. briani* составляет примерно один год (Tuuha et al., 1992). Таким образом, популяционная динамика данного вида, как и эргасилид в целом, характеризуется чередованием довольно высокой численности на пиках развития со спадом ее на протяжении длительного времени, что связано с переходом популяции на хозяина. Это в какой-то степени может объяснять редкость обнаружения свободноживущей стадии при эпизодических исследованиях зоопланктона. Другая возможная причина редкого обнаружения свободноживущих стадий – приуроченность этих стадий к литоральной, наиболее мелководной, части водоема,

что проявилось в наших сборах, в которых планктонная проба оказалась значительно малочисленнее литоральной.

Массовое развитие *E. briani* в данном месте могло быть обусловлено и специфическими гидрологическими характеристиками части водоема, в котором производились сборы, – слабоотшнурованной старицей, основательно заросшей растительностью. Карповые рыбы – более теплолюбивые и нуждающиеся в постоянном питании в отличие от заходящих в реку лососевых рыб, способных к длительной голодовке. Поэтому карповые, по-видимому, накапливаются в той части водоема, где эти требования выполняются в большей мере. Замедленный характер течения, значительное зарастание старицы макрофитами приводят к разогреву ее солнечными лучами, что вероятно привлекает сюда карповых рыб, а также способствует размножению теплолюбивого *E. briani* (Tuuha et al., 1992; Евдокимова и др., 2010). С другой стороны, эти же условия способствуют возможности перехода паразитических копепод на будущих хозяев. Кроме того, массовый заход крупных лососевых рыб из моря сопровождается прессом на мелких представителей ихтиофауны, в т.ч. карповых, поскольку в начале миграционного периода лососевые продолжают питаться. Таким образом, по нашему мнению, карповые рыбы в период массового хода лососевых, вероятно, собираются в неких рефьюгиях, которым и является сильно заросший старичный участок. На высокую эффективность в поиске паразитами своих хозяев в этих условиях, наряду с собственно высокой численностью популяции, указывает также половая структура взрослых особей, где численность самок составляла около 12%. Существенно, что среди неполовозрелых стадий соотношение полов было примерно одинаково. Это исключает предположение о том, что большее количество самцов определяется их более ранним созреванием. Таким образом, можно предположить, что основная часть половозрелых самок этой генерации на момент сбора проб уже успешно нашла своих хозяев. Численность свободноживущих стадий второго вида – *Thersitina gasterostei* – была значительно меньше, что препятствует анализу возрастной структуры популяции этого вида. Однако обнаруженное соотношение полов 1 : 1, возможно, свидетельствует о менее благоприятных условиях для этого вида или о том, что сбор наших проб не был приурочен к пику численности его популяции. Для решения правомочности первого либо второго предположения было бы желательно получить данные по экстенсивности и интенсивности заражения рыб, однако эти сведения были нам недоступны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обнаружение в лососевой реке Лютога многочисленной популяции свободноживущих стадий паразита карповых рыб *Ergasilus briani*, на наш взгляд, было связано, с одной стороны, со сбором материала в период репродуктивного пика этой популяции.

С другой стороны, вероятно, ее обусловил гидрологический характер места сбора, которое представляет собой литоральный участок с замедленным течением и сильным зарастанием макрофитами, где, по-видимому, скапливаются карповые рыбы в период массового захода лососевых рыб в основное русло. Высказанное нами объяснение, учитывая малый объем выборки и ограниченность материала, носит характер предположения и несомненно нуждается в проверке.

Данная находка *Ergasilus briani* является первым случаем регистрации его в реке Южного Сахалина.

Thersitina gasterostei ранее уже отмечался в водоемах Южного Сахалина, но данная находка является первой для реки Лютога.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность участникам экспедиции: Денису Заварзину (СахНИРО) и Наталье Сухих (ЗИН РАН) за помощь в сборе материала, а также Юлии Губелит (ЗИН РАН) за помощь в определении состава пищевого комка эргасилид. Авторы благодарят анонимного рецензента за полезные замечания, способствующие улучшению качества рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке гос. задания № 122031100274-7. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бауер О.Н. 1987. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Том 3. Паразитические многоклеточные. Л., Наука, 598 с. [Bauer O.N. 1987. Key to parasites of freshwater fish fauna of the USSR. V. 3. Parasitic multicellular organisms. L., Nauka, 598 pp. (In Russian)].
- Виноградов С.А. 2011. Паразитические копеподы сем. Ergasilidae рыб южного Сахалина. Известия ТИНРО 166: 208–218. [Vinogradov S.A. 2011. Parasitic copepods of the fem. Ergasilidae of fishes of southern Sakhalin. Izvestiya TINRO 166: 208–218. (In Russian)].
- Виноградов С.А., Заварзин Д.С. 2013. Экология и эпизоотологическое значение паразитических копепод р. Ergasilus в озере Тунайча (южный Сахалин). Известия ТИНРО 174: 247–256. [Vinogradov S.A., Zavarzin D.S. 2013. Ecology and epizootological significance of parasitic copepods of the Ergasilus in Lake Tunaicha (Southern Sakhalin). Izvestiya TINRO 174: 247–256. (In Russian)].

- Евдокимова Е.Б., Заостровцева С.К., Шибаев С.В. 2010. О возможном влиянии некоторых паразитов ряпушки (*Coregonus albula* (L.)) на численность ее популяции в озере Виштынецком Калининградской области. Известия КГТУ (19): 180–187. [Evdokimova E.B., Zaostrovtsseva S.K., Shibaev S.V. 2010. On the possible impact of some parasites of the vendace (*Coregonus albula* (L.)) on the number of its population in Lake Vishtynetskoeye, Kaliningrad Region. Proceedings of KSTU (19): 180–187. (In Russian)].
- Ермоленко А.В., Буторина Т.Е. 1998. Паразитофауна карповых рыб подсем. Cultrinae бассейна оз. Ханка. Паразитология 32(2): 156–166. [Ermolenko A.V., Butorina T.E. 1998. Parasitofauna of cyprinids, subfamily Cultrinae of the lake Khanka basin. Parasitology 32(2): 156–166. (In Russian)].
- Колоколов Н.Д., Зданевич Е.С., Молчанова С.О. 2021. Изучение зараженности паразитами уклея (Cypriniformes: Cultrinae) из искусственного водоема в бассейне р. Раздольной. Комплексные исследования в рыбохозяйственной отрасли: Материалы VI Международной научно-технической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых. Владивосток, Россия, 27 ноября 2020 года, 77–82. [Kolokolov N.D., Zdanevich E.S., Molchanova S.O. 2021. Study of parasite infestation of lookup (Cypriniformes: Cultrinae) from an artificial reservoir in the basin of the Razdolnaya river. Comprehensive research in the fisheries industry : Proceedings of the VI International Scientific and Technical Conference of Students, Postgraduates and Young Scientists, Vladivostok, Russia, November 27, 2020, 77–82. (In Russian)].
- Пугачев О.Н. 2004. Каталог паразитов пресноводных рыб северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. Тр. Зоологического ин-та РАН. Т. 304. СПб., ЗИН РАН, 250 с. [Pugachev O.N. 2004. Catalog of parasites of freshwater fishes of Northern Asia. Nematodes, acanthocephalans, leeches, mollusks, crustaceans, mites. Proc. Zoological Institute RAS. V. 304. Spb., ZIN RAN, 250 pp. (In Russian)].
- Соколов С.Г., Фролов Е.В. 2012. Разнообразие паразитов ротана (*Perccottus glenii*, Osteichthyes, Odontobutidae) в границах нативного ареала. Зоологический журнал 91(1): 17–29. [Sokolov S.G., Frolov E.V. 2012. Diversity of sleeper parasites (*Perccottus glenii*, Osteichthyes, Odontobutidae) within the native range. Zoological Journal 91(1): 17–29. (In Russian)].
- Соколов С.Г., Шедько М.Б., Протасова Е.Н., Фролов Е.В. 2012. Паразиты рыб внутренних водоемов острова Сахалин. Растительный и животный мир островов северо-западной части Тихого океана: мат-лы Междунар. курил. и Междунар. сахал. проектов. Владивосток, Даль наука, 179–216. [Sokolov S.G., Shedko M.B., Protasova E.N., Frolov E.V. 2012. Parasites of the inland water fishes of Sakhalin Island. Flora and fauna of the islands of the northwestern part of the Pacific Ocean: materials of the Internat. Kuril. and Internat. Sakhal. projects. Vladivostok, Dal Nauka, 179–216. (In Russian)].
- Alekseev V., Cuoc C., Jamet D., Jamet J.L., Chappaz R. 2021. Biological invasion of fish parasite *Neogasilus japonicus* (Harada, 1930) (Copepoda : Ergasilidae) in lake grand laouicien, france: a field study on life cycle parameters and reasons for unusual high population density. Life 11(10): 1100.
- Alston S., Boxshall G.A., Lewis J.W. 1993. A redescription of adult females of *Ergasilus briani* Markewitsch, 1933 (Copepoda: Poecilostomatoida). Systematic Parasitology 24: 217–227.
- Alston S., Boxshall G.A., Lewis J.W. 1996. The life-cycle of *Ergasilus briani* Markewitsch, 1933 (Copepoda: Poecilostomatoida). Systematic Parasitology 35: 79–110.
- Fryer A.G., Andrews A.C. 1983. The parasitic copepod *Ergasilus briani* Markewitsch in Yorkshire: an addition to the British fauna. Naturalist 108: 7–10.
- Kim I.H. 2014. Arthropoda, Maxillopoda, Copepoda, Cyclopoida : Fish-Parasitic Cyclopoid Copepods. Invertebrate Fauna of Korea, National Institute of Biological Resources, Ministry of Environment (Korea). 21(37), 226 pp.
- Nagasawa K., Umino T., Uyeno D., Ohtsuka S. 2007. A checklist of ergasilid copepods (Crustacea) occurring as fish parasites or plankton in Japan (1895–2007). Bull. biogeogr. Soc. Japan 62: 43–62.

- Ohtsuka S., Ho J.S., Nagasawa K., Morozinska-Gogol J., Piasecki W. 2004. The identity of *Limnoncaea diuncata* Kokubo, 1914 (Copepoda: Poecilostomatoida) from Hokkaido, Japan, with the relegation of *Diergasilus* Do, 1981 to a junior synonym of *Thersitina* Norman, 1905. *Systematic Parasitology* 57: 35–44.
- Ohtsuka S., Madinabeitia I., Yamashita H., Maran B.V., Suárez-Morales E., Ho J.S. 2018. Planktonic phases in symbiotic copepods: a review. *Bulletin, Southern California Academy of Sciences* 117(2): 104–119.
- Pegg J., Andreou D., Williams C.F., Britton J.R. 2017. Consistent patterns of trophic niche specialization in host populations infected with a non-native copepod parasite. *Parasitology* 144(7): 945–953.
- Tuuha H., Valtonen E.T., Taskinen J. 1992. Ergasilid copepods as parasites of perch *Perca fluviatilis* and roach *Rutilus rutilus* in Central Finland: Seasonality, maturity and environmental influence. *Journal of Zoology* 228(3): 405–422.

ON FINDING OF AN ABUNDANT POPULATION OF FREE-LIVING STAGES
OF ERGASILIDS (COPEPODA, CYCLOPOIDA) IN THE LYUTOGA RIVER
OF SOUTHERN SAKHALIN

O. A. Chaban, V. R. Alekseev

Keywords: *Ergasilus briani*, *Thersitina gasterostei*, parasitic copepods, high abundance, Sakhalin, Far East

SUMMARY

In the littoral zone of the oxbow of the Lyutoga River (Southern Sakhalin), which remains connected to the main channel, a high population density of parasitic copepods was found (103 ind./m²). *Ergasilus briani* Markewitsch, 1933, widely distributed in Eurasia, but not previously recorded in South Sakhalin and noted only for one water body in northwestern Sakhalin (Lake Sladkoe), demonstrated the highest population density (98 ind./m²). The abundance of the second species, *Thersitina gasterostei* (Pagenstecher, 1861) was significantly lower (5 ind./m²). *T. gasterostei* has previously been noted in South Sakhalin, but the present finding is the first for the Lyutoga River. The high abundance of free-living stages of ergasilids is presumably related to the reproductive peak and the hydrological nature of the collection site (littoral area with a slow current and strong overgrowing with macrophytes).

УДК 594.38+ 571.27

**РАЗНООБРАЗИЕ ТРАНСКРИПТОВ ТОЛЛ-ПОДОБНЫХ
РЕЦЕПТОРОВ В ГЕМОЦИТАХ МОЛЛЮСКОВ *PLANORBARIUS
CORNEUS* (GASTROPODA, PULMONATA), НЕ ЗАРАЖЁННЫХ
И ЗАРАЖЁННЫХ ТРЕМАТОДАМИ *BILHARZIELLA POLONICA***

© 2024 г. А. В. Бобровская^а, Ю. А. Орлов^а, Е. Е. Прохорова^{а,*}

^аРоссийский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена,
кафедра зоологии и генетики, лаборатория экспериментальной зоологии,
наб. р. Мойки, д. 48, Санкт-Петербург, 191186 Россия

* e-mail: elenne@mail.ru

Поступила в редакцию 22.08.2023 г.

После доработки 20.11.2023 г.

Принята к публикации 01.12.2023 г.

Впервые получен и проанализирован транскриптом гемоцитов моллюсков *Planorbarius corneus*. В работе использованы незараженные особи и моллюски, зараженные в естественных условиях партенитами трематод *Bilharziella polonica* (сем. Schistosomatidae). Транскрипты, обнаруженные в сборках, кодируют все основные группы иммунных факторов, ранее описанные для других брюхоногих моллюсков. Наиболее разнообразной группой факторов иммунитета оказались молекулы распознавания патогенов. Выявлены толл-подобные рецепторы 11 типов. Не обнаружено различий в наборе толл-подобных рецепторов между заражёнными и незаражёнными моллюсками. Полученные данные расширяют знания об иммунных реакциях легочных моллюсков на трематодную инвазию и дают возможность рассматривать *Planorbarius corneus* как новый модельный организм для изучения защитных реакций моллюсков.

Ключевые слова: *Planorbarius corneus*, *Bilharziella polonica*, трематодная инвазия, транскрипты, толл-подобные рецепторы, патогенраспознающие рецепторы

DOI: 10.31857/S0031184724010046, **EDN:** SSDDNK

Моллюски *Planorbarius corneus* являются промежуточными хозяевами для трематод из различных семейств (Faltynkova et al., 2008; Brown et al., 2011). Особый интерес для исследователей представляет *Bilharziella polonica* (Kowalewski, 1895), которая, наряду с трематодами рода *Trichobilharzia*, вызывает церкариозный дерматит человека (Żbikowska, 2004). В связи с этим моллюски *Planorbarius corneus* являются одной из

разрабатываемых моделей для изучения паразит–хозяинных систем «трематоды–моллюск» и исследования иммунных реакций моллюсков на инвазию трематодами сем. Schistosomatidae. В последние десятилетия были получены обширные сведения о механизмах защитных реакций роговых катушек: изучен клеточный состав гемолимфы, механизмы клеточных реакций, проанализирована экспрессия некоторых генов иммунного ответа (Prokhorova et al., 2010; Прохорова и др., 2015; Ataev et al., 2016 и др.).

Благодаря расширению круга модельных видов пульмонат в последние годы была показана универсальность основных механизмов их иммунного ответа на заражение трематодами (см.: Adema, Loker, 2015; Атаев и др., 2020). Следующим шагом в раскрытии особенностей взаимодействия паразита и хозяина становится изучение молекулярных механизмов их взаимодействия.

Основными эффекторными элементами иммунных реакций пульмонат являются гемоциты. Нами был получен и проанализирован транскриптом гемоцитов моллюсков *P. corneus*, заражённых партенидами *Bilharziella polonica* (Orlov et al., 2023). Установлено, что в гемоцитах присутствуют транскрипты, кодирующие факторы врождённого иммунитета всех групп. В данной работе мы проанализировали репертуар транскриптов толл-подобных рецепторов (Toll-like receptors, TLR) в гемоцитах моллюсков *Planorbarius corneus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе исследованы моллюски *Planorbarius corneus* с размером раковины от 23 до 27 мм, собранные из озера Финское в окрестностях Санкт-Петербурга (60.082, 30.285). Среди этих моллюсков были особи, заражённые трематодами *Bilharziella polonica* ($n = 10$) и не заражённые ($n = 10$). Гемолимфу забирали пипеткой Пастера из синуса в области головы улиток. Из гемоцитов, осажденных центрифугированием, выделили РНК с помощью Trizol (Invitrogen).

Секвенирование, сборка и аннотация транскриптома гемоцитов *Planorbarius corneus* подробно описаны в статье (Orlov et al., 2023). Эталонный транскриптом гемоцитов *P. corneus* собрали с помощью *de novo* сборщика Trinity (Grabherr et al., 2011), используя прочтения от зараженных и незараженных моллюсков. Качество сборки, в которую вошли последовательности длиннее 200 п.н., оценили программами TransRate (Smith-Unna et al., 2016) и BUSCO (Seppey et al., 2019; используется odb10). Транскрипты, идентичные не менее чем на 95%, кластеризовали с помощью CD-HIT-EST (Fu et al., 2012), в них предсказали открытые рамки считывания (open reading frames, ORF) и транслировали их с помощью TransDecoder (<https://github.com/TransDecoder/TransDecoder/wiki>). Полученные полипептидные последовательности, идентичные не менее чем на 99%, кластеризовали и затем аннотировали с помощью BlastP (value < 1e-5) и базы данных NCBI NR (<ftp://ftp.ncbi.nlm.nih.gov/blast/db/>, по состоянию на 02 августа 2021 г.), также в них предсказали белковые домены, используя InterProScan (IPS) (Jones et al., 2014) с настройками по умолчанию. Для поиска в полученном аннотированном транскриптом белков с потенциальной иммунной функцией был написан скрипт на Python (<https://github.com/AlexandraBobrovskaya/The-transcriptomic-analysis-of-Planorbarius-corneus-hemocytes-/tree/main>). Критерием считали сход-

ство с ранее известными иммунными факторами по результатам BLASTP или содержание иммуноассоциированных доменов, предсказанных IPS. С целью обновления данных о предполагаемых транскриптах TLR была проведена дополнительная аннотация транскриптома с использованием программы diamond (Buchfink et al., 2021) в режиме BLASTp в базе данных NCBI NR (дата обращения 13.11.2023). Из полученных данных были отобраны предполагаемые последовательности TLR. Сопоставление их с предыдущей аннотацией (Orlov et al., 2023) не выявило новых вариантов транскриптов TLR. Выводы об относительной представленности транскриптов, кодирующих полноразмерные канонические TLR, у заражённых и незаражённых моллюсков делали на основе метрики TPM (transcripts per million), определенной для каждого транскрипта с помощью Salmon (Patro et al., 2017).

Кодирующие последовательности (coding sequences, CDS) транскриптов, кодирующие домены TLR, выравнивали, используя BioEdit (Hall, 1999) и онлайн-сервис BLAST (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST>). Доменный состав предполагаемых аминокислотных последовательностей TLR был визуализирован с помощью ресурса аннотации белковых доменов SMART (<http://smart.embl-heidelberg.de>; Letunic et al., 2021) в нормальном режиме. Филогенетическая реконструкция с использованием аминокислотных последовательностей TIR-домена (домен TLR/интерлейкина-1) была выполнена в программе MEGA X (v. 7; Kumar et al., 2016) методом ближайшего соседа (Neighbor-Joining, NJ) с использованием модели числа различий (number of differences) (Nei, Kumar, 2000) и максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, ML) с использованием модели LG (Le, Gascuel, 2008). Бутстреп-поддержка была посчитана на основе 1000 реплик (Felsenstein, 1985). В качестве внешних групп использовали представленные в GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/protein>) последовательности TIR-доменов моллюсков *Biomphalaria glabrata* (KAI8779637.1, KAI8752658.1, KAI8748280), *B. pfeifferi* (KAK0066803.1, KAK0055051.1, KAK0055734.1), *Bulinus truncatus* (KAN9524503.1), *Oncomelania hupensis* (KY608728.1), *Aplysia californica* (XP 005110330.1), *Littorina littorea* (MT683583.1), *Elysia marginata* (GFS01774.1), *Plakobranthus ocellatus* (GFN83043.1); *Crassostrea gigas* (XP 011414273.2), *C. virginica* (XP 022335982.1), *Mytilus californianus* (XP 052073418.1), *M. galloprovincialis* (KC344672.1) и полихеты *Arenicola marina* (UCK81511.1).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В собранном транскриптом гемоцитов *Planorbarius corneus* были найдены транскрипты, соответствующие всем основным группам факторов врождённого иммунитета (Orlov et al., 2023). Самой представленной группой молекул, закодированных в исследованном транскриптом, оказались PRR. По данным BLASTp, к группе PRR относятся 1776 из всех 2687 выявленных молекул с потенциальной иммунной функцией (Orlov et al., 2023). Среди PRR наиболее многочисленными оказались лектины, TLR, а также молекулы адгезии – интегрины (рис. 1). Полученные нами данные согласуются с результатами анализа транскриптомов моллюсков других видов, для которых также показано наибольшее разнообразие PRR среди всех иммунорелевантных молекул (Guillou et al., 2007; Seppälä et al., 2021; Schultz et al., 2020; Zhang et al., 2014).

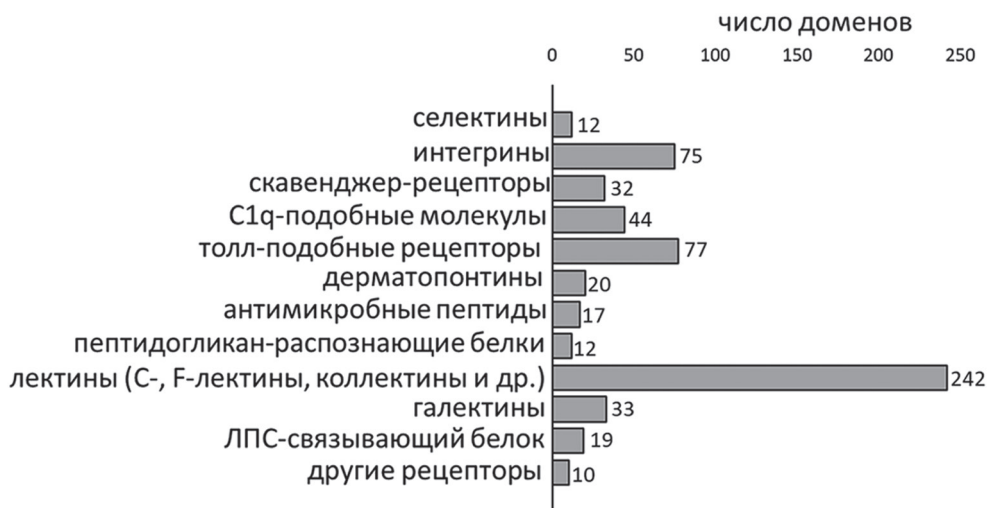


Рисунок 1. Число доменов патогенраспознающих рецепторов (PRR) и молекул адгезии в гемоцитах моллюсков *Planorbarius corneus* по данным BlastP (базы данных NCBI NR, e-value<1e-5).

Figure 1. The number of pathogen-recognizing receptors (PRR) and adhesion molecules domains in hemocytes of the mollusk *Planorbarius corneus* according to BlastP (databases NCBI NR, e-value<1e-5).

Распознавание чужеродного – центральное событие врождённого иммунного ответа, определяющее его эффективность (Janeway, Medzhitov, 2002). Наличие конкретного набора PRR у моллюсков природных популяций рассматривается как видоспецифический признак, сформированный в ходе развития в среде с определённым набором патогенассоциированных молекулярных паттернов (pathogen-associated molecular pattern, PAMP). Именно поэтому набор вариантов PRR у моллюсков разных видов и даже разных популяций одного вида моллюсков может существенно различаться (Tetreau, 2017; Wang et al., 2018; Gerdol et al., 2018). Изучение разнообразия PRR лежит в основе понимания работы системы врождённого иммунитета.

Одним из наиболее консервативных путей распознавания чужеродного считается распознавание через TLR (Hashimoto et al., 1988; Lemaitre et al., 1996). TLR представляют собой трансмембранные белки, которые могут быть расположены как на поверхности клетки, так и на везикулах в цитоплазме. Внеклеточный домен TLR содержит богатые лейцином повторы (leucine rich repeats, LRR), количество которых значительно варьирует. Именно этот домен отвечает за способность распознавать определённые PAMP. Внутриклеточный домен TIR, в свою очередь, передаёт сигнал внутрь клетки через адаптерные белки (Bowie, O'Neill, 2000). Именно TIR домен

является наиболее консервативной частью молекулы, поэтому его последовательности чаще всего используют для классификации TLR.

В транскриптом гемоцитов моллюсков *P. corneus* нами было выявлено 369 транскриптов, содержащих LRR. Из этих транскриптов 139 содержали также TIR домен. Из 40 полноразмерных транскриптов с данными доменами только 11 уникальных транскриптов были идентифицированы как TLR, одновременно кодирующие оба домена и имеющие трансмембранную область.

Длина последовательности 11 полных кДНК TLR *P. corneus* (PcTLR) варьирует от 1180 до 2688 п.н., а длина кодируемых ими полипептидов – от 360 до 896 аминокислот. Предсказанные TIR-домены включают от 137 до 191 аминокислоты (табл. 1). Сходство между выявленными последовательностями TLR составляет от 22 до 31% (в среднем 27%). Предсказанные полипептиды были обозначены как PcTLR 1–11. По структуре все PcTLR можно отнести к шести группам. На рис. 2 представлена их доменная структура.

Таблица 1. Характеристика транскриптов TLR рецепторов *Planorbarius corneus*

Table 1. Characteristics of *Planorbarius corneus* TLR receptor transcripts

Номер в Trinity	Тип TLR	Длина TIR домена, амк	Гомология по данным BlastP	Длина TIR домена, амк	% сходства TIR домена
123979	PcTLR1	157	<i>Biomphalaria glabrata</i> , TLR2	157	76.03
31321	PcTLR2	191	<i>Bulinus truncatus</i> , TLR 2	194	74.74
231876	PcTLR3	160	<i>Biomphalaria glabrata</i> , TLR13	160	71.25
4720	PcTLR5	157	<i>Aplysia californica</i> , TLR4	142	45.22
168161	PcTLR6	137	<i>Elysia marginata</i> , TLR-like	134	56
611	PcTLR7	153	<i>Biomphalaria pfeifferi</i> , TLR7	152	49.77
40385	PcTLR8	137	<i>Plakobranchnus ocellatus</i> , TLR2	147	46
45105	PcTLR9	153	<i>Biomphalaria pfeifferi</i> , TLR 4	153	49.27
46334	PcTLR4	151	<i>Oncomelania hupensis</i> , TLR 10	161	36.17
5341	PcTLR10	171	<i>Arenicola marina</i> , TLR12	155	32.21
85615	PcTLR11	174	<i>Mizuhopecten yessoensis</i> , TLR3	170	30.92
			<i>Crassostrea virginica</i> , TLR7	174	30.27
			<i>Crassostrea gigas</i> , TLR15	165	30.22

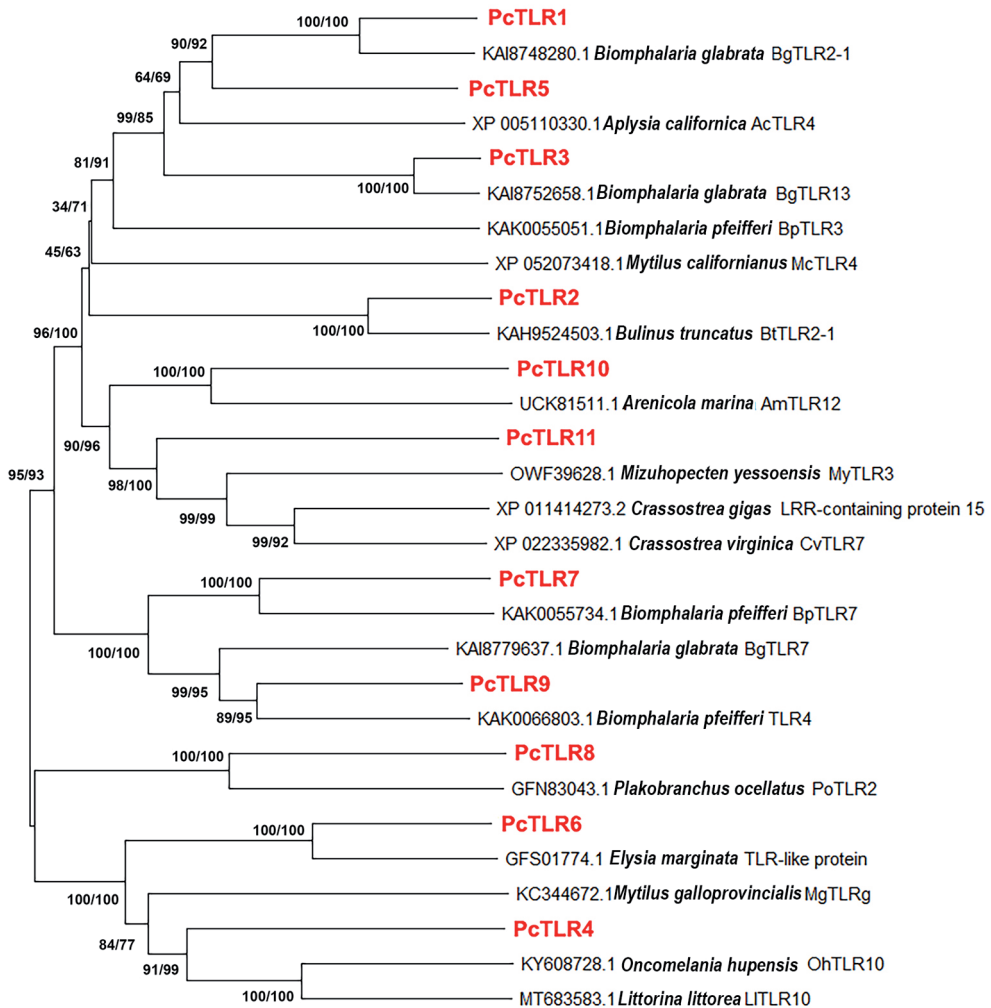


Рисунок 2. Филогенетическая реконструкция на основе аминокислотных последовательностей TIR-домена TLR моллюсков *Planornarius corneus* (PcTLR), выполненная методом присоединения ближайшего соседа (NJ). Дерево, полученное методом максимального правдоподобия (ML), имело такую же топологию. Обозначены бутстрепные поддержки для 1000 реплик для NJ/ML.

Указаны номера использованных последовательностей в GenBank.

Figure 2. Phylogenetic reconstruction based on amino-acid sequences of TLR TIR-domain in the mollusc *Planornarius corneus* (PcTLR), performed by the neighbor joining method (NJ). A tree obtained by the maximum likelihood estimation method (ML) demonstrated similar topology. Bootstrap supports of 1000 replicas for NJ/ML are designated. Numbers of the used sequences in GenBank are indicated.

На основе предсказанных аминокислотных последовательностей TIR-доменов была выполнена филогенетическая реконструкция. Большая часть выявленных PcTLR кластеризуется с последовательностями TIR доменов других пульмонат – *Biomphalaria*

glabrata, *B. pfeifferi*, *Aplysia californica* и *Bulinus truncatus*. Аминокислотные последовательности TIR-доменов PcTLR идентичны TIR-доменам этих моллюсков на 49.27–70.03%. Однако часть последовательностей оказалась ближе к TLR прозобранхий, двустворчатых моллюсков и полихет. Идентичность последовательностей роговой катушки с ними составляет 30.22–45.22%.

Полученные результаты показывают значительное разнообразие структуры PcTLR гемоцитов (рис. 3А). Следует отметить, что выявленные варианты PcTLR являются результатами поиска рецепторов с канонической структурой. По данным исследований геномов, у моллюсков могут присутствовать нетипичные варианты TLR (Kron, 2022). Так, у устриц из более чем 100 описанных TLR менее четверти имеют типичную доменную структуру (Kanzok et al., 2004), у аплизий 4 из 17 вариантов TLR имеют уникальную конфигурацию доменов (Kron, 2022). Также показано возможное участие в распознавании и иммунном ответе молекул с LRR, но не содержащих TIR домен (Zhao et al., 2018). Вопрос о том, возможно ли включение этих молекул в группу TLR, остаётся открытым.

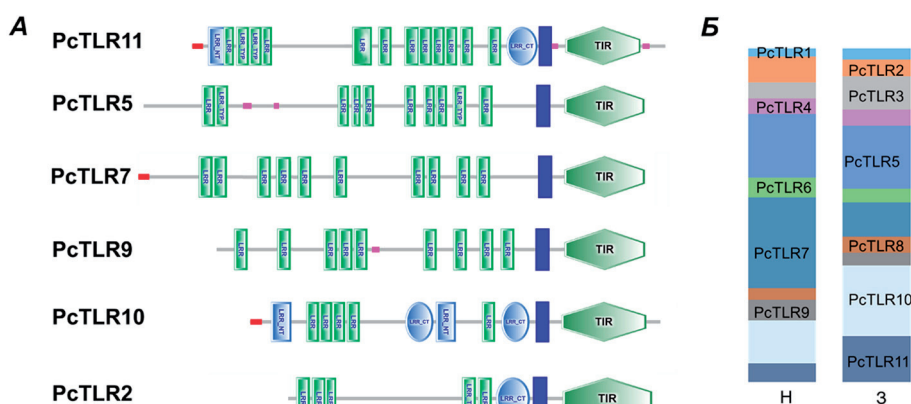


Рисунок 3. Варианты предсказанной доменной структуры TLR гемоцитов моллюсков *Planorbarius corneus* (А) и относительная представленность транскриптов TLR у заражённых и незаражённых моллюсков (Б), выраженная в TPM. Горизонтальные красные полосы – сигнальный пептид; горизонтальные розовые – область низкой сложности; вертикальные синие полосы – трансмембранная область; LRR – богатый лейцином повтор; LRR_TYP – богатый лейцином повтор типичного домена подсемейства; LRR_CT – богатый лейцином C-концевой домен повтора; LRR_NT – богатый лейцином N-концевой домен повтора; TIR – TIR-домен; H – незаражённые моллюски; 3 – заражённые *Bilharziella polonica* моллюски.

Figure 3. Variants of the predicted TLR domain structure in hemocytes of the molluscs *Planorbarius corneus* (A) and relative representation of TLR transcripts in infected and uninfected molluscs (B), expressed in TPM. Horizontal rep stripes – a signal peptide, horizontal pink stripes – the low complexity area; vertical blue stripes – transmembrane area; LRR – rich in leucine repetition; LRR_TYP – rich in leucine repetition the typical subfamily domain; LRR_CT – rich in leucine C-terminal repetition domain; LRR NT – rich in leucine N-terminal repetition domain; TIR – TIR-domain; H – uninfected molluscs; 3 – molluscs infected by *Bilharziella polonica*.

В исследованных выборках выявлен одинаковый набор TLR. Однако представленность транскриптов части PcTLR различна у заражённых *Bilharziella polonica* и незаражённых моллюсков. В частности, относительное число транскриптов PcTLR2 и PcTLR7 выше в гемоцитах незаражённых улиток, а PcTLR3, PcTLR10 и PcTLR11 – выше в гемоцитах заражённых моллюсков (рис. 3Б). При этом нами не были обнаружены достоверные различия в экспрессии генов TLR и других групп PRR между заражёнными и незаражёнными моллюсками. В то же время, для других факторов такие различия нами обнаружены (Orlov et al., 2023). Ряд авторов описывают усиление экспрессии TLR у моллюсков при трематодной инвазии. Однако увеличение экспрессии имеет четкую временную динамику (Wang et al., 2019; Ren et al., 2021; Chen et al., 2022). При работе с природнозаражёнными моллюсками точные сроки инвазии неизвестны. TLR обеспечивают распознавание паразита, поэтому повышения активности генов, соответствующих TLR, возможно, следует ожидать в начале инвазии. В то же время, у моллюсков *Biomphalaria glabrata* резистентных линий показан более высокий конститутивный уровень экспрессии TLR, по сравнению с таковым у особей из чувствительных к заражению линий. Заражение трематодами *Schistosoma mansoni* приводит к 27-кратному повышению экспрессии TLR только у резистентных особей, тогда как экспрессия TLR у особей из чувствительных линий не возрастает (Pila et al., 2016).

Разнообразие TLR моллюсков может отражать приспособленность к взаимодействию с разным набором патогенов. В целом среди беспозвоночных наблюдается большее разнообразие PRR, по сравнению с позвоночными (Wang et al., 2018; Saco et al., 2023). При отсутствии специфических антигенраспознающих молекул расширение репертуара распознаваемых лигандов достигается за счёт увеличения количества вариантов PRR. Исходя из этого, генотипически заданный репертуар TLR может рассматриваться как один из факторов, определяющих совместимость в паразит–хозяинной системе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-24-20057) и гранта Санкт-Петербургского научного фонда (проекта № 49/2022).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атаев Г.Л., Прохорова Е.Е., Токмакова А.С. 2020. Защитные реакции лёгочных моллюсков при паразитарной инвазии. *Паразитология* 54 (2): 371–401. [Атаев Н.В., Prokhorova G.L., Tsymbalenko E.E. 2020. Defense reactions of pulmonate molluscs during parasitic invasion. *Parazitologiya* 54 (2): 371–401. (In Russian)]. <https://doi.org/10.31857/S1234567806050028>.
- Прохорова Е.Е., Токмакова А.С., Атаев Г.Л. 2015. Реакция гемоцитов моллюсков *Planorbarius corneus* на ксенотрансплантат. *Паразитология* 49 (2): 128–132. [Prokhorova E.E., Tsymbalenko N.V., Ataev G.L. 2015. Reaction of haemocytes of the mollusk *Planorbarius corneus* to a xenotransplant. *Parazitologiya* 49 (2): 128–132. (In Russian)].
- Adema C.M., Loker E.S. 2015. Digenean-gastropod host associations inform on aspects of specific immunity in snails. *Developmental & Comparative Immunology* 48 (2): 275–283. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2014.06.014>
- Атаев Г.Л., Прохорова Е.Е., Кудрявцев И.В., Певлевшиков А.В. 2016. The influence of trematode infection on the hemocyte composition in *Planorbarius corneus* (Gastropoda, Pulmonata). *Invertebrate Survival Journal* 13: 164–171. <https://doi.org/10.25431/1824-307X/isj.v13i1.164-171>
- Bowie A., O'Neill L.A. 2000. The interleukin-1 receptor/Toll-like receptor superfamily: signal generators for pro-inflammatory interleukins and microbial products. *Journal of Leukocyte Biology* 67: 508–514. <https://doi.org/10.1002/jlb.67.4.508>
- Brown R., Soldanova M., Barret J., Kostadinova A. 2011. Small-scale to large-scale and back: larval trematodes in *Lymnaea stagnalis* and *Planorbarius corneus* in Central Europe. *Parasitology Research* 108: 137–150. <https://doi.org/10.1007/s00436-010-2047-z>
- Buchfink B., Reuter K., Drost H.G. 2021. Sensitive protein alignments at tree-of-life scale using DIAMOND. *Nat Methods* 18 (4): 366–368. <https://doi.org/10.1038/s41592-021-01101-x>
- Chen H., Cai X., Li R., Wu Y., Qiu H., Zheng J., Zhou D., Fang J., Wu X. 2022. A novel toll-like receptor from *Crassostrea gigas* is involved in innate immune response to *Vibrio alginolyticus*. *Infection, Genetics and Evolution. Journal of Molecular Epidemiology and Evolutionary Genetics in Infectious Diseases* 97 (January): 105159. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2021.105159>
- Faltynkova A., Nasincova V., Kablaskova L. 2008. Larval trematodes (Digenea) of planorbid snails (Gastropoda: Pulmonata) in Central Europe: a survey of species and key to their identification. *Systematic Parasitology* 69: 155–178. <https://doi.org/10.1007/s11230-007-9127-1>
- Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783–791. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x>
- Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783–791. <https://doi.org/10.1111/j.15585646.1985.tb00420.x>
- Fu L., Niu B., Zhu Z., Wu S., Li W. 2012. CD-HIT: accelerated for clustering the next-generation sequencing data. *Bioinformatics* 28 (23): 3150–3152. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts565>
- Gerdol M., Gomez-Chiari M., Castillo M.G., Figueras A., Fiorito G., Moreira R., Novoa B., Pallavicini A., Ponte G., Roumbedakis K., Venier P., Vastaet G.V. 2018. Immunity in Molluscs: Recognition and effector mechanisms, with a focus on Bivalvia. In: Cooper E.L. (ed.) *Advances in Comparative Immunology*. Cham, Switzerland, Springer International Publishing, 225–341. https://doi.org/10.1007/978-3-319-76768-0_11
- Grabherr M.G., Haas B.J., Yassour M., Levin J.Z., Thompson D.A., Amit I. 2011. Full-length transcriptome assembly from RNA-seq data without a reference genome. *Nature Biotechnology*. 29: 644–652. <https://doi.org/10.1038/nbt.1883>.
- Guillou F., Mitta G., Galinier R., Coustau C. 2007. Identification and expression of gene transcripts generated during an anti-parasitic response in *Biomphalaria glabrata*. *Developmental and Comparative Immunology* 31: 657–671. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2006.10.001>

- Hall T.A. 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95–98.
- Hashimoto C., Hudson K.L., Anderson K.V. 1988. The Toll gene of *Drosophila*, required for dorsal-ventral embryonic polarity, appears to encode a transmembrane protein. *Cell* 52: 269–279.
- Janeway C.A.Jr., Medzhitov R. 2002. Innate immune recognition. *Annual Review of Immunology* 20: 197–216. <https://doi.org/10.1146/annurev.immunol.20.083001.084359>
- Jones P., Binns D., Chang H. Y., Fraser M., Li W., McAnulla C., McWilliam H., Maslen J., Mitchell A., Nuka G., Pesseat S., Quinn A. F., Sangrador-Vegas A., Scheremetjew M., Yong S. Y., Lopez R., Hunter S. 2014. InterProScan 5: genome-scale protein function classification. *Bioinformatics* 30 (9): 1236–1240. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu031>
- Kanzok S. M., Hoa N. T., Bonizzoni M., Luna C., Huang Y., Malacrida A. R., Zheng L. 2004. Origin of Toll-like receptor-mediated innate immunity. *Journal of Molecular Evolution* 58: 442–448. <https://doi.org/10.1016/j.yetimm.2021.110265>
- Kron N.S. 2022. In search of the *Aplysia* immunome: an in silico study. *BMC Genomics* 23 (1): 1–29. <https://doi.org/10.1186/s12864-022-08780-6>
- Kumar S., Stecher G., Tamura K. 2016. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for Bigger Datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33 (7): 1870–1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- Le S.Q., Gascuel O. 2008. An improved general amino acid replacement matrix. *Molecular Biology and Evolution* 25 (7): 1307–1320. <https://doi.org/10.1093/molbev/msn067>
- Lemaitre B., Nicolas E., Michaut L., Reichhart J.-M., Hoffman J.A. 1996. The dorsoventral regulatory gene cassette *spätzle/Toll/cactus* controls the potent antifungal response in *Drosophila* adults. *Cell* 86: 973–983. [https://doi.org/10.1016/S0092-8674\(00\)80172-5](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(00)80172-5)
- Letunic I., Khedkar S., Bork P. 2021. SMART: recent updates, new developments and status in 2020. *Nucleic acids research* 49 (1): 458–460. <https://doi.org/10.1093/nar/gkaa937>
- Nei M., Kumar S. 2000. *Molecular Evolution and Phylogenetics*. New York, Oxford University Press, 358 pp.
- Orlov I.A., Ataev G.L., Gourbal B., Tokmakova A.S., Bobrovskaya A.V., Prokhorova E.E. 2023. The transcriptomic analysis of *Planorbarius corneus* hemocytes (Gastropoda) naturally infected with *Bilharziella polonica* (Schistosomatidae). *Developmental and Comparative Immunology* 140. <https://doi.org/10.1016/j.dci.2022.104607>
- Patro R., Duggal G., Love M.I., Irizarry R.A., Kingsford C. 2017. Salmon provides fast and bias-aware quantification of transcript expression. *Nature Methods* 14: 417–419. <http://doi.org/10.1038/nmeth.4197>
- Pila E.A., Tarrabain M., Kabore A.L., Hanington P.C. 2016. A Novel Toll-Like Receptor (TLR) Influences Compatibility between the Gastropod *Biomphalaria glabrata*, and the Digenean Trematode *Schistosoma mansoni*. *PLoS Pathogens* 12 (3): 1–23. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1005513>
- Prokhorova E.E., Tsybalyenko N.V., Ataev G.L. 2010. Expression of genes encoding defence factors in the snail *Planorbarius corneus* (Gastropoda, Pulmonata) infested with trematodes. *Parazitologiya* 44: 310–325.
- Ren Y., Liu H., Fu S., Dong W., Pan B., Bu W. 2021. Transcriptome-wide identification and characterization of toll-like receptors response to *Vibrio anguillarum* infection in *Manila clam* (*Ruditapes philippinarum*). *Fish and Shellfish Immunology* 111: 49–58. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2021.01.007>
- Saco A., Novoa B., Greco S., Gerdol M., Figueras A. 2023. Bivalves present the largest and most diversified repertoire of toll-like receptors in the animal kingdom, suggesting broad-spectrum pathogen recognition in marine waters. *Molecular Biology and Evolution* 40 (6): msad133. <https://doi.org/10.1093/molbev/msad133>
- Schultz J.H., Bu L., Kamel B., Adema C.M. 2020. RNA-seq: the early response of the snail *Physella acuta* to the digenetic trematode *Echinostoma paraensei*. *Journal of Parasitology* 106: 490–505. <https://doi.org/10.1645/19-36>

- Seppälä O., Walser J.C., Cereghetti T., Seppälä K., Salo T., Adema C.M. 2021. Transcriptome profiling of *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda) for ecoimmunological research. *BMC Genomics* 22 (1): 144. <https://doi.org/10.1186/s12864-021-07428-1>
- Seppey M., Manni M., Zdobnov E.M. 2019. BUSCO: assessing genome assembly and annotation completeness. *Methods in Molecular Biology* 1962: 227–245. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-9173-0_14
- Smith-Unna R., Bournsnel C., Patro R., Hibberd J.M., Kelly S. 2016. TransRate: reference-free quality assessment of de novo transcriptome assemblies. *Genome Research* 26 (8): 1134–1144. <https://doi.org/10.1101/gr.196469.115>
- Tetreau G., Pinaud S., Portet A., Galinier R., Gourbal B., Duval D. 2017. Specific pathogen recognition by multiple innate immune sensors in an invertebrate. *Frontiers in Immunology* 8: 1249. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2017.01249>
- Wang P., Zhang Z., Xu Z., Guo B., Liao Z., Qi P. 2019. A novel invertebrate toll-like receptor with broad recognition spectrum from thick shell mussel *Mytilus coruscus*. *Fish and Shellfish Immunology* 89: 132–140. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2019.03.059>
- Wang W., Song X., Wang L., Song L. 2018. Pathogen-derived carbohydrate recognition in molluscs immune defense. *International journal of molecular sciences* 19 (721): 1–20. <https://doi.org/10.3390/ijms19030721>
- Żbikowska E. 2004. Infection of snails with bird schistosomes and the threat of swimmer's itch in selected Polish lakes. *Parasitology Research* 92: 30–35. <https://doi.org/10.1007/s00436-003-0997-0>
- Zhang L., Li L., Zhu Y., Zhang G., Guo X. 2014. Transcriptome analysis reveals a rich gene set related to innate immunity in the Eastern oyster (*Crassostrea virginica*). *Marine biotechnology* (New York, N.Y.) 16 (1): 17–33. <https://doi.org/10.1007/s10126-013-9526-z>
- Zhao Q.P., Gao Q., Zhang Y., Li Y.W., Huang W.L., Tang C., Dong H.F. 2018. Identification of Toll-like receptor family members in *Oncomelania hupensis* and their role in defense against *Schistosoma japonicum*. *Acta Tropica* 181: 69–78. <http://doi.org/10.1016/j.actatropica.2018.01.008>

DIVERSITY OF TRANSCRIPTS OF TOLL-LIKE RECEPTORS IN HEMOCYTES OF *PLANORBARIUS CORNEUS* MOLLUSCS (GASTROPODA, PULMONATA) UNINFECTED AND INFECTED WITH *BILHARZIELLA POLONICA* TREMATODES

A. V. Bobrovskaya, I. A. Orlov, E. E. Prokhorova

Keywords: *Planorbarius corneus*, *Bilharziella polonica*, trematode invasion, transcriptome, toll-like receptors, pathogen-recognizing receptors

SUMMARY

Transcriptome of hemocytes from uninfected *Planorbarius corneus* snails and snails naturally infected with *Bilharziella polonica* (Schistosomatidae) was obtained and analyzed. Transcripts encoding all groups of immune factors previously described for other gastropods were found. Pathogen recognition molecules are the most diverse group of transcripts encoding immunity factors. Toll-like receptors of 11 types were identified. No differences in the set of toll-like receptors between infected and uninfected molluscs were found. The data obtained expand our knowledge on immune reactions of snails to trematode invasion and make it possible to consider *Planorbarius corneus* as a new model for studying molluscs immune reactions.

УДК 576.895.121

**PHYLOGENETIC POSITION OF *POLYMORPHUS PHIPPSI*
KOSTYLEW, 1922 AND *POLYMORPHUS MAGNUS* SKRJABIN, 1913
(PALAEACANTHOCEPHALA, POLYMORPHIDAE)
ASCERTAINED ON THE BASIS OF MOLECULAR DATA**

© 2024 A. V. Diumina ^{a, *}, K. V. Galaktionov ^{a, **},
G. I. Atrashkevich ^{b, ***}

^a Zoological Institute of Russian Academy of Sciences,
Universitetskaya emb., 1, Saint-Petersburg, 199034 Russia

^b Institute of the Biological Problems of the North Far East Branch
of Russian Academy of Sciences,
Portovaya str., 18, Magadan, 685000 Russia

* e-mail: aleksandra.diumina@zin.ru

** e-mail: kirill.galaktionov@zin.ru

*** e-mail: gatr@ibpn.ru

Received August 07, 2023

Received in revised form September 14, 2023

Accepted September 18, 2023

Polymorphidae is a family of acanthocephalans, obligatory parasites with a complex life cycle involving arthropods as intermediate hosts and vertebrates of different taxa as definitive hosts. The current taxonomy of Polymorphidae seems to be equivocal. Its type genus *Polymorphus* has been shown to be polyphyletic based on molecular data. We obtained partial sequences of 28S rDNA gene and *cox1* mitochondrial gene of two species of this genus, *Polymorphus phippsi* and *P. magnus*, and used them in a reconstruction of the polymorphid phylogeny. As a result, *P. magnus* was included into the same clade as the type species of the genus, *P. minutus*, while *P. phippsi* appeared to be close to *Profilicollis* spp. The position of *P. phippsi* agrees with the polyphyly of *Polymorphus* but does not correspond to its taxonomic status based on described phenotypic characters.

Key words: Palaeacanthocephala, Polymorphidae, *Polymorphus magnus*, *Polymorphus phippsi*, molecular phylogeny, taxonomy

DOI: 10.31857/S0031184724010058, **EDN:** SSJCAF

Acanthocephala, so-called thorny-headed worms, is a small phylum of obligatory endoparasites related to the Syndermata (Ahlrichs, 1997). To date only ca. 1300 species of acanthocephalans have been described (Khokhlova, 1986; Amin, 2013; Smales, 2015).

Also known as thorny-headed worms, acanthocephalans have a complex life cycle involving the intermediate host (an arthropod) and the definitive host (a vertebrate) (Khokhlova, 1986). It was shown that several species use paratenic hosts (Sharpilo, Salamatin, 2005). Classes and major orders of the phylum Acanthocephala were considered as monophyletic taxa with strong support by molecular and morphological data (Garcia-Varela et al., 2000; Amin, 2013; Monks, 2001). However, the composition of families and genera based on morphological characters is ambiguous (Amin, 2013). Data of molecular phylogeny are contrary to taxonomy based on phenotypic characters, especially in regard to family Polymorphidae (Garcia-Varela et al., 2013).

Polymorphidae is a species-rich family related to the class Palaeacanthocephala. Its type genus *Polymorphus* Lühe, 1911 demonstrated polyphyly (Garcia-Varela et al., 2013). An assemblage of new molecular data from other *Polymorphus* spp. can yield to changes in polymorphid phylogenetic tree topology. In this study we obtained new sequences of two widespread highly pathogenic for definitive hosts (water birds) *Polymorphus* spp. – *P. phippi* Kostylew, 1922 and *P. magnus* Skrjabin, 1913, and added them to the phylogenetic reconstruction of the Polymorphidae.

MATERIALS AND METHODS

Larvae of *P. phippi* 2-3 were collected from naturally infected amphipods *Gammarus setosus* (Luvenga, White Sea, Russia, 11.07.2019) and juvenile *P. phippi* 1 were collected from Herring gull *Larus argentatus* (Dalnye Zelentsy, Barents Sea, Russia, 2001) and identified using Uspenskaya (1963) guide. A subadult specimen of *P. magnus* was isolated from Slaty-backed gull *Larus schistisagus* experimentally infected with cystacanths from naturally infected *G. lacustris* collected in the tundra lake situated close to the mouth of Chaun-Pucheveem river in area of Chaun research station (Chaun Bay coast, East-Siberian sea, Russia, July 2019). Species identification was carried out basing on Khokhlova (1986) guide and our experience.

The acanthocephalans were fixed in 96% ethanol, stained in Bömer's hematoxylin (except for *P. phippi* 1) and mounted in Canada balsam. Before staining, pieces of tissue were cut off and DNA was extracted from them using Chelex-100 procedure (De Lamballerie et al., 1992). Polymerase chain reactions (PCR) were performed with 5X ScreenMix (Evrogen, Moscow). Partial CDS of 28S rRNA were amplified using two overlapping PCR fragments of 2000–2500 bp. Primers for amplicon 1 were forward 5'-CAAGTACCGTGAGGGAAAGTTGCGC and reverse 5'-CTTCTCCAAC(T/G)TCAGTCTTCAA; amplicon 2 forward 5'-CTAAGGAGTGTGTAACAACCTACC and reverse 5'-CTTCGCAATGATAGGAAGAGCC (Garcia-Varela, Nadler, 2005). Partial CDS of cytochrome oxidase I were amplified using forward primer 5'-AGTTCTAATCATAA(R)GATAT(Y)GG and reverse 5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA (Folmer et al., 1994). PCR cycling parameters included denaturation at 94°C for 3 min, followed by 35 cycles of denaturation at 94°C for 1 min, annealing at 65°C(28s)/60°C(CO1) for 1 min, and elongation at 72°C for 2 min, followed by final elongation at 72°C for 4 min. PCR products were sequenced using Sanger's technology in the resource center "Development of molecular and cellular technology" of St. Petersburg State University. Initial sequence analysis and reads assemblage was performed using ChromasPro 1.42.

We used 28S rDNA and CO1 mtDNA alignments from Garcia-Varela et al. (2013) as a template (table 1). Both amplicons of 28s rDNA were added to the corresponding alignment and then aligned in SeaView 4 (Gouy et al., 2010). The same procedure was performed for both CO1 sequences. CO1 alignment was trimmed according to the shortest sequence, 588 bp in length. Alignment of 28S rDNA was trimmed according to the common length of two overlapping amplicons from *P. phippsi* samples, so that its length was 2966 bp. We counted optimal substitution models and phylogenetic distances using MEGA 11.0.11 (Tamura et al., 2021) for each separate alignment. After that we created a concatenate matrix using SeaView 4.

For *P. phippsi* 1 CO1 sequence and fragments of 28S rDNA for *P. phippsi* 3 and *P. magnus* was replaced with missing data, such as 28S rDNA – for *P. phippsi* 3 and *P. magnus* (table 1).

Table 1. Source information

Species	Host	Locality	28s rDNA GenBank №	CO1 GenBank №
<i>Andracantha gravida</i>	<i>Phalacrocorax auritus</i>	Yucatán, México	EU267814	EU267822
<i>Arhythmorhynchus frassoni</i> 1	<i>Uca spinicarpa</i>	Yucatán, México	JX442176	EU189484
<i>Arhythmorhynchus frassoni</i> 2	<i>Eudocimus albus</i>	Sinaloa, México	JX442177	JX442188
<i>Bolbosoma turbinella</i>	<i>Eschrichtius robustus</i>	Monterey Bay, California, USA	JX442178	JX442189
<i>Bolbosoma</i> sp.	<i>Callorhinus ursinus</i>	St. Paul Island, Alaska, USA	JX442179	JX442190
<i>Corynosoma australe</i>	<i>Phocartos hookeri</i>	New Zealand	JX442180	JX442191
<i>Corynosoma enhydri</i>	<i>Enhydra lutris</i>	Monterey Bay, California, USA	AY829107	DQ089719
<i>Corynosoma magdaleni</i>	<i>Phoca hispida saimensis</i>	Lake Saimaa, Finland	EU267815	EF467872
<i>Corynosoma obtuscens</i>	<i>Callorhinus ursinus</i>	St. Paul Island, Alaska, USA	JX442181	JX442192
<i>Corynosoma strumosum</i>	<i>Phoca vitulina</i>	Monterey Bay, California, USA	EU267816	EF467870
<i>Corynosoma validum</i>	<i>Callorhinus ursinus</i>	St. Paul Island, Alaska, USA	JX442182	JX442193
<i>Ibiryhynchus dimorpha</i>	<i>Eudocimus albus</i>	Veracruz, México	GQ981437	GQ981438
<i>Hexaglandula corynosoma</i>	<i>Nyctanassa violacea</i>	Veracruz, México	EU267817	EF467869

<i>Polymorphus brevis</i> 1	<i>Nycticorax nycticorax</i>	Michoacán, México	AY829105	DQ089717
<i>Polymorphus brevis</i> 2	<i>Nycticorax nycticorax</i>	Michoacán, México	JX442183	JX442194
<i>Polymorphus minutus</i>	<i>Gammarus pulex</i>	Dijon, France	EU267819	EF467865
<i>Polymorphus obtusus</i>	<i>Ahythya affinis</i>	Baja California Sur, México	JX442184	JX442195
<i>Polymorphus trochus</i>	<i>Fulica americana</i>	Sinaloa, México	JX442185	JX442196
<i>Profilicollis altmani</i>	<i>Enhydra lutris</i>	Monterey Bay, California, USA	AY829108	DQ089720
<i>Profilicollis botulus</i> 1	<i>Somateria mollissima</i>	Denmark	EU267818	EF467862
<i>Profilicollis botulus</i> 2	<i>Anas platyrhynchos</i>	USA	AY829109	DQ089721
<i>Profilicollis bullocki</i>	<i>Emerita analoga</i>	Caleta Lengua, Chile	JX442186	JX442197
<i>Pseudocorynosoma constrictum</i>	<i>Anas clypeata</i>	Estado de México, México	EU267812	EU267820
<i>Pseudocorynosoma anatarium</i>	<i>Bucephala albeola</i>	Durango, México	EU267813	EU267821
<i>Pseudocorynosoma</i> sp.	<i>Oxyura jamaicensis</i>	Durango, México	JX442187	JX442198
<i>Southwellina hispida</i> 1	ND	Hallai, USA	EU267810	EF467866
<i>Southwellina hispida</i> 2	<i>Tigrisoma mexicanum</i>	Veracruz, México	EU267811	EF467867
<i>Centrorhynchus</i> sp.	<i>Falco peregrinus</i>	California, USA	AY829104	DQ089716
<i>Gorgorhynchoides bullocki</i>	<i>Eugerres plumieri</i>	Quintana Roo, México	AY829103	DQ089715
<i>Plagiorhynchus cylindraceus</i>	<i>Porcilio saber</i>	Dijon, France	AY829102	DQ089724
<i>Polymorphus phippi</i> 1 (This study)	<i>Larus argentata</i>	Dalnye Zelentsy, Barents sea, Russia	OK235421 (1st amplicon)	-
<i>Polymorphus phippi</i> 2 (This study)	<i>Gammarus setosus</i>	Luvenga, White sea, Russia	-	OL676091
<i>Polymorphus phippi</i> 3 (This study)	<i>Gammarus setosus</i>	Luvenga, White sea, Russia	ON667751 (2nd amplicon)	OL676687
<i>Polymorphus magnus</i> (This study)	<i>Larus schistisagus</i>	Chaun, Chukotka, Russia	-	OL689013

Phylogenetic relationships were determined by maximum-likelihood analysis in CIPRES Science Gateway platform (Miller et al., 2010) with RaxML-HPC black box tool and by Bayesian analysis in MrBayes 3.2.7a (Ronquist et al., 2012). The following parameters were specified in Bayesian tree search: partitioned model (GTR+G and GTR+G+I for 28S rDNA and CO1, respectively) and setting outgroup identical to the taxset from Garcia-Varela et al. (2013).

RESULTS AND DISCUSSION

Interspecific genetic divergence between 28S rDNA sequences of *P. phippi* 1 and *P. phippi* 2 (0.028) was greater than that between the sequences from samples of one species (*Arhythmorhynchus frassoni* 0.016, *Southwellina hispida* 0.003, *Polymorphus brevis* 0.002) but smaller than the divergence between different congeneric species (average for *Corynosoma* spp. 0.06, for *Profilicollis* spp. 0.04). Divergence between *P. phippi* 2 and *P. phippi* 3 (0.008) was smaller than that between the sequences from samples of one species (*Arhythmorhynchus frassoni* 0.193 COI, *Southwellina hispida* 0.048, *Polymorphus brevis* 0.014). All the sequences from samples of *P. phippi* were grouped together in a well-supported clade (fig. 1). We can conclude that the three samples were cophenetic. Overall topologies of our tree and the tree from the previous research (Garcia-Varela et al., 2013) were congruent. Bayesian and maximum-likelihood trees yielded the same topology (fig. 1). The clade containing *P. phippi* sequences grouped with the clade containing *Profilicollis bullocki* and *Pr. altmani*, with *Pr. botulus* being basal to this clade. *P. magnus* grouped in one clade with *P. obtusus*, while *P. minutus* was basal to this clade.

The position of *P. phippi* in our phylogenetic reconstructions supports the polyphyly of *Polymorphus* postulated by Garcia-Varela et al. (2013). The position of *P. magnus* corresponds to its accepted taxonomic status (Khokhlova, 1986). Thus, it is likely that assemblage of new molecular data can outline only more contradictions with accepted taxonomy of Polymorphidae. In this case the necessity of taxonomic characters revision, including additional data of comparative morphology, can appear.

ACKNOWLEDGEMENTS

Authors express their gratitude to K.V. Regel (Magadan, IBPN FEB RAS) for her help with sampling. Authors express gratitude to the administration of Kandalakschsky reserve and Murmansk Marine Biology Institute RAS for the possibility to collect and handle samples. The molecular studies were performed in the Saint-Petersburg State University resource center “Development of molecular and cellular technology”.

FUNDING

This work was supported by the Russian Science Foundation (grant no. 23-14-00329) and State Academic Programs no. 122031100260-0 “Biodiversity of parasites, their life cycles, biology and evolution” and no. 1021060307693-0 “Helminths in the Biocenoses of North-Eastern Asia: Biodiversity, Morphology, and Molecular Phylogenetics”.

ETHICS APPROVAL AND CONSENT TO PARTICIPATE

This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

CONFLICT OF INTEREST

This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

REFERENCES

- Ahlrichs W.H. 1997. Epidermal ultrastructure of *Seison nebaliae* and *Seison annulatus*, and a comparison of epidermal structures within the Gnathifera. *Zoomorphology* 117 (1): 41–48.
- Amin O.M. 2013. Classification of the Acanthocephala. *Folia Parasitologica* 60 (4): 273–305.
- De Lamballerie X., Zandotti C., Vignoli C., Bollet C., De Micco P. 1992. A one-step microbial DNA extraction method using “Chelex 100” suitable for gene amplification. *Research in Microbiology* 143 (8): 785–790.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. 1994. Phylogenetic uncertainty. *Molecular Marine Biology Biotechnology* 3: 294–299.
- García-Varela M., Pérez-Ponce de León G., de la Torre P., Cummings M.P., Sarma S.S.S., Lacleste J.P. 2000. Phylogenetic relationships of Acanthocephala based on analysis of 18S ribosomal RNA gene sequences. *Journal of Molecular Evolution* 50: 532–540.
- García-Varela M., Nadler S.A. 2005. Phylogenetic relationships of Palaeacanthocephala (Acanthocephala) inferred from SSU and LSU rDNA gene sequences. *Journal of Parasitology* 91(6): 1401–1409.
- García-Varela M., de León G.P.P., Aznar F.J., Nadler S.A. 2013. Phylogenetic relationship among genera of Polymorphidae (Acanthocephala), inferred from nuclear and mitochondrial gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 68(2) 176–184.
- Gouy M., Guindon S., Gascuel O. 2010. SeaView version 4: a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Molecular Biology and Evolution* 27(2): 211–224.
- Khokhlova I.G. 1986. Acanthocephala of terrestrial vertebrates of the USSR. Moscow, Nauka, 275 pp. [In Russian].
- Miller M.A., Pfeiffer W., Schwartz T. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees // 2010 gateway computing environments workshop (GCE). Ieee 1–8.
- Monks S. 2001. Phylogeny of the Acanthocephala based on morphological characters // *Systematic Parasitology* 48(2): 81–115.
- Ronquist F., Eslenko M., Van der Mark P., Ayres D.L., Arling A.D., Höhn S., Larget B., Suchard M.A., Huelsenbeck J.P.H. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // *Systematic biology* 61 (3): 539–542.
- Sharpilo V.P., Salamatin R. 2005. Paratenic parasitism: origins and development of the concept. Ukraine, Kyiv, Logos, 237 pp. [In Russian].
- Smales L. 2015. Acanthocephala. In: Schmidt-Rhaesa A. (Ed.) *Handbook of Zoology*. V. 3. Gastrotricha, Cycloneuralia, Gnathifera. De Gruyter Publ., 317–336.
- Tamura K., Stecher G., Kumar S. 2021. MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11. 38(7): 3022–3027.
- Uspenskaya A.V. 1963. The parasite fauna of deep-water Crustacea in East Murmansk. Moscow-Leningrad, USSR Academy of Sciences, 128 pp.

**ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ *POLYMORPHUS PHIPPSI*
KOSTYLEW, 1922 И *POLYMORPHUS MAGNUS* SKRJABIN, 1913
(PALAEOCANTHOSEPHALA, POLYMORPHIDAE)
ПО ДАННЫМ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ФИЛОГЕНИИ**

А. В. Дюмина, К. В. Галактионов, Г. И. Атрашкевич

Ключевые слова: Palaecanthosephala, Polymorphidae, *Polymorphus magnus*, *Polymorphus phippsi*, молекулярная филогения, таксономия

РЕЗЮМЕ

Сем. Polymorphidae входит в состав класса Palaecanthosephala типа Acanthosephala (скребни) – облигатных паразитов позвоночных, использующих членистоногих в качестве промежуточных хозяев. Таксономия семейства на данный момент является предметом дискуссий. Согласно данным молекулярной филогении, типовой род семейства Polymorphidae – *Polymorphus* Lühe, 1911 – полифилетический. Мы получили последовательности генов 28S рДНК и CO1 митохондриальной ДНК и включили их в филогенетическую реконструкцию семейства Polymorphidae. Согласно полученным данным, *P. magnus* группируется в одну кладу с типовым видом рода – *P. minutus* Lühe, 1911, но при этом *P. phippsi* оказался в одной клade с представителями рода *Profilicollis* Meyer, 1931. Филогенетическое положение *P. phippsi* согласуется с данными о полифилии рода *Polymorphus* и, соответственно, противоречит принятому в настоящее время таксономическому статусу данного вида.

УДК 595.421

**THE PHENOMENON OF ATTACHMENT AND FEEDING
OF UNFED TICKS (IXODOIDEA) ON FED AND FEEDING SPECIMENS
OF THE SAME OR DIFFERENT SPECIES:
BIOLOGICAL AND EPIDEMIOLOGICAL ISSUES**

© 2024 I. V. Uspensky^{a,*}

^aThe Hebrew University of Jerusalem, Israel

*e-mail: igorusp.acarina@gmail.com

Received July 21, 2023

Revised October 25, 2023

Accepted December 22, 2023

Hyperparasitism, characterized by attachment and feeding of unfed ticks on engorged or feeding specimens of the same species (tick-to-tick attachment and feeding) has been extensively documented in laboratory colonies of ticks of the Ixodoidea superfamily. Existing literature generally assumes that hyperparasitism operates similarly across tick species in both main families, Argasidae and Ixodidae. However, a closer examination of the available data reveals distinct biological mechanisms underlying this phenomenon in different groups. In argasid ticks, hyperparasitism in laboratory colonies primarily involves unfed specimens stealing blood from their fed relatives, especially under stress of starvation or overcrowding. It remains uncertain whether this behavior of argasid ticks occurs under field conditions. If it does happen naturally, it may have originated as a consequence of the nidicolous lifestyle exhibited by soft ticks. In *Ixodes* ticks (Ixodinae or Prostriata), hyperparasitism of males on unfed or feeding females appears to be a side-effect in the male attempts to copulate while hyperparasitism in Amblyomminae (Metastricata) ticks is likely an aberration in feeding. This difference between Argasidae and Ixodidae may stem from independent adaptation to blood-feeding within the two Ixodoidea families. Experimental evidence of pathogen transmission between aggressor and victim during hyperparasitic feeding has only been demonstrated under laboratory conditions specifically in *Ornithodoros* species (Argasidae). The practical importance of this route of pathogen transmission is still unclear. Although there is an assumption in the literature that hyperparasitic pathogen transmission occurs in the taiga tick *Ixodes persulcatus*, it is important to know that no current data is available to support this presumption.

Keywords: argasid ticks, *Ixodes*, Ixodinae (Prostriata), Amblyomminae (Metastricata), feeding, copulation, hyperparasitism

The first documented case of unfed tick attachment to a feeding specimen (tick-to-tick attachment and feeding or hyperparasitism) dates back to the late 19th century (Barber, 1895). In that instance, a male *Amblyomma variegatum* (*Hyalomma venustum* according to old terminology) “by accident attached himself to a distending female (of the same species – I.U.) – a mistake which resulted in the premature death of both” (p. 199). Throughout the 20th century, multiple cases of tick-to-tick attachment, mostly involving ticks of the same species (conspecific), but occasionally heterospecific (and even heterogeneric) were described (see Wheler, 1906; Hooker et al., 1912, as examples of earlier work). These observations spanned ticks of both major families of Ixodoidea, namely Argasidae and Ixodidae, with a greater predominance in the former.

Our preceding communication addressing discrepancies in terminology regarding the phenomenon of hyperparasitism, which were particularly prevalent in publications from the former Soviet Union, has been submitted in Russian (Uspensky, 2023). In the present communication, we focus on the biological and epidemiological aspects of this phenomenon, which, to the best of our knowledge, have not been previously explored in a comprehensive manner.

Biological significance of the phenomenon

Argasid (soft) ticks

The feeding of argasid ticks on other specimens of the same species has been observed many times but in laboratory conditions, typically during tick rearing or among field-collected ticks taken to the laboratory. In earlier observations these occurrences were considered incidental or intriguing. The feeding of unfed males and younger (small) nymphs on fed or feeding males, females and more mature (larger) nymphs was the most commonly observed pattern. The death of tick victims was infrequently documented (Pospelova-Shtrom, 1953; Filippova, 1966). A unique case of unfed female attaching to a fed male was described by Francis (1938). The proportion of unfed ticks attacking blood-engorged specimens increased under conditions of overpopulation or in response to starvation stress (Helmy et al., 1983; Oliver et al., 1986). These factors could lead to single unfed females attacking other females, resulting in the death of the tick victim (Helmy et al., 1983). The number of reported hyperparasitism cases varied from isolated instances (Beck et al., 1986; Llanos-Soto et al., 2019) to more frequent observations (Bhat, 1969; Helmy et al., 1983). However, not all authors working with argasid tick colonies reported this phenomenon, suggesting that its occurrence depends on tick species and specific conditions of tick rearing. *Ornithodoros coniceps* demonstrated a higher propensity for hyperparasitism (Filippova, 1966), even attaching to specimens of multiple *Argas* species (Theodor, 1932;

Filippova, 1966). It has been proposed that hyperparasitism is a byproduct of ticks fasting for extended periods (Gray et al., 2014), although evidence suggests that long-term fasting does not always stimulate tick feeding (Phillips et al., 1995).

The origin and significance of tick-to-tick attachment and feeding have not been thoroughly explored. It has been hypothesized that this behavior might be a remnant of entomophagy inherited from tick ancestors (Beklemishev, 1948; Balashov, 2006). In fact, entomophagy as a legacy of ancestors is observed in various arachnid and insect groups, including those well-adapted to hematophagy. For instance, occasional observations of ixodid ticks attached to horse flies have been described (Pavlovsky, 1941; Dobrynina, 1956; Boshko, Sklyar, 1981).

An important question is whether this phenomenon occurs under natural field conditions. Some authors who witnessed this phenomenon in the laboratory discussed its potential epidemiological significance based on the assumption that it also takes place in nature (Petrishcheva, 1947; Chebotarevich, 1950; Pospelova-Shtrom, 1953; etc.). However, the tick-to-tick feeding among soft ticks has never been observed under field conditions. The only indication of its occurrence was the observation by Beck et al. (1986) of “feeding scars on the cuticle of field-collected” *O. turicata* specimens. An assumption made by Hoogstraal et al. (1979) that “this phenomenon probably has no biological significance in nature” (p. 405), concerned only intergeneric hyperparasitism described by Theodor (1932).

Given the secretive lifestyle of argasid ticks and their short blood-feeding period (Pospelova-Shtrom, 1953; Filippova, 1966; Uspensky, 2008; Gray et al., 2014), obtaining conclusive evidence to support or refute this statement is challenging, and apparently no attempts have been made to address this question. Additionally, the number of field studies focused on argasid ticks is disproportionately small compared to those on ixodid ticks.

The potential absence or infrequent occurrence of this phenomenon under field conditions might be explained by the existence of regulatory mechanisms that prevent overcrowding in natural tick populations. Evidence of such mechanisms, including decreased female fertility, increased egg mortality, prolonged oviposition and egg development, and changes in the age structure of the nymphal population has been observed in overcrowded laboratory colonies of *Ornithodoros* species (Vasilieva, Ershova, 1980a,b; Ershova, Vasilieva, 1988). A fecundity-reducing pheromone has been found in crowded conditions and its effect intensified with the additional increase in adult tick crowding (Khalil, 1984). Phillips et al. (1995) speculated on the mechanisms that contribute to the starvation-hardiness of *Ornithodoros* ticks. However, it remains unclear how the results of laboratory observations correlate to field conditions, considering the specific habitats in which nidicolous ticks reside.

Nevertheless, it is tempting to speculate that this phenomenon might be advantageous for argasid ticks, since nidicolous ticks depend heavily on the presence and abundance of host specimens in their refuge as well as the density of tick population within that refuge. Feeding of unfed ticks on fed or feeding specimens of the same species could be an additional strategy to secure blood meal for as many ticks as possible, thereby ensuring the survival of the tick population under unfavorable conditions. The adaptive value of the phenomenon is supported by minimal losses of tick victims (decrease in the egg production, shorter life span etc.) when ticks feed on specimens of the same species.

A certain similarity of the same phenomenon has been observed in a group of nidicolous insects, specifically in kissing bugs from the subfamily Triatominae (Hemiptera, Reduviidae) (Ryckman, 1951; Sandoval et al., 2000). However, the different level of adaptation to hematophagy between argasid ticks and kissing bugs prevents a direct comparison of this phenomenon in both groups of arthropods. Kissing bugs demonstrate not only bloodmeal-stealing through hyperparasitism but also entomophagy (hemolymphagy) utilizing a wide range of invertebrates as food source (Alves et al., 2011; Otálora-Luna et al., 2015; Justi, Galvão, 2017; Schmidt et al., 2019). The phenomenon is primarily observed in laboratory-reared bug colonies or under laboratory conditions using field-collected specimens (Garrido et al., 2021), which parallels the situation with argasids.

To conclude, it remains unclear whether hyperparasitism represents a genuine strategy employed by argasid ticks in their habitats or if it only occurs under artificial conditions of tick maintenance or laboratory experiments.

Ixodid (hard) ticks of the subfamily Ixodinae (Prostriata)

The phenomenon of hyperparasitism has been regularly mentioned in ixodid ticks of the genus *Ixodes* (subfamily Ixodinae or Prostriata group), which is considered similar to that in argasid ticks (Oliver et al., 1986; Buczek et al., 2019; Rodrigues et al., 2023). Unlike soft ticks, hyperparasitism of *Ixodes* males has been observed not only under laboratory conditions but also among specimens collected in the field. For proper interpretation, it is necessary to consider certain features of *Ixodes* biology. Males are unknown for some *Ixodes* species, especially among nidicolous ticks, while for other species males have not been observed attached to their hosts (Arthur, 1962; Balashov, 1972; Leonovich, 2022). Actual blood-feeding (with a minimal amount of blood) has been detected on rare occasions only in the most advanced subgenus *Ixodes* (Balashov, 1972; Leonovich, 2022). Males of the *Ixodes* genus can copulate and inseminate females off host before feeding (Arthur, 1962; Balashov, 1972; Uspensky, Repkina, 1978; Ioffe-Uspensky, Uspensky, 2017).

Some authors have speculated that male attachment to feeding or engorged females is connected with copulation (Nilsson, 1975; Ioffe-Uspensky, Uspensky, 2017), while other specialists view copulation and male attachment to females to be independent (Norval,

1974; Moorhouse, Heath, 1975). However, considering the totality of known information, the two events are most likely related. Unfed males often attach to unfed females, as documented by scars on the female cuticle (Norval, 1974; Moorhouse, Heath, 1975; Alekseev, 1991). Since it is impossible to procure blood from unfed females, there must be a different reason for male attachment. Furthermore, the following facts should be taken into account: 1) attached males were found on feeding females, usually together with copulating males (Moorhouse, 1966; Norval, 1974; Ntiamoa-Baidu, 1986); 2) the majority of parasitizing males attach to females near the genital aperture (Moorhouse, 1966; Nilsson, 1975; Ntiamoa-Baidu, 1986; Durden et al., 2018); 3) the position of mouthparts and palps of attached males is the same as that of copulating males (Durden et al., 2018). Thus, the most likely scenario is that males attached to unfed, feeding or engorged females imitate copulation when they reach the female after another tick has already initiated copulation. It is clear that in *Ixodes*, the biology of hyperparasitism is different from that in soft ticks, where the goal is blood-stealing by unfed ticks from ticks with blood.

An interesting case described by Buczek et al. (2018) who observed oral-anal contact between field-collected unfed male *I. ricinus* and unfed female *Dermacentor reticulatus* is apparently of the same nature. Other cases of attacks of *Ixodes* males on females from the subfamily Amblyomminae (Moorhouse, Heath, 1975; Oliver et al., 1986) might also be interpreted as male attempts at copulation.

Ixodid (hard) ticks of the subfamily Amblyomminae (Metastricata)¹

A number of reports describes the attachment of unfed or underfed tick specimens to feeding or engorged ticks, primarily females, in several genera in the subfamily Amblyomminae (Metastricata group): *Amblyomma* (Barber, 1895; Labruna et al., 2007; Rodrigues et al., 2023), *Aponomma* (Roubaud, Colas-Belcour, 1935), *Dermacentor* (Hooker et al., 1912), *Hyalomma* (Sergeant, 1930; Uzakov, 1961; Buczek et al., 2019), *Rhipicephalus* (Sharif, 1930), *Rhipicephalus (Boophilus)* (Hooker et al., 1912; Klyushkina, 1956). Tick-to-tick attachment and feeding have been observed in both field-collected specimens and those brought from the field to the laboratory. There have also been observations of intergeneric tick-to-tick attachment (Hooker et al., 1912). Such cases are relatively rare in this younger subfamily compared to Ixodinae (Prostricata). We tend to agree with Moorhouse and Heath (1975: p. 572) who view these cases as “aberrations in feeding”. This conclusion is supported by the high rate of mortality among parasitizing ticks in this group. And yet, we cannot completely exclude the possibility that these observations represent aberrations in copulation as suggested by Sharif (1930). The scarcity of details in these reports makes it difficult to draw a definitive conclusion.

¹ The status of Amblyomminae as a subfamily is after Filippova (1997).

Epidemiological importance of the phenomenon

Argasid (soft) ticks

Many authors who have described cases of hyperparasitism believe that the phenomenon enables the transmission of tick-borne pathogens from infected ticks to uninfected specimens, regardless of their position as aggressor or victim (Petrishcheva, 1947; Chebotarevich, 1950; Pospelova-Shtrom, 1953; etc.). However, there is limited experimental evidence to support this logically plausible suggestion.

Two reports demonstrated the transmission of filariid nematode *Dipetalonema viteae* to naïve ticks *Ornithodoros tartakovskyi* feeding on infected ticks, and further to their warm-blooded hosts (Votava et al., 1974; Londoño, 1976). Helmy et al. (1983) showed direct and reciprocal transmission of *Borrelia crocidurae* from infected *O. erraticus* ticks to naïve specimens, which fed on infected ticks, and subsequently to their warm-blooded hosts. Similar results have recently been obtained for *B. hermsii* and *O. hermsi* (Williamson, Schwan, 2018). Importantly, all of these data were obtained only in laboratory experiments.

Therefore, despite the confidence of many authors that this phenomenon facilitates horizontal transmission of tick-borne pathogens in argasid ticks, there is only limited supporting evidence obtained through laboratory experiments. It remains unclear whether such transmission occurs under field conditions and, if it does, how significant this mode of transmission is. The question posed by the initial authors who described pathogen transmission through hyperparasitism, whether “this phenomenon occurs in nature” (Votava et al., 1974: p. 479), still holds relevance today.

Ixodid (hard) ticks

We examine the data in this Subsection in greater detail, to address certain misinterpretations of this subject in the literature. Specifically, it is still unknown whether in *Ixodes persulcatus*, the virus of tick-borne encephalitis is transmitted from infected female to males feeding on them, despite claims that such transmission does occur (Alekseev, Chunikhin, 1990; Alekseev, Dubinina, 1996b).

In the 1990 paper by Alekseev and Chunikhin, the authors rely on two earlier publications (Moorhouse, Heath, 1975; Ntiamoa-Baidu, 1986) to support their claim. However, the first cited paper merely discuss the theoretical possibility of pathogen transmission by this route (“it seems possible”, p. 572). The paper by Ntiamoa-Baidu (1986) does not even mention the problem of pathogen transmission, while focusing on the biology of *I. moreli*, which is not known to be a vector of any pathogen. In the 1996 paper (Alekseev, Dubinina, 1996b), the authors support the claim of pathogen transmission by citing Alekseev (1991) who, in fact, only considered it as a possibility (“it seems quite probable”, p. 59). The same applies to the speculation about *B. burgdorferi* transmission by *I. persulcatus* (Alekseev, Dubinina, 1996a, b). The authors admit that they “have no conclusive evidence” (Alekseev, Dubinina,

1996a, p. 353). of this mode of transmission, and to our knowledge, no such evidence has been forthcoming to this day. In spite of this, the paper by Alekseev and Dubinina (1996a) has been repeatedly cited as a confirmation of hyperparasitic transmission of *B. burgdorferi* by ixodid ticks (Buczek et al., 2019; Rodrigues et al., 2023).

While the possibility of pathogen transmission through hyperparasitism in hard ticks is theoretically plausible, there is no direct evidence to support its occurrence. As a result, the epidemiological importance of the phenomenon in ixodid ticks remains unknown.

CONCLUSION

The potential for horizontal passage of pathogens during tick-to-tick feeding is a highly relevant topic, especially since many tick species are vectors of human and animal pathogens. Of particular interest are the evolutionary aspects and biological mechanisms of tick-to-tick attachment and feeding. Regrettably, all these topics are far from the forefront of contemporary medical acarology.

Based on the currently available data, it is likely that hyperparasitism in soft and hard ticks has different underlying mechanisms. In argasid ticks, while this phenomenon is frequently observed in laboratory colonies of ticks, especially in overcrowded conditions, it remains unknown whether it occurs in natural populations and, if it does, how significant it is for population survival. In the case of *Ixodes* ticks, the hyperparasitism of males on unfed or feeding females appears to be primarily a byproduct of the males' attempts to copulate, while in *Metastriata* ticks it is probably nothing more than a rare aberration in feeding behavior.

It is plausible that the differences between the two families of Ixodoidea result from their independent adaptation to blood-feeding environment, leading to variations in feeding styles and multiple aspects of their biology at various levels (Mans et al., 2002; Mans, Neitz, 2004).

ACKNOWLEDGEMENTS

The valuable advice provided by the late N.A. Filippova greatly assisted the author in preparing this communication. Many thanks to I.D. Ioffe-Uspensky and I.S. Vasilyeva for their constructive comments on the preliminary draft of this paper. The excellent linguistic assistance by Ilia Ouspenski is greatly appreciated.

FUNDING

This work is a private initiative of the author. No grants to carry out or direct this particular research were obtained.

ETHICS APPROVAL AND CONSENT TO PARTICIPATE

This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

CONFLICT OF INTEREST

The author of this work declares that he has no conflicts of interest.

REFERENCES

- Alekseev A.N. 1991. Ecology of tick-borne encephalitis virus: part of Ixodidae ticks males in its circulation. *Ecological Parasitology* 1: 51–62.
- Alekseev A.N., Chunikhin S.P. 1990. Exchange by the tick-borne encephalitis virus between ixodid ticks simultaneously feeding on animals with subthreshold level of viremia. *Meditinskaya Parazitologiya i Parazitarnye Bolezni* 2: 48–50. [In Russian].
- Alekseev A.N., Dubinina H.V. 1996a. Exchange of *Borrelia burgdorferi* between *Ixodes persulcatus* (Ixodidae: Acarina) sexual partners. *Journal of Medical Entomology* 33: 351–354.
- Alekseev A.N., Dubinina H.V. 1996b. Venereal and cannibalistic ways of *Borrelia burgdorferi* sensu lato exchange between males and females of *Ixodes persulcatus* (Ixodidae, Acarina). *Roczniki Akademii Medycy w Białymstoku* 41: 103–110.
- Alves C.L., Araujo R.N., Gontijo N.F., Pereira M.H. 2011. Importance and physiological effects of hemolymphagy in triatomines (Hemiptera: Reduviidae). *Journal of Medical Entomology* 48: 372–381. <https://doi.org/10.1603/ME10151>
- Arthur D.R. 1962. *Ticks and Disease*. Oxford, New York, Pergamon Press, 445 pp.
- Balashov Yu.S. 1972. Bloodsucking Ticks (Ixodoidea)—Vectors of diseases of man and animals. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America* 8 (5): 159–376.
- Balashov Yu.S. 2006. The origin and evolution of parasitism on terrestrial vertebrates in insects, mites and ticks. *Parazitologiya* 40 (5): 409–424. [In Russian].
- Barber C.A. 1895. The tick pest in the tropics. *Nature* 52 (1339): 197–200.
- Beck A.F., Holscher K.H., Butler J.F. 1986. Life cycle of *Ornithodoros turicata americanus* (Acari: Argasidae) in the laboratory. *Journal of Medical Entomology* 23: 313–319. <https://doi.org/10.1093/jmedent/23.3.313>
- Beklemishev V.N. 1948. On interrelationships between systematic position of the agent and the vector of transmissible diseases of terrestrial vertebrates and man. *Meditinskaya Parazitologiya i Parazitarnye Bolezni* 17 (5): 385–400. [In Russian].
- Bhat V.K.M. 1969. Parasitism of males of *Ornithodoros (Pavlovskyella) tholozani* var. *rossi* (Laboulene & Megnin, 1882) Argasidae: Ixodoidea, on fed nymphs and females of the same species. *Journal of the Bombay Natural History Society* 66: 401–403.
- Boshko G.V., Sklyar V.E. 1981. Parasitism of ixodid ticks on horse flies. *Meditinskaya Parazitologiya i Parazitarnye Bolezni* 3: 80–81. [In Russian].
- Buczek A., Bartosik K., Buczek A.M., Buczek W., Stanko M. 2019. Conspecific hyperparasitism in the *Hyalomma excavatum* tick and considerations on the biological and epidemiological implications of this phenomenon. *Annals of Agricultural and Environmental Medicine* 26: 548–554. <https://doi.org/10.26444/aaem/110128>
- Buczek A., Bartosik K., Buczek W., Buczek A.M., Kulina D., Kulisz J., Tomasiewicz K. 2018. A unique phenomenon of oral-anal contact between ticks observed in two tick species *Ixodes ricinus* and *Dermacentor reticulatus*. *Annals of Agricultural and Environmental Medicine* 25 (4): 686–689. <https://doi.org/10.26444/aaem/99054>

- Chebotarevich N.D. 1950. The study of epidemic (tick-borne) recurrence and *Ornithodoros* ticks in the Stavropol' Region. *Meditsinskaya Parazitologiya i Parazitarnye Bolezni* 19 (6): 519–521 [In Russian].
- Dobrynina L.I. 1956. Ability of *Ixodes persulcatus* to attach to insects. *Meditsinskaya Parazitologiya i Parazitarnye Bolezni* 25 (2): 166. [In Russian].
- Durden L.A., Gerlach R.F., Beckmen K.B., Greiman S.E. 2018. Hyperparasitism and non-nidicolous mating by male *Ixodes angustus* ticks (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology* 55: 766–768. <https://doi.org/10.1093/jme/tjy012>
- Ershova A.S., Vasiliyeva I.S. 1988. Age composition of *Ornithodoros papillipes* Bir. nymphs (Argasidae) in intra-population groups of different abundance. *Parazitologiya* 22 (1): 52–57. [In Russian].
- Filippova N.A. 1966. Argasid Ticks (Argasidae). Fauna of the USSR, Arachnoidea, V. 4, Fasc. 3. Moscow–Leningrad, Nauka, 256 pp. [In Russian].
- Filippova N.A. 1997. Ixodid Ticks of Subfamily Amblyomminae. Fauna of Russia and neighbouring countries, Arachnoidea, V. 4, Fasc. 5. Saint Petersburg, Nauka, 436 pp. [In Russian].
- Francis E. 1938. Longevity of the tick *Ornithodoros turicata* and of *Spirochaeta recurrentis* within this tick. *Public Health Report* 53: 2220–2241.
- Garrido R., Campos-Soto R., Quiroga N., Botto-Mahan C. 2021. Bloodmeal-stealing in wild-caught *Mepraia spinolai* (Hemiptera: Reduviidae), a sylvatic vector of *Trypanosoma cruzi*. *Ecological Entomology* 46: 681–683. <https://doi.org/10.1111/een.12999>
- Gray J.S., Estrada-Peña A., Vial L. 2014. Ecology of nidicolous ticks. *Biology of Ticks*, V. 2. New York, Oxford University Press, 39–60.
- Helmy N., Khalil G.M., Hoogstraal H. 1983. Hyperparasitism in *Ornithodoros erraticus*. *Journal of Parasitology* 69: 229–233. <https://doi.org/10.2307/3281305>
- Hoogstraal H., Clifford C.M., Keirans J.E. 1979. The *Ornithodoros (Alectorobius) capensis* group (Acarina: Ixodoidea: Argasidae) of the Palearctic and Oriental Regions. *O. (A.) coniceps* identity, bird and mammal hosts, virus infections, and distribution in Europe, Africa, and Asia. *Journal of Parasitology* 65: 395–407. <https://doi.org/10.2307/3280282>
- Hooker W.A., Bishopp F.C., Wood H.P., 1912. The life history and bionomics of some North American ticks. Washington, Govern. Printing Office, 239 pp.
- Ioffe-Uspensky I., Uspensky I. 2017. The influence of preprandial insemination on feeding and oviposition of *Ixodes persulcatus* females (Acari: Ixodidae) and some thoughts concerning mating strategies in ticks of the genus *Ixodes*. *Ticks and Tick-Borne Diseases* 8: 866–871. doi: 10.1016/j.ttbdis.2017.07.003
- Justi S.A., Galvão C. 2017. The evolutionary origin of diversity in Chagas disease vectors. *Trends in Parasitology* 33 (1): 42–52. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2016.11.002>
- Khalil G.M. 1984. Fecundity-reducing pheromone in *Argas (Persicargas) arboreus* (Ixodoidea: Argasidae). *Parasitology* 88 (3): 395–402. <https://doi.org/10.1017/s0031182000054664>
- Klyushkina E.A. 1956. A rare case of cannibalism in ticks of the family Ixodidae. *Zoologicheskii Zhurnal* 35 (4): 614–615. [In Russian].
- Labruna M.B., Ahid S.M.M., Soares H.S., Suassuna A.C.D. 2007. Hyperparasitism in *Amblyomma rotundatum* (Acari: Ixodidae). *Journal of Parasitology* 93: 1531–1532. <https://doi.org/10.1645/GE-1277.1>
- Leonovich S.A. 2022. Male aphagia in ixodid ticks of the subfamily Ixodinae. *Parazitologiya* 56 (4): 267–281. [In Russian]. <https://doi.org/10.31857/S0031184722040019>
- Llanos-Soto S., Muñoz-Leal S., González-Acuña D. 2019. Hyperparasitism in the seabird tick *Ornithodoros amblyus* (Acari: Argasidae). *Systematic and Applied Acarology* 24: 525–528. <https://doi.org/10.11158/saa.24.3.16>

- Londoño I.M. 1976. Transmission of microfilariae and infective larvae of *Dipetalonema viteae* (Filarioidea) among vector ticks, *Ornithodoros tartakowskyi* (Argasidae), and loss of microfilariae in coxal fluid. *Journal of Parasitology* 62: 786–788.
- Mans B.J., Neitz A.W.H. 2004. Adaptation of ticks to a blood-feeding environment: Evolution from a functional perspective. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 34: 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2003.09.002>
- Mans B.J., Louw A.I., Neitz A.W.H. 2002. Evolution of hematophagy in ticks: Common origin for blood coagulation and platelet aggregation inhibitors from soft ticks of the genus *Ornithodoros*. *Molecular Biology and Evolution* 19 (10): 1695–1705. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a003992>
- Moorhouse D.E. 1966. Observations on copulation in *Ixodes holocyclus* Neumann and the feeding of the male. *Journal of Medical Entomology* 3: 168–171.
- Moorhouse D.E., Heath A.C.G. 1975. Parasitism of female ticks by males of the genus *Ixodes*. *Journal of Medical Entomology* 12: 571–572.
- Nilsson A. 1975. Parasitism of female *Ixodes trianguliceps* by the males. *Oikos* 26: 295–298.
- Norval R.A.I. 1974. Copulation and feeding in males of *Ixodes pilosus* Koch, 1844 (Acarina: Ixodidae). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 37: 129–133.
- Ntiemoa-Baidu Y. 1986. Parasitism of female *Ixodes (Afrixodes) moreli* (Acari: Ixodidae) by males. *Journal of Medical Entomology* 23: 484–488. <https://doi.org/10.1093/jmedent/23.5.484>
- Oliver J.H. Jr., McKeever S., Pound J.M. 1986. Parasitism of larval *Ixodes* ticks by chigger mites and fed female *Ornithodoros* ticks by *Ornithodoros* males. *Journal of Parasitology* 72: 811–812. <https://doi.org/10.2307/3281492>
- Otálora-Luna F., Pérez-Sánchez A.J., Sandoval C., Aldana E. 2015. Evolution of hematophagous habit in Triatominae (Heteroptera: Reduviidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 88: 4. <https://doi.org/10.1186/s40693-014-0032-0>
- Pavlovski E.N. 1941. A new vector of tick-borne recurrence, *Ornithodoros nereensis* Pawl., in Turkmenia. *Doklady Akademii Nauk USSR* 31 (4): 407–409. [In Russian].
- Petrishcheva P.A. 1947. Cannibalism in *Ornithodoros* ticks as a possible way of transmission of tick relapsing fever spirochetes. *Novosti Meditsiny* 5: 24–26. [In Russian].
- Phillips J.S., Adeyeye O., Bruni D., 1995. Respiratory metabolism of the soft tick, *Ornithodoros turicata* (Dugès). *Experimental and Applied Acarology* 19: 103–115. <https://doi.org/10.1007/BF00052550>
- Pospelova-Shtrom M.V. 1953. *Ornithodorinae Ticks and Their Epidemiological Importance*. Moscow, Medgiz, 236 pp. [In Russian].
- Rodrigues D.S., Labruna M.B., Ferreira L.L., Leite R.C. 2023. First description of conspecific hyperparasitism in *Amblyomma sculptum*. *Ticks and Tick-Borne Diseases* 14: 102092. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2022.102092>
- Roubaud E., Colas-Belcour J. 1935. Sur un Ixodidé peu connu d'Extrême-Orient *Aponomma crassipes* Neumann, 1901. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 13 (5): 424–429. <https://doi.org/10.1051/parasite/1935135424>
- Ryckman R.E. 1951. Recent observations on cannibalism in *Triatoma* (Hemiptera: Reduviidae). *Journal of Parasitology* 37 (5): 433–434. <https://doi.org/10.2307/3273249>
- Sandoval C.M., Joya M.I., Gutierrez R., Angulo V.M. 2000. Cleptohaematophagy of the triatomine bug *Belminus herreri*. *Medical and Veterinary Entomology* 14 (1): 100–101. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2915.2000.00210.x>

- Schmidt J.O., Dom P.L., Klotz S.A. 2019. Second-best is better than nothing: Coccothrips as a viable food source for the kissing bug *Triatoma recurve* (Hemiptera: Reduviidae). *Journal of Medical Entomology* 56 (3): 651–655. <https://doi.org/10.1093/jme/tjy233>
- Sergent A. 1930. Presentation d'une nymphe de tique parasitant une autre nymphe de la même espèce. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord* 21: 195–196.
- Sharif M. 1930. A note on monstrosities observed in ixodid ticks. *Record of the Indian Museum, Calcutta* 32 (2): 107–112.
- Theodor O. 1932. Über *Ornithodoros coniceps* Canestrini in Palästina. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 5: 69–79.
- Uspensky I. 2008. Argasid (soft) ticks (Acari: Ixodida: Argasidae). In: Capinera J.L. (ed.), *Encyclopedia of Entomology*, V. 1. Dordrecht, Springer Science, 283–288.
- Uspensky I.V. 2023. The phenomenon of attachment and feeding of unfed ticks (Ixodoidea) on fed and feeding specimens of the same or different species: terminological issues. *Parazitologiya* 57 (4): 310–318. [In Russian]. doi: 10.31857/S0031184723040026
- Uspensky I.V., Repkina L.V. 1978. Some observations on mating and fertilization in *Ixodes persulcatus*. *Zoologicheskii Zhurnal* 57 (7): 1092–1095 [In Russian].
- Uzakov U.Ya. 1961. Homovampirism in ixodid ticks. *Zoologicheskii Zhurnal* 40 (4): 608–609 [In Russian].
- Vasiliyeva I.S., Ershova A.S. 1980a. The influence of group density on moulting of ticks (Argasidae, Ixodoidea) in an experiment. *Meditsinskaya Parazitologiya i Parazitarnye Bolezni* 49 (4): 42–48. [In Russian].
- Vasiliyeva I.S., Ershova A.S. 1980b. The influence of *Ornithodoros papillipes* population density (Argasidae) on oviposition under experimental conditions. *Parazitologiya* 14 (5): 392–397. [In Russian].
- Votava C.L., Rabalais F.C., Ashley D.C. 1974. Transmission of *Dipetalonema viteae* by hyperparasitism in *Ornithodoros tartakovskyi*. *Journal of Parasitology* 60: 479.
- Wheler E.G. 1906. British ticks. *The Journal of Agricultural Science* 1 (4): 400–429.
- Williamson B.N., Schwan T.G. 2018. Conspecific hyperparasitism: an alternative route for *Borrelia hermsii* transmission by the tick *Ornithodoros hermsi*. *Ticks and Tick-Borne Diseases* 9: 334–339. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2017.11.00>

ФЕНОМЕН ПРИСАСЫВАНИЯ И ПИТАНИЯ ГОЛОДНЫХ КЛЕЩЕЙ
(IXODOIDEA) НА СЫТЫХ И ПИТАЮЩИХСЯ ОСОБЯХ
СВОЕГО ИЛИ ЧУЖОГО ВИДОВ:
БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭПИДЕМИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

И. В. Успенский

Ключевые слова: аргасовые клещи, *Ixodes*, Ixodinae (Prostriata), Amblyomminae (Metastriata), питание, копуляция, гиперпаразитизм

РЕЗЮМЕ

Присасывание голодных клещей к напитавшимся или питающимся особям своего вида и питание поглощенной ими кровью (гиперпаразитизм) многократно отмечались в лабораторных колониях иксодоидных клещей, преимущественно семейства Argasidae. До настоящего времени гиперпаразитизм у аргасовых и иксодовых клещей рассматривается как явление одного и того же порядка. Анализ разрозненных описаний этого явления у различных видов клещей обоих

семейств позволяет представить его альтернативное объяснение. У аргасовых клещей питание голодных особей на клещах с кровью представляет собой реальное явление для лабораторных колоний, особенно в условиях перенаселенности и/или длительного голодания. Остается неясным, проявляется ли этот феномен в природных условиях. Вполне возможно, что подобный тип питания (ведущий свое начало от энтомофагии предковых форм) может проявляться у аргазид как следствие их нидикольного образа жизни. У клещей рода *Ixodes* (подсемейство Ixodinae или группа Prostriata) гиперпаразитизм самцов на голодных, питающихся или сытых самках – это вероятнее всего побочный эффект при попытках спаривания в ситуации, когда другой самец уже находится *in copula*. У клещей подсемейства Amblyomminae (группа Metastriata), где явление гиперпаразитизма отмечается достаточно редко, это всего лишь аберрация питания. Возможно, что указанное различие объясняется независимой адаптацией к питанию кровью у аргасовых и иксодовых клещей в процессе эволюции. Несмотря на уверенность большинства авторов в том, что возможна горизонтальная передача патогенных микроорганизмов от клещей-носителей интактным особям, этот вопрос остается открытым. Такая передача была достоверно продемонстрирована только для нескольких видов рода *Ornithodoros* (Argasidae) и только в лабораторных условиях. Практическое значение этого пути передачи возбудителя до сегодняшнего дня остается неясным. Что касается иксодовых клещей, то утверждения о гиперпаразитической передаче возбудителей (вирус клещевого энцефалита и *Borrelia burgdorferi* s. l.) у таежного клеща *Ixodes persulcatus* основаны не на результатах экспериментальной проверки, а лишь на убеждении авторов в том, что такая передача возможна.

УДК 630*4

**О МАССОВОМ ЗАРАЖЕНИИ НАЕЗДНИКОМ-ЭВЛОФИДОМ
APROSTOCETUS XANTHOPUS (HYMENOPTERA, CHALCIDOIDEA)
КУКОЛОК СОСНОВОГО КОКОНОПРЯДА
В ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ**

© 2024 г. Ю. И. Гниненко^а, А. Ю. Гниненко^{а,*}, О. В. Кошелева^в

^аВсероссийский научно-исследовательский институт

лесоводства и механизации лесного хозяйства,

ул. Институтская, 15, г. Пушкино Московской обл., 141202 Россия

^вВсероссийский институт защиты растений,

ш. Подбельского, д. 3, г. Санкт-Петербург, Пушкин, 196608 Россия

*e-mail: gninenkoaj@vniilm.ru

Поступила в редакцию 28.07.2023 г.

После доработки 15.11.2023 г.

Принята к публикации 18.11.2023 г.

В очаге массового размножения соснового коконопряда *Dendrolimus pini* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Lasiocampidae) в Воронежской области было выявлено заражение его куколок куколочным паразитоидом *Aprostocetus xanthopus* Nees, 1834 (Hymenoptera, Eulophidae). Им было уничтожено от 7 до 25% всех куколок фитофага, что свидетельствует о его существенном влиянии на численность коконопряда. Ранее этот паразитоид часто отмечался как энтомофаг соснового коконопряда, но всегда был немногочислен. Биология *A. xanthopus* изучена недостаточно полно, и это затрудняет его возможное использование в качестве агента биологической защиты сосновых лесов от соснового коконопряда.

Ключевые слова: *Aprostocetus xanthopus*, сосновый коконопряд, очаги массового размножения, Воронежская область

DOI: 10.31857/S0031184724010071, EDN: SSMOZO

Сосновый коконопряд *Dendrolimus pini* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Lasiocampidae) является одним из самых известных вредителей сосны в европейской части России (Ильинский и др., 1965; Рывкин, 1963 и др.) и в соседних странах (Sukovata, 2013; Skrzecz et al., 2020). Ранее для защиты леса от данного вредителя были разработаны предложения по использованию яйцедов семейства Trichogrammatidae (Рывкин, 1959).

Но эти предложения и небольшие эксперименты в природных условиях не стали основой для системы биологической защиты сосняков от этого вредителя.

Целью настоящего исследования являлось изучение биологии кукольного паразитоида *Aprostocetus xanthopus* Nees, 1834 (Hymenoptera, Eulophidae), обнаруженного в очаге массового размножения соснового коконопряда в Воронежской области в 2022 г., как возможного агента биологической защиты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в очаге массового размножения соснового коконопряда в Березняговском участковом лесничестве Воронежской области (координаты очага: 49.928524, 41.033292 и 49.983621, 41.071656). Очаг был обнаружен в 2021 г. по нанесённым сильным повреждениям на площади около 200 га. Проведенные специальные обследования показали, что очаг занимает площадь 2145 га и на большей его части осенью 2021 г. кроны были объедены гусеницами более чем на 75%.

Сосновый древостой, в котором сформировался очаг, представляет собой однородные посадки сосны в возрасте около 60 лет, 2-3 бонитетов с полнотой 0.7–0.8. Древостой расположен на песчаных почвах на расстоянии около 10 км от р. Дон. Ранее здесь были развееваемые пески, но впоследствии они были засажены сосной, что предотвратило эрозию, но в созданных искусственных посадках сосны в этом регионе неоднократно возникали очаги массового размножения разных фитофагов.

Проведенное нами обследование весной 2022 г. показало, что численность гусениц, зимующих в лесной подстилке, составила от 4 до 60 экз. на 1 м². Кроме гусениц соснового коконопряда, в подстилке обнаружены куколки соснового бражника *Sphinx pinastri* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Sphingidae), а также коконы обыкновенного *Diprion pini* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera, Diprionidae) и рыжего *Neodiprion sertifer* (Geoffroy, 1785) (Hymenoptera, Diprionidae) сосновых пилильщиков.

Все собранные коконы соснового коконопряда были помещены индивидуально в специальные сосуды и размещены в лаборатории при температуре около 25°C и комнатной влажности. Из коконов примерно через 10 дней начался вылет взрослых особей наездника.

При наблюдениях учитывали дату вылета первых особей, дату массового их появления и дату завершения вылета и учитывали сумму температур, набранную ими за это время.

Вышедшим из куколок особям наездника предлагали для прохождения дополнительного питания раствор мёда, мясной бульон, чистую воду и живых гусениц коконопряда.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Учеты в подстилке показали, что в обследованном очаге наблюдалась повышенная численность не только гусениц соснового коконопряда, но также куколок соснового бражника и коконов сосновых пилильщиков (табл. 1). Коконы сосновых пилильщиков во время обследования были пустыми, так как взрослые особи рыжего соснового пилильщика вылетели и отложили яйца в хвоинки осенью предшествующего года, а коконы обыкновенного соснового пилильщика были очень редки. Проведённый

анализ собранных прошлогодних коконов соснового коконопряда показал, что в популяции на стадии куколки отсутствовала смертность от болезней и паразитических мух. Но около 20% куколок погибли в результате их паразитирования наездником (табл. 2).

Таблица 1. Число особей вредителей в лесной подстилке

Table 1. The number of pest specimens in the forest litter

Квартал, выдел	Число зимующих гусениц коконопряда на 1 м ² , экз.	Число куколок бражника на 1 м ² , экз.	Число коконов пилильщиков на 1 м ² , экз.
Кв. 25, выд. 16	23	1	0
выд. 26	4	2	0
Кв. 27, выд. 28	60	4	1
выд. 11	18	2	0
В среднем по очагу	26.2 ± 18.7	2.2 ± 1.0	0.25

Таблица 2. Состояние куколок соснового коконопряда

Table 2. The state of the pine moth pupae

Квартал, выдел	Общее число коконов в анализе, шт.	Состояние куколок (доля, %, от общего числа)	
		Здоровые	Зараженные
Кв. 25, выд. 16	70	92.9	7.1
выд. 26	48	75.0	25.0
Кв. 27, выд. 28	104	77.9	22.1
В среднем	222	82.0	18.0

Этим паразитическим наездником оказался *Aprostocetus xanthopus* (Hymenoptera, Eulophidae), известный как групповой паразитоид куколок *Dendrolimus pini*, *Macrothylacia rubi* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Lasiocampidae) и златогузки *Euproctis chrysorrhoea* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Erebidae), распространённый в странах Западной Европы (Graham, 1987), на Украине и в Белоруссии (Рывкин, 1963), в европейской части России (Kurdjumov, 1912; Малышев, 1984; Кошелева, 2015), в Сибири (Коломиец, 1962; Рывкин, 1963), на Дальнем Востоке (Костюков, 2000). Однако повсеместно он, как правило, очень редок и нигде не отмечена его значительная роль в качестве энтомофага соснового коконопряда или других фитофагов. В некоторых очагах соснового коконопряда например, в Казахстане, этот паразитоид не был обнаружен (Мухамадиев и др., 2017; Телегина и др., 2014). Согласно данным Б.В. Рывкина

(1963), наездник выявлен во всех очагах соснового коконопряда в Белоруссии, но автор не указывает степень зараженности куколок паразитом. Кроме этого фитофага, Н.Г. Коломиец (1962) отмечает, что этот наездник встречается и на сибирском коконопряде, но всегда редок. По мнению Б.В. Рывкина (1963), возможно развитие двух поколений *A. xanthopus* в течение года.

В обследованном нами очаге весной 2022 г. он оказался фактически единственным и массовым энтомофагом куколок соснового коконопряда. При этом следует отметить, что во время наших обследований вспышка массового размножения соснового коконопряда находилась первый год в фазе пика численности.

Все собранные в очаге куколки коконопряда в коконах через сутки были доставлены в лабораторию, где хранились при температуре около 23–25°C и комнатной влажности. Первые особи наездников появились через 7 дней при наборе 168°C положительных температур, а массовый их вылет произошёл на 15-й день, когда было набрано 360°C.

В лабораторных условиях без дополнительного питания особи наездника прожили около одного месяца. Однако даже через 2 месяца после начала выхода первых особей в садке был обнаружен живым один наездник, при условии, что никакого корма он не получал.

Из предлагаемого им питания они активно проявляли интерес только к живым гусеницам коконопряда. Сразу же после подсадки гусеницы в садок с особями *A. xanthopus* наездники напали на неё и в течение 1–1.5 суток гусеница погибала в результате потери большей части гемолимфы. Предлагаемые наездникам растворы мёда, белковый бульон и вода не привлекали их внимания.

Из собранных нами куколок выходило разное число взрослых особей *A. xanthopus* (табл. 3).

Таким образом, из куколок самок выходит в 3.48 раза особей наездника больше, чем из куколок самцов. Это пока предварительный результат изучения особенностей выхода *A. xanthopus* из куколок хозяина, но он показывает, что каждая паразитированная куколка соснового коконопряда обеспечивает появление на лесном участке большого числа особей этого паразитоида.

Таблица 3. Выход взрослых особей наездника из куколок соснового коконопряда в очаге его массового размножения в Воронежской обл.

Table 3. Emergence of parasitic wasp imagoes from pine moth pupae in the mass emergence focus in Voronezh Oblast

Пол куколок	Число куколок	Число вышедших наездников, шт.	
		в среднем	Max–min
Самки	17	233.18 ± 26.31	462–41
Самцы	12	67.0 ± 11.72	132–6

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые выявлен в качестве массового энтомофага куколочный паразитоид *Aprostocetus xanthopus*, уничтоживший в очаге массового размножения соснового коконопряда до 25% куколок вредителя. Биология этого энтомофага остаётся практически не известной, что затрудняет его использование в качестве агента биологической защиты сосняков.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках исследований по государственному заданию Всероссийского научно-исследовательского института лесоводства и механизации лесного хозяйства по теме «Научное обоснование и разработка средств биологической защиты таёжных лесов от сибирского коконопряда».

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или теплокровных животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ильинский А.И., Евлахова А.А., Сиротина М.И., Швецова О.И., Андреева Г.И., Кондаков Ю.П., Звоскова Г.А., Распопов П.М., Чернова Г.С. 1965. Надзор, учёт и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых. М., Лесная промышленность, 525 с. [Ilinskii A.I., Evlakhova A.A. Sirotnina M.I., Shchetsova O.I., Andreeva G.I., Kondakov Yu.P., Zvoskova G.A., Raspopov P.M., Chernova G.S. 1965. Nadzor, uchet i prognoz massovykh razmnozhenii khvoe- i listogryzushchikh nasekomykh. Moscow, Lesnaia promyshlennost', 525 pp. (In Russian)].
- Коломиец Н.Г. 1962. Паразиты и хищники сибирского шелкопряда. Новосибирск, СО АН СССР, 174 с. [Kolomiets N.G. 1962. Parazity i khishchniki sibirskogo shelkopriada. Novosibirsk, SO AN SSSR, 174 pp. (In Russian)].
- Костоков В.В. 2000. Сем. Tetracampidae – Тетракампыды; сем. Eulophidae – Эвлофиды (с. 582–601). Лер П.А. (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Ч. 4. Владивосток: Дальнаука, 579–601. [Kostiukov V.V. 2000. Family Tetracampidae; Family Eulophidae. In Ler. P.A. (ed.). Opredelitel nasekomykh Dalnego Vostoka Rossii, V. IV, Pt. 4. Vladivostok, Dalnauka, 579–601. (In Russian)].
- Косшелева О.В. 2015. Наездники семейства Eulophidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) Ставропольского края со специальным обсуждением подсемейства Tetrastichinae. Автореф. дис. ... канд. биол. наук., Санкт-Петербург, 24 с. [Kosheleva O.V. 2015. Naezdniki semeistva Eulophidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) Stavropolskogo kraia so spetsialnym obsuzhdeniim podsemeistva Tetrastichinae. Abstract of Candidate of Biological Science thesis, Saint Petersburg, 24 pp. (In Russian)].
- Малышев Д.С. 1984. Биология, энтомофаги и динамика численности соснового шелкопряда в условиях юго-востока Европейской части СССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., МЛТИ, 24 с. [Malyshev D.S. 1984. Biologia, entomofagi i dinamika sosnovogo shelkopriada v usloviakh yugo-vostoka Evropeiskoi chasti SSSR. Abstract of Candidate of Biological Science thesis, Moscow, MLTI, 24 pp. (In Russian)].

- Мухамадиев Н.С., Муртазина А.С., Сагадиев Ж.К., Сейлгази́на С.М. 2017. Роль энтомофагов в популяциях соснового шелкопряда (*Dendrolimus pini* L.) в лесах РГУ ГЛПР «Семей Орманы». Вестник Алтайского государственного аграрного университета 1(147): 62–67. [Mukhamadiev N.S., Murtazina A.S., Sagdiev Zh.K., Seilgazina S.M. 2017. The role of entomophages in European pine moth population (*Dendrolimus pini* L.) in the forests of the State Forest Natural Reserve “Semey Ormany”. Bulletin of Altai State Agricultural University 1(147): 62–67. (In Russian)].
- Рывкин Б.В. 1959. К биологии и хозяйственному значению лесной трихограммы *Trichogramma embryophagum* (Htg.) (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Энтомологическое обозрение 38 (2): 382–393. [Ryvkin B.V. 1959. On the biology and economic importance of *Trichogramma embryophagum* (Htg.) (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Entomological Review 38 (2): 382–393. (In Russian)].
- Рывкин Б.В. 1963. Энтомофаги и защита леса. Минск, Государственное изд-во с/х литературы БССР, 147 с. [Ryvkin B.V. 1963. Entomofagi i zashchita lesa. Minsk, Gosudarstvennoe izdatelstvo s/kh literatury BSSR, 147 pp. (In Russian)].
- Телегина О.С., Вибе Е.П., Залесов С.В. 2014. Динамика состояния сосновых древостоев и вспышки массового размножения фитофагов в Государственном национальном природном парке «Бурабай». Вестник Алтайского государственного аграрного университета 12(122): 71–75. [Telegina O.S., Vibe E.P., Zalesov S.V. 2014. The dynamics of pine stand condition and phytophagan mass reproduction outbreaks in the National Natural Park “Burabay”. Bulletin of Altai State Agricultural University 12(122): 71–75. (In Russian)].
- Graham M.W.R. de V. 1987. A reclassification of the European Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae), with a revision of certain genera. Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology 55 (1): 1–392.
- Kurdjumov N.V. 1912. One new species of *Tetrastichus* (Insecta, Hymenoptera) from the Crimea. Bulletin de la Société des Naturalistes et des Amis de la Nature en Crimée 1: 144–145.
- Skrzecz I., Ślusarski S., Tkaczyk M. 2020. Integration of science and practice for *Dendrolimus pini* (L.) management – A review with special reference to Central Europe // For. Ecol. Manag. V. 455. Article number: 117697.
- Sukovata L. 2013. Outbreaks of *Dendrolimus pini* in a warming environment. In: Proceedings of IUFRO 7.03.05 and 7.03.07. Forest insect disturbance in a warming environment. Banff, Canada, p. 25.

ON THE MASS INFECTION OF THE PINE MOTH PUPAE
BY THE EULOPHID PARASITOID WASP *APROSTOCETUS XANTHOPUS*
(HYMENOPTERA, CHALCIDOIDEA) IN VORONEZH OBLAST

Yu. I. Gninenko, A. Yu. Gninenko, O. V. Kosheleva

Keywords: *Aprostocetus xanthopus*, pine cocoon moth, breeding grounds, Voronezh Oblast

SUMMARY

In the outbreak of the pine moth *Dendrolimus pini* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Lasiocampidae) in Voronezh Oblast, mass infection of its pupae with the pupal parasitoid wasp, *Aprostocetus xanthopus* Nees, 1834 (Hymenoptera, Eulophidae), was revealed. It had destroyed from 7 to 25% of all phytophage pupae, which indicates its significant impact on the cocoon moth abundance. Previously, this parasitoid was frequently noted as an entomophage of the pine moth, but it has always been low in number. The biology of *A. xanthopus* has not been studied enough completely and this hampers its use as an agent of biological protection of pine forests from the pine moth.

ПОТЕРИ НАУКИ
МСТИСЛАВ ВЛАДИМИРОВИЧ КРЫЛОВ
(09.10.1930–13.12.2023)

Редколлегия журнала «Паразитология»

*e-mail: parazitologiya@zin.ru



DOI: 10.31857/S0031184724010083, **EDN:** SSRMTR

13 декабря 2023 года ушёл из жизни известный советский и российский паразитолог профессор Мстислав Владимирович Крылов.

М. В. Крылов родился 9 октября 1930 года. В 1953 г. он окончил Саратовский государственный зооветеринарный институт. После окончания института работал в Таджикистане, сначала в Министерстве сельского хозяйства, а затем заведовал отделом по производству вакцин. Работы по созданию и производству противоящурной вакцины и вакцины против оспы овец и коз получили высокую оценку и были отмечены серебряной медалью ВДНХ СССР. М.В. Крылов окончил аспирантуру при Институте зоологии и паразитологии АН Таджикской ССР им. академика Е.Н. Павловского. Кандидатскую диссертацию защитил в 1960 г. в Ленинградском государственном университете им. А.А. Жданова, докторскую – в 1967 г. в ЗИН АН СССР, звание профессора получил в 1969 г. В период с 1962 по 1975 г. М.В. Крылов за-

ведовал отделом паразитологии во Всесоюзном научно-исследовательском институте болезней птиц МСХ СССР, а в 1976 г. стал заведующим лабораторией протозоологии ЗИН АН СССР, бессменным руководителем которой оставался до 2016 г.

М.В. Крылов внес значительный вклад в изучение паразитических простейших. Первая большая протозоологическая работа была выполнена им в Таджикистане и была связана с изучением фауны и биологии кокцидий овец. Экспедиционные работы на западном Восточном Памире, центральном, южном и северном Таджикистане послужили основой для публикации серий его статей по фауне кровепаразитов позвоночных. Эти исследования, помимо фаунистических данных, содержали ряд теоретических обобщений и важных практических предложений. На основании этих работ М.В. Крыловым была выдвинута и обоснована гипотеза о происхождении кровепаразитизма у пироплазмид и был составлен каталог мировой фауны пироплазмид. Совместно с А.А. Добровольским и А.П. Мыльниковым им была разработана первая макросистема типа Sporozoa. Научные интересы М.В. Крылова не ограничивались всесторонним анализом споровиков. Им в соавторстве с его учениками (А.Г. Самоваром, Л.М. Беловой) методами генетических маркеров и изозимного анализа впервые было доказано наличие генетических обменов у трипаносоматид и был выполнен всесторонний анализ бластоцист. Наряду с теоретическими работами М.В. Крыловым значительное внимание уделял прикладной науке. Широко известен его вклад в борьбу с кокцидиозами и токсоплазмозом животных и человека. На практические разработки в этой области им были получены 5 авторских свидетельств, а в 1986 г. за эту работу коллективу авторов, в который входил М.В. Крылов, была присуждена премия Совета Министров СССР. Большой вклад был сделан М.В. Крыловым в организацию ветеринарной науки. Он координировал научные исследования по протозойным болезням птиц в СССР, был много лет членом Фармакологического совета при Министерстве сельского хозяйства СССР, членом секции «Инвазионные болезни» ВАСХНИЛ, членом Научного совета «Биологические основы освоения и охраны животного мира» при ООБ АН СССР, членом Всемирной научной ассоциации птицеводства. На протяжении многих лет М.В. Крылов являлся членом диссертационных советов Санкт-Петербургской государственной академии ветеринарной медицины и ЗИН РАН, членом редколлегии журналов «Паразитология» и «Folia Parasitologica». Он принимал участие в работе международных конгрессов в Ленинграде, Киеве, Варшаве, Праге, Будапеште, Мадриде, Клермон-Ферране. Под руководством М.В. Крылова были подготовлены и успешно защищены 36 кандидатских и 5 докторских диссертаций. Им опубликовано более 200 научных работ, в т.ч. 6 монографий. Выдающийся вклад М.В. Крылова в развитие отечественной паразитологии был отмечен целым рядом государственных наград и почетных званий. Мстислав Владимирович награжден орденом Трудового Красного Знамени и 8 медалями ВДНХ СССР, а в 2007 г. ему было присвоено почетное звание «Заслуженный деятель науки Российской Федерации».

Память о М.В. Крылове как о преданном своему делу учёном и талантливом руководителе сохранится в памяти ее коллег.

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ СТАТЕЙ ЗА 2023 Г. (ТОМ 57)

	№	Стр.
Артемьева С. Ю. См. Берлов О. Э.	2	167
Артюшина Ю. С. См. Ермолова Н. В. и др.	2	137
Бамматов Д. М. См. Ермолова Н. В. и др.	2	137
Берлов О. Э., Артемьева С. Ю. К фауне блох (Insecta, Siphonaptera) заповедника «Байкало-Ленский»	2	167
Беспятова Л. А. См. Бугмырин С. В. и др.	1	3
Бугмырин С. В., Поутонен Т. Б., Пахомова Т. Н., Беспятова Л. А., Чевская В. Е., Кочерова Н. А. Иксодовые клещи и переносимые ими инфекции в Карелии: анализ клещей, поступивших от населения в Центр гигиены и эпидемиологии в Республике Карелия (г. Петрозаводск)	1	3
Букина Л. А. См. Логинова О. А. и др.	1	38
Вержущий Д. Б. См. Медведев С. Г. и др.	4	267
Вершинин Е. А., Мельникова О. В. Находки клеща <i>Haemaphysalis japonica douglasi</i> Nuttall et Warburton, 1915 (Acari, Ixodidae) в окрестностях Иркутска	2	172
Вершинин Е. А. См. Стариков В. П.	4	344
Володин О. Ю. См. Стариков В. П.	4	344
Григорьев М. П. См. Ермолова Н. В. и др.	2	137
Григорьев М. П. См. Магеррамов Ш. В. и др.	2	124
Григорьева Л. А. См. Федоров Д. Д.	3	253
Давыденко Т. В., Никишин В. П. Неполная фрагментация гигантских ядер тегумента у акантелл скребня <i>Acanthocephalus tenuirostris</i> (Palaeacanthocephala, Echinorhynchida)	4	337

Данилова Е. В. См. Селиванова Н. П.	3	261
Дмитриева Е. В. См. Пронькина Н. В.	6	504
Ермолова Н. В., Аргюшина Ю. С., Лазаренко Е. В., Бамматов Д. М., Григорьев М. П., Климова Л. И., Сурхаев Д. Б., Халидов А. Х. Блохи (Siphonaptera) млекопитающих и птиц южной части Прикаспийского песчаного природного очага чумы	2	137
Интересова Е. А. См. Сербина Е. А.	6	521
Климова Л. И. Ермолова Н. В. и др.	2	137
Кондратьев Е. Н. См. Поршаков А. М. и др.	3	228
Корнеева М. Г. См. Поршаков А. М. и др.	3	228
Корнилова О. А., Радаев А. В., Серёдкин И. В., Чистякова Л. В. Фауна эндобрионных инфузорий рубца оленей <i>Cervus elaphus</i> Linnaeus, 1758	1	52
Котти Б. К. Блохи (Siphonaptera) грызунов в Закавказском высокогорном природном очаге чумы	2	151
Котти Б. К. См. Медведев С. Г. и др.	4	267
Кочерова Н. А. См. Бугмырин С. В. и др.	1	3
Кравченко В. Н. См. Стариков В. П.	4	344
Крупенко Д. Ю. См. Смирнов П. А.	2	108
Кузнецов А. А. См. Магеррамов Ш. В. и др.	2	124
Лазаренко Е. В. См. Ермолова Н. В. и др.	2	137
Леонович С. А. IV Международный паразитологический симпозиум «Современные проблемы общей и частной паразитологии» (Санкт-Петербург, 7–9 декабря 2022 г.)	1	77
Леонович С. А. О происхождении иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae)	2	91
Логинова О. А., Спиридонов С. Э., Масленникова О. В., Букина Л. А. Молекулярная характеристика <i>Echinococcus canadensis</i> (Cestoda: Taenidae) от волка из Кировской области	1	38

Магеррамов Ш. В., Марцоха К. С., Манджиева В. С., Смолянкина М. Г., Григорьев М. П., Кузнецов А. А., Попов Н. В. Оценка влияния современного потепления климата на динамику численности блох малого суслика в Северо-Западном Прикаспии	2	124
Манджиева В. С. См. Магеррамов Ш. В и др.	2	124
Марцоха К. С. См. Магеррамов Ш. В и др.	2	124
Масленникова О. В. См. Логинова О. А. и др.	1	38
Медведев С. Г. Морфотипы блох (Insecta, Siphonaptera)	3	199
Медведев С. Г. Памяти Марии Кирилловны Станюкович (30.01.1960 –28.05.2023)	4	350
Медведев С. Г., Вержуцкий Д. Б., Котти Б. К. Блохи рода <i>Xenopsylla</i> (Siphonaptera; Pulicidae) как переносчики в природных очагах чумы	4	267
Медведев С. Г. См. Миронов С. В.	1	84
Мельникова О. В. См. Вершинин Е. А.	2	172
Миронов С. В., Медведев С. Г. Потери науки. Дубинина Елена Всеволодовна (12.06.1937–27.12.2022)	1	84
Никишин В. П. См. Давыденко Т. В.	4	337
Никишин В. П., Пономарёв Д. В. Об организации ядер в тегументе некоторых скребней классов <i>Palaecanthosephala</i> и <i>Archiacanthosephala</i>	1	44
Пахомова Т. Н. См. Бугмырин С. В. и др.	1	3
Пономарёв Д. В. См. Никишин В. П.	1	44
Поршаков А. М., Корнеева М. Г., Кондратьев Е. Н. Аннотированный список гамазовых клещей (Mesostigmata, Gamasina), связанных с мелкими млекопитающими, птицами и пресмыкающимися Саратовской области	3	228
Попов Н. В. См. Магеррамов Ш. В и др.	2	124
Поутонен Т. Б. См. Бугмырин С. В. и др.	1	3
Пронькина Н. В., Дмитриева Е. В. Распределение моногеней рода <i>Ligophorus</i> на жабрах пиленгаса <i>Planiliza haematocheilus</i>	6	504

Радаев А. В. См. Корнилова О. А. и др.	1	52
Регель К. В. Морские желуди <i>Semibalanus balanoides</i> (L.) и <i>Balanus crenatus</i> Bruguière (Balanidae) – промежуточные хозяева <i>Fimbriarioides intermedia</i> (Fuhrmann, 1913) и двух видов рода <i>Microsomacanthus</i> (Cestoda, Hymenolepididae), паразитов морских уток атлантического сектора Арктики и Северной Пацифики	3	179
Редколлегия. К юбилею академика Олега Николаевича Пугачева	6	443
Редколлегия. От редколлегии журнала «Паразитология»	5	355
Редколлегия. Потери науки.		
Митенев Валентин Кельсиевич (03.05.1929–23.11.2022)	1	86
Рзаев Ф. Г. Ультраструктурные особенности кожно-мышечного мешка гельминта <i>Heterakis dispar</i> (Schrank, 1790) (Nematoda: Heterakidae)	1	20
Романенко В. Н. О продолжительности периода активности <i>Dermacentor reticulatus</i> (Fabricius, 1794) (Parasitiformes, Ixodidae) в таёжной зоне Западной Сибири	3	245
Русинек О. Т. Паразитофауна песчаной и каменной широколобок (Scorpaeniformes, Cottidae) из озера Байкал (обзор результатов и перспективы исследований)	6	481
Рысс А. Ю. Эволюция жизненных циклов стволовых фитонематод как результат экологической и филогенетической коадаптаций с хозяевами и переносчиками	6	450
Селиванова Н. П., Данилова Е. В. Первая находка <i>Ixodes lividus</i> Koch, 1844 (Ixodidae) на территории Республики Коми	3	261
Сербина Е. А., Интересова Е. А. К видовому составу паразитов рыб в реках и озерах юга Западной Сибири	6	521
Серёдкин И. В. См. Корнилова О. А. и др.	1	52
Смирнов П. А., Крупенко Д. Ю. Реконструкция строения мирацидия <i>Derogenes varicus</i> (Digenea, Derogenidae): первое ультраструктурное описание шипов на поверхности личинок Nemiurata	2	108
Смолянкина М. Г. См. Магерамов Ш. В и др.	2	124

Спиридонов С. Э. См. Логинова О. А. и др.	1	38
Стариков В. П., Кравченко В. Н., Вершинин Е. А., Володин О. Ю. О расширении границы ареала <i>Polyplax hannswrangeli</i> Eichler, 1952 (Aporlura) в Западной Сибири	4	344
Сурхаев Д. Б. См. Ермолова Н. В. и др.	2	137
Успенский И. В. Феномен присасывания и питания голодных клещей (Ixodoidea) на сытых и питающихся особях своего или чужого видов: проблемы терминологии	4	310
Федоров Д. Д., Григорьева Л. А. Находка <i>Ixodes ricinus</i> (L., 1758) (Acari, Ixodinae) выше северной границы ареала в Республике Карелия, Российская Федерация	3	253
Халидов А. Х. См. Ермолова Н. В. и др.	2	137
Чевская В. Е. См. Бугмырин С. В. и др.	1	3
Чистякова Л. В. См. Корнилова О. А. и др.	1	52
Шатров А. Б. Секрет дермальных желез водяных клещей (Acariiformes, Parasitengonina, Hydrachnidia) и его структурные характеристики	4	319
Azari-Hamidian S., Harbach R. E. Arthropod-borne and arthropod-related viruses in Iran and neighboring countries	5	356
Danilov L. G., Ivanova G. P., Kaplin V. G., Varfolomeeva E. A. Acaricidal effect of secondary metabolites from symbiotic bacteria <i>Xenorhabdus bovienii</i> and <i>X. nematophila</i> of entomopathogenic nematodes on spider mite <i>Tetranychus urticae</i> (Trombidiformes, Tetranychidae)	1	64
Ivanova G. P. См. Danilov L. G.	1	64
Kaplin V. G. См. Danilov L. G.	1	64
Kornyuchuk Yu. M. <i>Helicometra fasciata</i> (Rudolphi, 1819) complex from new fish host in the Black sea, the broadnosed pipefish <i>Syngnathus typhle</i> Linnaeus, 1758, with notes on biology of this trematode species	6	498
Harbach R. E. См. Azari-Hamidian S.	5	356
Varfolomeeva E. A. См. Danilov L. G.	1	64