

УДК 597.552.5:591.69(282.247.212)

ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ГОСТАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS* (ZEDER 1800) (CESTODA, PROTEOCEPHALIDAE) – ПАРАЗИТА ЛОСОСЕОБРАЗНЫХ СИБИРИ

© 2023 г. Л. В. Аникиева^а, Д. И. Лебедева^{а, *}

^аКарельский научный Центр РАН, Петрозаводск, 186910 Россия

*e-mail: daryal78@gmail.com

Поступила в редакцию 09.12.2022 г.

После доработки 23.03.2023 г.

Принята к публикации 19.05.2023 г.

Изучена внутривидовая изменчивость цестоды *Proteocephalus longicollis* из трех видов хозяев – нельмы (*Stenodus nelma*), ленка (*Brachymistax lenok*) и мальмы (*Salvelinus malma*) отряда лососеобразных. Установлено, что гостальные формы гельминта сходны по показателям внутривидовой изменчивости и доле редких форм, оцененным по полиморфным признакам формы сколекса и половозрелых члеников. Выявлены гостальные различия по морфофизиологическим признакам – прикрепления, трофики и репродукции. Показано, что фенотипически наиболее разнообразна гостальная форма паразита из нельмы, у которой обнаружены максимальная разнородность количественных признаков и разнообразие частот их встречаемости. Сделан вывод о том, что на изменения условий обитания в хозяине гельминт реагирует преимущественно за счет пластичных признаков, которые обладают широкой нормой реакции.

Ключевые слова: внутривидовая изменчивость, паразит *Proteocephalus longicollis*, лососеобразные, паразито-хозяинные отношения

DOI: 10.31857/S0044513423070036, EDN: HTFADX

Фенотипическая изменчивость гельминтов – важный и актуальный аспект экологической и эволюционной паразитологии. Изучение фенотипического разнообразия гельминтов, обладающих широкой специфичностью к окончательным хозяевам, позволяет оценить роль изменчивости в процессе внутривидовой дифференциации и освоении видом различной среды обитания. В настоящее время исследования охватывают разные систематические группы гельминтов: моногеней, трематод, цестод, скребней (Шульман–Альбова, 1952; Фрезе, 1977; Фортунатто, 1987; Пугачев, 1988; Евланов, 1992; Гиченок, 1995; и др.). Однако работы подобного плана немногочисленны, а вопросы внутривидовой дифференциации паразитов изучены недостаточно. Множественность факторов, воздействующих на паразитов, слабая изученность паразитов как зоологических объектов, отрывочность и скудность сведений о биологии и распространении многих видов препятствуют развитию этого направления в паразитологии и затрудняют интерпретацию данных.

Цестода *Proteocephalus longicollis* (Zeder 1800) (син. *P. exiguus*) – широко распространенный в водоемах голярктический вид паразитов рыб.

Цикл развития *P. longicollis* включает одного промежуточного хозяина – копепоид отрядов Cyclopoida и Calanoida (Альбетова, 1975; Аникиева и др., 1983). Окончательные хозяева – сиговые, хариусовые, лососевые и корюшковые рыбы. Как неспецифичный паразит, *P. longicollis* зарегистрирован у широкого круга рыб разных отрядов: миногиобразных, окунеобразных, сельдеобразных, трескообразных (Фрезе, 1965; Митенев, Шульман, 1999; Пугачев, 1983, 1984, 2002; Margolis, Arthur, 1979; Scholz, Hanzelova, 1998; Scholz et al., 2007). Молекулярными методами (изучение последовательностей 18S rDNA и RAPD-PCR анализ) установлена индивидуальная и внутривидовая генетическая изменчивость гельминта из разных видов хозяев (Hanzelova et al., 1995; Králóvá, 1996; Králóvá, Spakulová, 1996). Для вида *P. longicollis* характерны высокая изменчивость пластических признаков (Иешко, Аникиева, 1980; Hanzelova et al., 1995, 1996) и морфологический полиморфизм по признакам прикрепления (форма сколекса и апикальной присоски), трофики (форма половозрелых члеников) и репродукции (форма лопастей яичника) (Аникиева и др., 2004; Аникиева, Барская, 2008; Hanzelova et al., 1995). Из-

вестны экологические формы *P. longicollis* из европейской ряпушки (*Coregonus albula* (Linnaeus 1758)), обыкновенного сига (*Coregonus lavaretus* (Linnaeus 1758)) и радужной форели (*Oncorhynchus mykiss* (Walbaum 1792)), которые различаются частотами вариаций полиморфных признаков и морфометрическими показателями (Аникиева и др., 1983; Аникиева, Иешко, 2022; Hanzelova et al., 1995).

В настоящей работе предпринята попытка изучить фенотипическое разнообразие и гостальную изменчивость *P. longicollis* из трех видов лососеобразных рыб водоемов Сибири — нельмы (*Stenodus nelma* (Pallas 1773)), ленка (*Brachymistax lenok* (Pallas 1773)) и мальмы (*Salvelinus malma* (Walbaum 1792)).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужила коллекция тотальных постоянных препаратов цестод, хранящаяся в Музее Гельминтологии Центра паразитологии РАН (Москва). Цестоды были окрашены квасцовым кармином (Быховская-Павловская, 1985). Изучены три выборки *P. longicollis*.

Первая выборка собрана из 9 экз. нельмы из рек Пелядка (бассейн р. Енисей, п-в Таймыр) и Колыма (водная система Восточно-Сибирского моря). Число обнаруженных гельминтов в одной рыбе варьировало от 15 до 117 экз. Препараты были изготовлены и определены В.Я. Трофименко. Нами исследовано 18 половозрелых экземпляров *P. longicollis* — 7 экз. из р. Пелядки и 11 экз. из р. Колымы.

Вторая выборка собрана из 9 экз. ленка р. Тора-Хем (верхнее течение р. Енисей) и устья р. Лены. Число гельминтов в одной рыбе варьировало от 2 до 9 экз. Препараты изготовлены и определены В.А. Ройтманом. Нами исследованы половозрелые экземпляры *P. longicollis*: 5 — из истока р. Енисей, 4 — из р. Лены, 3 (собранных О.Н. Пугачевым) — из Анадырского лимана (Анадырский залив Берингового моря).

Третья выборка собрана из 10 экз. мальмы рек Сокоч и Плотникова (п-в Камчатка). Число обнаруженных гельминтов в одной рыбе варьировало от 1 до 15 экз. Препараты изготовлены и определены В.А. Ройтманом. Нами исследовано 15 половозрелых экземпляров *P. longicollis*. На препаратах цестод всех трех выборок встречались плероцеркоиды и большое число фрагментов *P. longicollis*.

Микроскопирование и измерение червей выполнены с использованием Olympus CX41 (Olympus Corp., Япония) по ранее опубликованным методикам (Аникиева, 1991, 1992). Анализировали качественные (форма сколекса и форма половозрелых члеников) и количественные — пластические признаки (ширина сколекса, диаметр бо-

ковых и апикальной присосок, длина и ширина половозрелых члеников, длина бursy цирруса), а также счетный признак (число семенников). Учитывали строго дорсо-вентрально расположенные на препаратах сколексы и членики со сформированными репродуктивными органами, но без яиц в матке. Показатели внутривидового разнообразия *P. longicollis* определяли по методу Животовского (1982). Вычисляли среднее число вариаций полиморфных признаков (μ), долю редких вариаций (h) и их статистические ошибки (s): $\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_m})^2$; $h = 1 - \mu/m$; $s_\mu \sim \sqrt{\mu(m - \mu)/N}$ и $s_h \sim \sqrt{h(1 - h)/N}$; где m — число вариаций в выборке, p — частоты фенотипов в выборке, N — объем выборки. Показатель μ дает оценку внутривидового разнообразия по числу вариаций. Доля редких вариаций в выборке (h) дает информацию о характере и структуре внутривидового разнообразия. Достоверность различий определяли по критерию Стьюдента (Лакин, 1990), где t^1 , t^2 , t^3 — показатели признака гельминта из нельмы (1), ленка (2) и мальмы (3) соответственно. Оценка разнородности количественных признаков проводилась по взвешенному индексу суммы признаков (Майр, 1971; Аникиева, 1995). Сравнивали число градаций и частотное распределение значений признаков. Всего выделено 60 градаций: по ширине сколекса — 4, по диаметру боковых присосок — 6, по диаметру апикальной присоски — 6, длине члеников — 6, ширине члеников — 14, числу семенников — 4, длине бursy цирруса — 7, длине стробилы — 13.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ изменчивости двух качественных признаков *P. longicollis* показал, что в изучаемых выборках встречались ланцетовидная, ядровидная и булавовидная формы сколекса. Все три выделенные формы обнаружены только в выборке из мальмы, тогда как из ленка и нельмы — отмечено только по две формы. В составе выборки всех трех хозяев доминировала булавовидная форма сколекса, а ланцетовидная была малочисленна (рис. 1А).

По форме половозрелых члеников выделено три вариации: короткая широкая, квадратная и узкая длинная. Выборки различались числом выделенных вариаций и частотами их встречаемости. Все три вариации встречались в выборках из нельмы и мальмы, а в выборке гельминтов из ленка особи с длинной узкой формой члеников не отмечены (рис. 1Б).

Оценка внутривидового разнообразия *P. longicollis* по признаку прикрепления (форма сколекса) не выявила достоверных различий между выборками. По форме половозрелых чле-

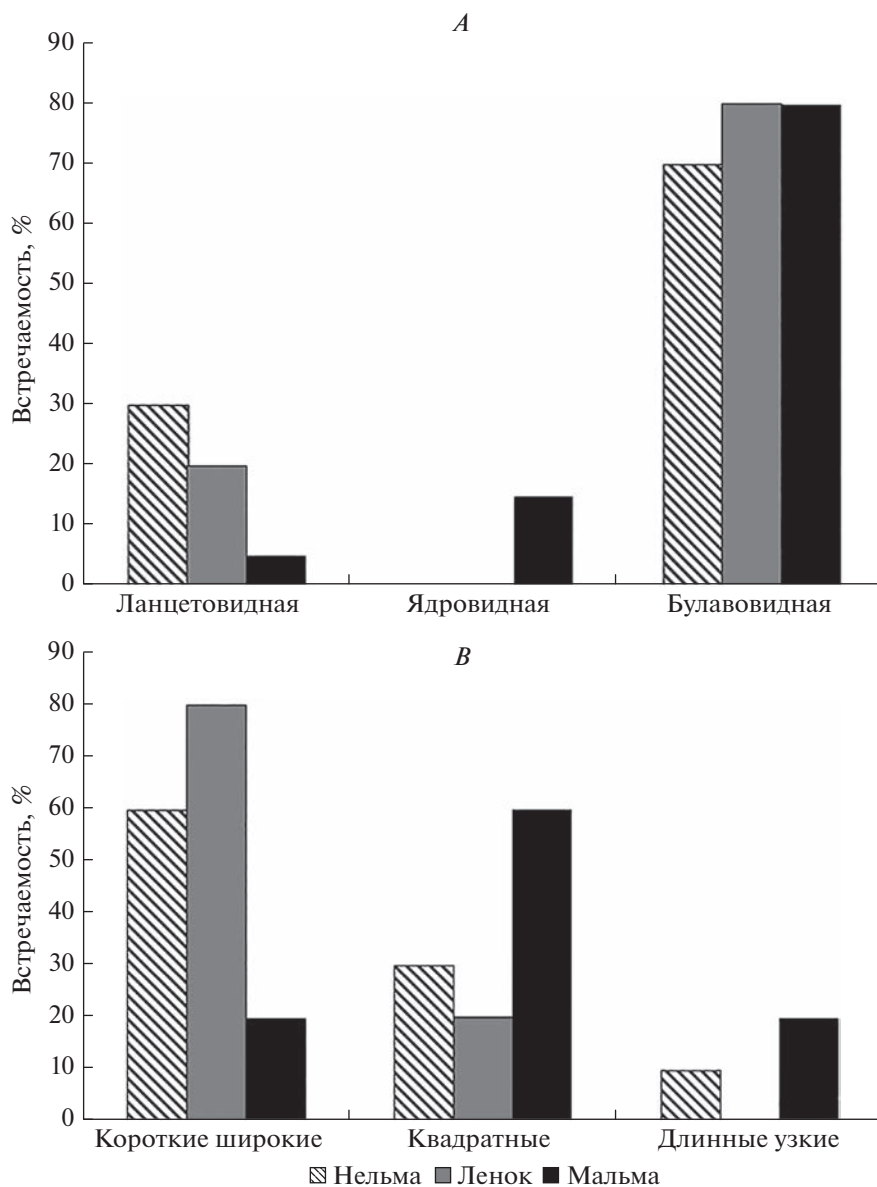


Рис. 1. Встречаемость (%) вариаций формы сколекса и формы половозрелых члеников *P. longicollis* в трех видах хозяев: *А* – вариации формы сколекса, *В* – вариации формы половозрелых члеников.

ников выборка из ленка отличалась от двух других выборок более низким показателем внутрипопуляционного разнообразия. По доле редких вариаций формы сколекса и формы половозрелых члеников все три выборки были сходны (табл. 1 и 2).

Морфометрические показатели цестод *P. longicollis*, исследованных в настоящей работе, значительно варьировали. Наиболее широкие границы колебания параметров всех признаков, за исключением ширины сколекса, наблюдались в выборке из нельмы. Наиболее изменчивы были два признака – длина стробилы и ширина половозрелых члеников. В выборке из ленка ширина ско-

лекса имела более широкие пределы варьирования, чем в выборке из нельмы. Значения остальных пластических признаков цестод из ленка полностью входили в размах изменчивости соответствующих признаков в выборке из нельмы. Морфометрические показатели *P. longicollis* в выборке из мальмы имели меньшие минимальные и максимальные значения и входили в диапазон показателей в выборках из нельмы и ленка. От выборок из нельмы и ленка выборка из мальмы отличалась более высокими значениями длины половозрелых члеников. По размаху изменчивости счетного признака (числа семенников) все

Таблица 1. Популяционная изменчивость формы сколекса *P. longicollis* в трех видах хозяев

Показатели популяционной изменчивости	Обозначения	Хозяин		
		Нельма (1)	Ленок (2)	Мальма (3)
Внутрипопуляционное разнообразие	μ	1.93	1.75	2.25
	S	0.08	0.16	0.33
Доля редких вариаций	h	0.035	0.12	0.25
	S	0.043	0.33	0.1
	h			

Примечание. μ — среднее число вариаций полиморфных признаков ($\mu: t^1 - t^2 = 1.36, p < 0.05; t^1 - t^3 = 0.9, p < 0.05; t^2 - t^3 = 1.7, p < 0.05$); h — доля редких вариаций; s — статистические ошибки показателей; t^1, t^2, t^3 — показатели признака гельминта из нельмы (1), ленка (2) и мальмы (3) соответственно.

Таблица 2. Популяционная изменчивость формы половозрелых члеников *P. longicollis* в трех видах хозяев

Показатель популяционной изменчивости	Обозначения	Хозяин		
		Нельма (1)	Ленок (2)	Мальма (3)
Внутрипопуляционное разнообразие	μ	2.74	1.75	2.80
	s μ	0.19	0.16	0.19
Доля редких вариаций	h	0.09	0.12	0.07
	sh	0.07	0.08	0.07

Примечания. μ — среднее число вариаций полиморфных признаков ($\mu: t^1 - t^2 = 3.8, p = 0.05; t^1 - t^3 = 0.24, p < 0.05; t^2 - t^3 = 4.08, p = 0.05$); h — доля редких вариаций; s — статистические ошибки показателей; t^1, t^2, t^3 — показатели признака гельминта из нельмы (1), ленка (2) и мальмы (3) соответственно.

три выборки оказались относительно сходны (табл. 3).

Анализ изменчивости количественных признаков *P. longicollis* по взвешенному индексу суммы признаков показал, что выборки различались числом градаций. Наибольшее число градаций (46) обнаружено в выборке из нельмы. Эта выборка включала все градации апикальной присоски (6 из 6), максимальное число градаций ширины половозрелых члеников (11 из 14) и длины бурсы цирруса (6 из 7 градаций). Минимальное число

градаций было у выборки из мальмы — 29. Она отличалась от других выборок минимальным числом градаций по ширине сколекса (2 из 6), диаметру боковых присосок (3 из 6), ширине половозрелых члеников (4 из 14) и длине бурсы цирруса (2 из 7). Выборка из ленка по числу обнаруженных градаций занимала промежуточное положение между выборками из нельмы и мальмы — 32 градации. Только в выборке из ленка были представлены все 4 градации по ширине сколекса.

Таблица 3. Изменчивость морфологических признаков *P. longicollis* из разных видов хозяев

Признак	Нельма	Ленок	Мальма
Ширина сколекса, мм	0.20–0.31	0.21–0.36	0.20–0.28
Диаметр боковых присосок, мм	0.08–0.15	0.11–0.15	0.09–0.11
Диаметр апикальной присоски, мм	0.05–0.10	0.04–0.07	0.05–0.07
Длина половозрелых члеников, мм	0.28–0.72	0.24–0.66	0.39–0.88
Ширина половозрелых члеников, мм	0.36–1.87	0.77–1.05	0.44–0.73
Число семенников, n	24–61	29–64	31–66
Длина бурсы цирруса, мм	0.18–0.52	0.18–0.30	0.18–0.24
Длина стробилы, см	1.80–7.00	2.00–5.00	0.90–4.50
Ширина стробилы, см	0.10–0.20	0.08–0.20	0.03–0.13

Примечания. Для каждого признака указаны пределы значений минимум–максимум.

Анализ вариационных рядов признаков показал, что выборки различались характером распределения значений в частотных классах. В выборке из нельмы наиболее разнородны три признака: ширина половозрелых члеников, длина бурсы цирруса и длина стробилы, в распределении частотных классов которых наблюдалось три подъема. Так, 80% значений диаметра апикальной присоски и длины половозрелых члеников входили в три смежных класса. Ширина сколекса, диаметр боковых присосок и число семенников имели один доминирующий частотный класс (рис. 2).

Выборка из ленка наиболее разнообразна по длине стробилы, в распределении частотных классов значений которой наблюдалось два подъема. Значения диаметра апикальной присоски, длины и ширины половозрелых члеников распределялись относительно равномерно в три частотных класса. Число семенников представлено двумя основными частотными классами. Ширина сколекса, диаметр боковых присосок и длина бурсы цирруса имели один центральный класс (рис. 2).

Выборка из мальмы, также как и выборки из нельмы и ленка, наиболее разнообразна по длине стробилы. Значения длины половозрелых члеников распределялись преимущественно в три частотных класса, число семенников — в два. Значения остальных пяти признаков (ширина сколекса, диаметр боковых и апикальной присосок, ширина половозрелых члеников и длина бурсы цирруса) имели один доминирующий частотный класс (рис. 2).

Сопоставление распределения частотных классов значений признаков *P. longicollis* в вариационных рядах показало, что выборки гельминта из нельмы и ленка сходны по трем признакам — диаметру апикальной присоски, длине половозрелых члеников и длине стробилы. Они различались доминирующими частотными классами по ширине сколекса, диаметру боковых присосок, ширине половозрелых члеников, числу семенников и длине бурсы цирруса. Выборка из мальмы отличалась от выборок из нельмы и ленка доминирующими значениями ширины сколекса, длины и ширины половозрелых члеников, числа семенников и длины стробилы (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное нами исследование *P. longicollis* из водоемов Сибири позволило оценить фенотипическое разнообразие и гостальную изменчивость гельминта в условиях обитания в разных видах хозяев — нельме, ленке и мальме, принадлежащих к разным родам и семействам отряда лососеобразных. Было установлено, что по показателям внутривидового разнообразия двух полиморфных признаков (формы сколекса и

формы половозрелых члеников) и его структуре гостальные формы гельминта из изучаемых видов хозяев сходны. Из трех фенотипов сколекса (ланцетовидного, ядровидного и булавовидного) наиболее распространены два — ланцетовидный и булавовидный. Булавовидный фенотип составляет основу численности в гостальных группировках (70–80% численности), а ланцетовидный малочислен (5–30%). Третий фенотип — ядровидный — малочислен и встречается только у группировки из мальмы. Некоторые различия между гостальными экоформами *P. longicollis* наблюдаются по встречаемости вариаций формы половозрелых члеников. В экоформах гельминта из нельмы и ленка доминирует фенотип стробилы с короткой широкой формой члеников, фенотип с квадратной формой члеников малочислен. В мальмовой экоформе доминирует фенотип с квадратной формой члеников, а фенотипы с короткой широкой и узкой длинной формой члеников малочисленны.

Изучение фенотипического разнообразия *P. longicollis* в европейской ряпушке и обыкновенном сиге озер Карелии показало, что популяционные группировки *P. longicollis*, формируемые в ряпушке и сиге, сходны по соотношению фенотипов стробилы (доминирует фенотип с члениками квадратной формы) и различаются по соотношению фенотипов сколекса. В европейской ряпушке доминирует фенотип с ядровидной формой сколекса, в обыкновенном сиге — фенотип с булавовидной формой. Группировки с другими фенотипами редки и малочисленны (Аникиева и др., 2004; Аникиева, Иешко, 2007, 2022).

Три различающиеся морфологические формы стробилы были найдены у гостальной формы *P. longicollis* из радужной форели водоемов Словакии: с удлиненной формой половозрелых члеников (тип А), с широкими половозрелыми члениками (тип В) и квадратной формой половозрелых члеников (тип С). К типу А отнесены 60% стробил, к типу С — 39%, к типу В — только 1% (Hanzelova et al., 1995).

Сопоставление полученных нами материалов с известными данными по морфологическому полиморфизму *P. longicollis* из сиговых рыб Карелии и радужной форели Словакии позволило выявить своеобразие гостальных форм гельминта из лососеобразных Сибири. По фенотипам сколекса они наиболее сходны с сиговой экоформой гельминта из озер Карелии, но отличаются от карельской ряпушковой. По фенотипам половозрелых члеников экоформа гельминта из мальмы сходна как с сиговой, так и ряпушковой экоформами (Аникиева и др., 2004; Аникиева, Иешко, 2022). Экоформы из нельмы и ленка отличаются от таковой из радужной форели Словакии отсутствием фенотипа с удлиненной формой половозрелых члеников (Hanzelova et al., 1995), а от сиговой и

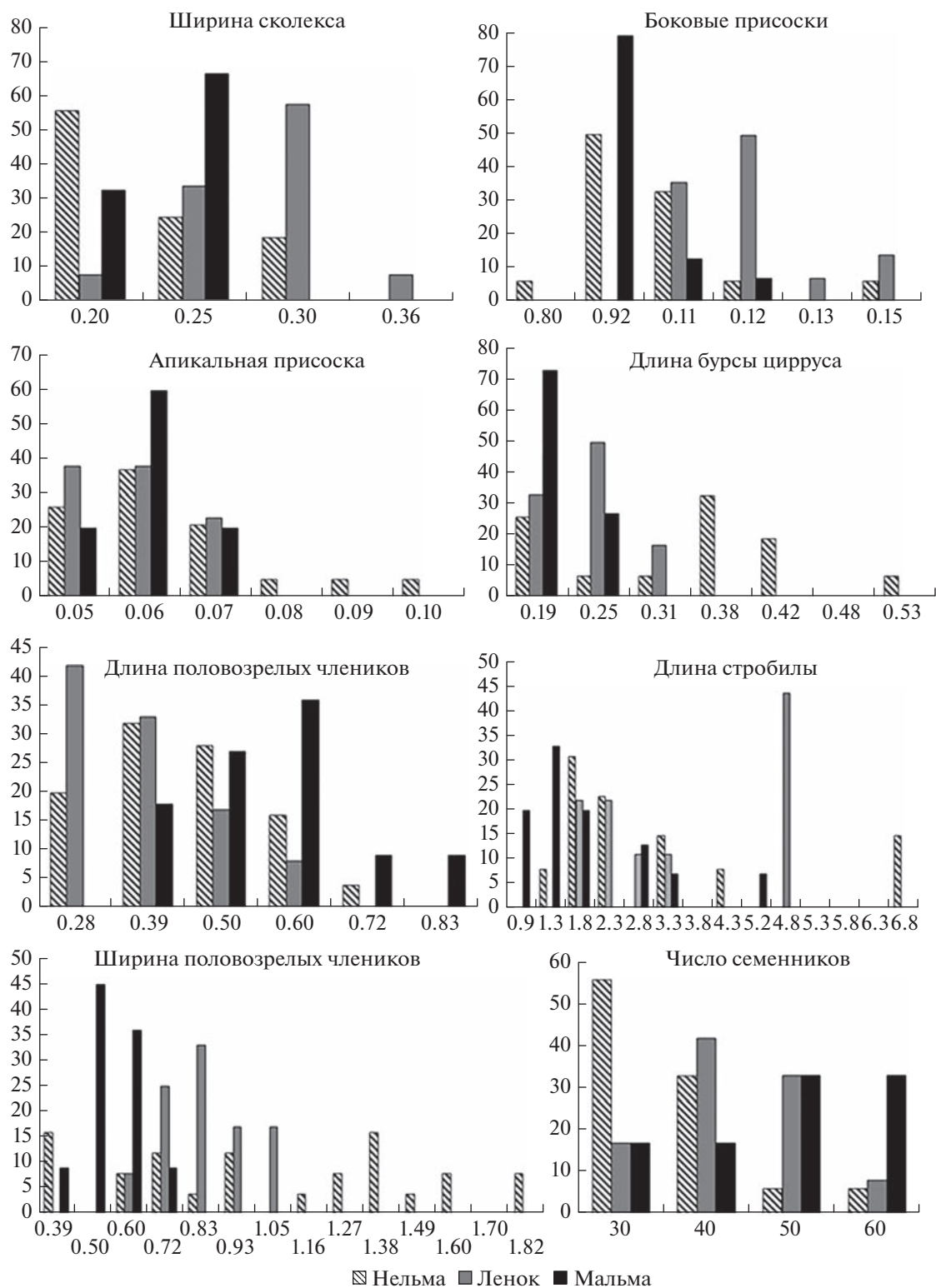


Рис. 2. Частотное распределение значений количественных признаков *P. longicollis* в трех видах хозяев. По осям ординат — встречаемость, %; по осям абсцисс — среднее значение для класса.

ряпушковой экоформ — доминированием фенотипа с короткими широкими половозрелыми члениками (Аникиева и др., 2004; Аникиева, Иешко, 2022).

Известно, что количественные признаки *P. longicollis* обладают широкой нормой реакции на условия среды (Аникиева и др. 1983; Hanzelova, Spakulova, 1992; Hanzelova et al., 1995; и др.). Нами установлено высокое фенотипическое разнообразие *P. longicollis* в лососеобразных рыбах Сибири, оцененное по изменчивости количественных признаков. Выявлены сходные черты и различия между гостальными формами по уровню разнообразия и характеру изменчивости. Все три гостальные формы *P. longicollis* высоко изменчивы по ширине сколекса, ширине половозрелых члеников и длине стробилы. Фенотипически наиболее разнообразна гостальная группировка *P. longicollis* из нельмы. Она имеет сложную структуру, в которой по длине стробилы можно выделить три фенотипа. Первый фенотип включает особей длиной до 2.5 см (мелкие), второй фенотип — от 3 до 4.5 см (средние) и третий фенотип — до 7 см (крупные особи). Первый фенотип составляет основу численности (более 60%). Вторым и третьим фенотипы немногочисленны (15 и 20% соответственно), но играют важную роль в репродуктивном потенциале экоформы. Гостальная форма *P. longicollis* из ленка значительно уступает нельмовой по фенотипическому разнообразию и его структуре и отличается от нее распределением частотных классов размеров половозрелых члеников и длины бursy цирруса. Мальмовая экоформа *P. longicollis* отличается от нельмовой и леноквой меньшими размерами половозрелых члеников и стробилы.

Особенности фенотипического разнообразия и гостальной изменчивости *P. longicollis* были сопоставлены с условиями обитания гельминта в трех видах лососеобразных рыб Сибири, которые различаются образом жизни. Нельма — крупный полупроходной вид. Нагуливается в опресненных участках морей и низовьев рек. Единственный вид из семейства сиговых, для которого характерен хищный образ жизни. Молодь питается личинками насекомых, мизидами и молодью других рыб. Взрослая нельма потребляет главным образом молодь сиговых (ряпушку, омуля, тугуна, чира) и собственную молодь. В р. Колыма нельма переходит на питание рыбой уже на первом году жизни (Копосов, Смирнов, 2017). Среди сиговых Сибири нельма характеризуется наиболее высоким заражением цестодой *P. longicollis*. Так, в р. Лена гельминт встречался у 93% рыб с интенсивностью до 150 экз. (Пугачев, 1984; Платонов, Кузьмин, 2011). Хищничество и каннибализм нельмы обеспечивают высокую численность и фенотипическое разнообразие гельминтов, поступающих в нее из разных видов сиговых рыб и

собственно нельмы. Их приживаемость, рост и развитие связаны с паразито-хозяйинными отношениями и конкуренцией при высокой интенсивности заражения нельмы.

Ленок — один из представителей рода *Brachymystax* семейства лососевых, места обитания которого — предгорные участки рек. Для ленка характерна эврифагия. Он поедает любую доступную пищу. В первый год жизни личинки и мальки питаются зоопланктоном, личинками хирономид и мелкими поденками, с двухлетнего возраста в питании отмечается рыба (преимущественно карповые и окуневые), доля которой достигает 60–80% к 8–9 годам (Сверлова, 2009). Ленок обычно имеет размеры 25–40 см и массу 150–700 г. По инвазии *P. longicollis* ленок значительно уступает нельме. При сходной с нельмой частотой встречаемости гельминта (80%) интенсивность заражения ленка варьирует от 1 до 49 экз., индекс обилия 6.7 экз. При этом половозрелые черви встречаются единично (Губанов, Волобуев, 1975; Пугачев, 1984; Матвеева, Матвеев, 1990).

Мальма — один из многочисленных видов рода *Salvelinus* семейства лососевых. Мальма распространена на значительной территории арктического побережья Азии к западу от Берингова пролива. В бассейне р. Камчатки мальма распадается на две хорошо различимые морфологические группы, каждая из которых включает как проходные, так и жилые экологические формы гольцов (озерную, озерно-речную и речную бентосоядную, ручьевую). Представители одной морфологической группы жилых гольцов питаются в основном бентосом, тогда как взрослые гольцы занимают трофическую нишу неспециализированного хищника (Глубоковский, 1995). Озерно-речная жилая мальма из рек Сокоч и Плотникова отличается малой величиной; длина 17–34 см, средний вес 300 г, нагуливается в озерах, а для нереста мигрирует в ручьи и реки. Цестода *P. longicollis* встречается у разных форм мальмы, но зараженность рыб обычно невысока — 26%, интенсивность 1–4 экз., индекс обилия 0.6 экз. (Буторина и др., 2011).

В целом, проведенное нами исследование и полученные результаты об особенностях фенотипического разнообразия, встречаемости и численности *P. longicollis* в трех видах лососеобразных рыб Сибири позволяют высказать мнение о том, что к условиям обитания в хозяине паразит приспособляется преимущественно за счет пластичных признаков, которые обладают широкой нормой реакции. Наиболее благоприятные условия для обитания гельминт находит в нельме, что отражается в высоком фенотипическом разнообразии и изменчивости гостальной экоформы *P. longicollis*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны Музею гельминтологии Центра паразитологии РАН (Москва) за предоставленный материал и академику О.Н. Пугачеву (ЗИН РАН) за ценные советы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (№ госрегистрации 122032100130-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Альбетова Л.М., 1975. Изучение жизненного цикла *Proteocephalus exiguus* La Rue, 1911 (Cestoda, Proteocephalidae) в экспериментальных условиях // Научные труды Тюменского гос. ун-та. Т. 31. С. 117–124.
- Аникиева Л.В., 1991. Использование морфологических показателей *Proteocephalus pollanicola* (Cestoda: Proteocephalidae) для уточнения происхождения его хозяина — ирландского сига *Coregonus pollan* Thompson // Паразитология. Т. 25. Вып. 3. С. 228–233.
- Аникиева Л.В., 1992. Морфологическая изменчивость популяции *Proteocephalus percae* (Cestoda: Proteocephalidae) в оз. Риндозеро // Паразитология. Т. 26. Вып. 5. С. 389–395.
- Аникиева Л.В., 1995. Изменчивость паразита окуня цестоды *Proteocephalus percae* в ареале хозяина // Паразитология. Т. 29. Вып. 4. С. 279–288.
- Аникиева Л.В., Барская Ю.Ю., 2008. Морфологическое разнообразие паразита лососевидных рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) из сига *Coregonus lavaretus* малых водоемов национального парка “Паанаярви” // Труды КарНЦ РАН. Вып. 13. С. 12–16.
- Аникиева Л.В., Иешко Е.П., 2007. Морфологический полиморфизм цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) в онтогенезе // Паразитология. Т. 41. Вып. 2. С. 103–111.
- Аникиева Л.В., Иешко Е.П., 2022. Фенотипическое разнообразие популяционных группировок *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) паразита сига *Coregonus lataretus* (L.) // Паразитология. Т. 56. Вып. 2. С. 91–107.
- Аникиева Л.В., Малахова Р.П., Иешко Е.П., 1983. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука. 167 с.
- Аникиева Л.В., Харин В.Н., Спектор Е.Н., 2004. Полиморфизм и структура популяции *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) из европейской ряпушки *Coregonus albula* L. // Паразитология. Т. 38. Вып. 5. С. 438–447.
- Буторина Т.Е., Бусарова О.Ю., Ермоленко А.В., 2011. Паразиты гольцов (Salmonidae: Salvelinus) Голарктики. Владивосток: Дальнаука. 281 с.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 121 с.
- Гиченко Л.А., 1995. Изменчивость и фенотипическое разнообразие скребня *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala) из двух видов беломорских рыб // Зоологический журнал. Т. 74. Вып. 8. С. 15–26.
- Глубоковский М.К., 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука. 343 с.
- Губанов Н.М., Волобуев В.В. 1975. О гельминтофауне озерного гольца рода *Salvelinus* из бассейна реки Охоты // Паразитические организмы Северо-Востока Азии. Владивосток. С. 188–189.
- Евланов И.А., 1992. Внутрипопуляционный полиморфизм плероцеркоидов *Digramma interrupta* (Cestoda, Ligulidae) и его роль в функционировании паразитарной системы // Журнал общей биологии. Т. 53. Вып. 3. С. 368–372.
- Животовский Л.А., 1982. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 38–44.
- Иешко Е.П., Аникиева Л.В., 1980. Полиморфизм *Proteocephalus exiguus* — массового паразита сиговых рыб // Паразитология. Т. 14. Вып. 5. С. 422–426.
- Копосов А.Е., Смирнов А.А., 2017. Биология нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Coregonidae) среднего течения реки Колымы в границах Магаданской области // Вопросы рыболовства. Т. 18. Вып. 2. С. 163–175.
- Лакин Г.Ф., 1990. Биометрия. М.: Высшая школа. 352 с.
- Майр Э., 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с.
- Матвеева Е.Н., Матвеев А.Н., 1990. Сравнительный анализ паразитофауны ленка // Паразиты и болезни рыб Ледовитоморской провинции. Новосибирск: Наука. С. 69–74.
- Митенев В.К., Шульман Б.С., 1999. Паразиты рыб Мурманской области. Систематический каталог. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 72 с.
- Платонов Т.А., Кузьмин Н.В., 2011. Паразитарные заболевания рыб реки Лены и их рыбохозяйственное значение // Достижения науки и техники АПК. № 5. С. 68–69.
- Пугачев О.Н., 1983. Гельминты пресноводных рыб северо-востока Азии // Исследования по морфологии и фаунистике паразитических червей. Т. 121. С. 90–114.
- Пугачев О.Н., 1984. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л.: Зоологический институт РАН. 156 с.
- Пугачев О.Н., 1988. Феногеографический анализ *Dactylogyrus phoxini* Malewitskaja, 1949 // Эколого-популяционный анализ паразито-хозяйственных отношений. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 103–109.
- Пугачев О.Н., 2002. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Книдарии, моногенети, цестоды // Труды Зоологического института РАН. Т. 297. 248 с.
- Сверлова Т.В., 2009. Биология ленка *Brachymystax lenok* (Pallas) верхнего течения реки Лены // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. Т. 2. Вып. 2. С. 55–60.
- Фортунатто М.Э., 1987. Выделение неметрических вариаций и характеристика некоторых группировок *Dactylogyrus vastator* Nyb., 1924 (Monogenea), паразита карповых рыб // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 161. С. 51–62.

- Фреze В.И., 1965. Протеоцефалы — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М.: Наука. 538 с.
- Фреze В.И., 1977. Лентецы Европы (экспериментальное изучение полиморфизма) // Труды ГЕЛАН. Т. XXVII. С. 174–204.
- Шульман-Альбова Р.Е. 1952. К вопросу об изменчивости дигенетического сосальщика рыб *Podocotyle atom* (Rud.) Odhner // Учен. зап. Ленингр. гос. ун-в. Серия биолог. Т. 141. Вып. 28. С. 110–126.
- Hanzelova V., Špakulová M., 1992. Biometric variability of *Proteocephalus neglectus* (Cestoda, Proteocephalidae) in 2 different age-groups of the rainbow trout from the Dobsina water reservoir (East Slovakia) // Folia Parasitologica. V. 39 (4). P. 307–316.
<https://folia.paru.cas.cz/artkey/fo1-199204-0002.php>
- Hanzelova V., Šnábel V., Špakulová M., Kralova I., Fagerholm H.-P., 1995. A comparative study of the fish parasites *Proteocephalus exiguus* and *P. percae* (Cestoda: Proteocephalidae): morphology, isoenzymes and karyotype // Canadian Journal of Zoology. V. 73. P. 1191–1198.
<https://doi.org/10.1139/z95-142>
- Hanzelová V., Šnábel V., Špakulová M., 1996. On the host specificity of fish tapeworm *Proteocephalus exiguus* La Rue, 1911 (Cestoda) // Parasite. V. 3(3). P. 253–257.
<https://doi.org/10.1051/parasite/1996033253>
- Králóvá I., 1996. A total DNA characterization in *Proteocephalus exiguus* and *P. percae* (Cestoda: Proteocephalidae): random amplified polymorphic DNA and hybridization techniques // Parasitology Research. V. 82. P. 668–671.
- Králóvá I., Špakulová M., 1996. Intraspecific variability of *Proteocephalus exiguus* La Rue, 1911 (Cestoda: Proteocephalidae) as studied by the random amplified polymorphic DNA method // Parasitology Research. V. 82. P. 542–545.
- Margolis L., Arthur J.R., 1979. Synopsis of the parasites of fishes of Canada. Ottawa: Thorn Press Limited. 270 p.
- Scholz T., Hanzelova V., 1998. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. Praha: Academia. 118 p.
- Scholz T., Hanzelova V., Škeříková A., Shimazu T., 2007. An annotated list of species of the *Proteocephalus* Weinland 1858 aggregate sensu de Chambrier et al. (2004) (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in the Palearctic Region, their phylogenetic relationships and a key to their identification // Systematic Parasitology. V. 67 (2). P. 139–156.

PHENOTYPIC DIVERSITY AND HOSTAL VARIABILITY OF *PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS* (ZEDER 1800) (CESTODA, PROTEOCEPHALIDAE), A PARASITE OF SALMONIFORMES FISHES OF SIBERIA

L. V. Anikieva¹, D. I. Lebedeva^{1, *}

¹Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 186910 Russia

*e-mail: daryal78@gmail.com

Intraspecific variability of the cestode, *P. longicollis* was studied from three host species, the Nelma (*Stenodus nelma*), the Lenok (*Brachymistax lenok*), and the Malma (*Salvelinus malma*) of fish order Salmoniformes. Host forms of helminthes were found to be similar in intrapopulation diversity and in the proportion of rare forms evaluated by polymorphous features of the scolex shape and sexually mature segments. Hostal differences in morphophysiological traits, such as the attachment, trophics and reproduction, were revealed. The parasites from Nelma are shown to phenotypically be the most diverse. These forms show the maximum heterogeneity of diversity and distribution frequencies. The conclusion is drawn that the helminthes respond to changes in the habitat conditions in the host predominantly by plastic traits.

Keywords: intraspecific variability, cestode, salmonids, parasite-host relations