

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, фаринкса, 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 фаринкса и длины ротовой присоски с длиной фаринкса 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

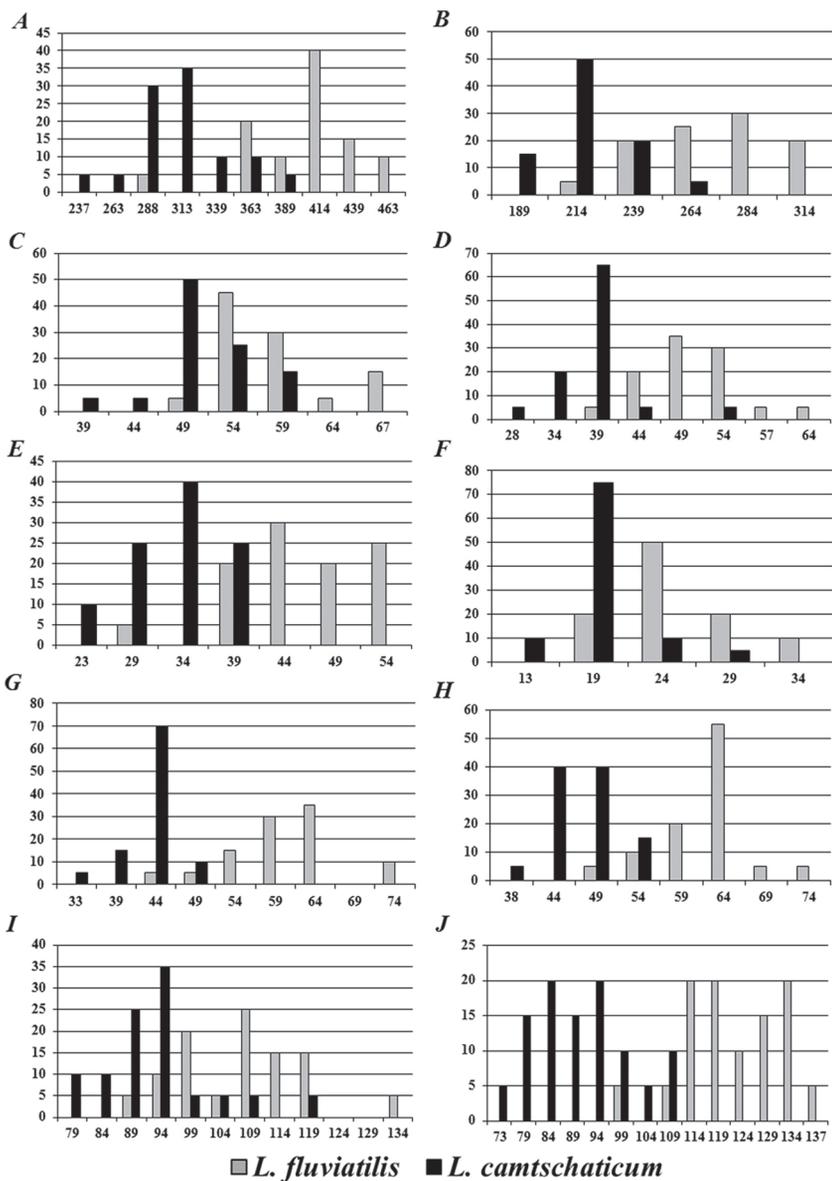


Рисунок 1. Частотное распределение признаков у метацеркарий *Diplostomum petromyzifluviatilis* из *Lampetra fluviatilis* и *Lethenteron camtschaticum*: *A* – длина тела, *B* – ширина тела, *C* – длина ротовой присоски, *D* – ширина ротовой присоски, *E* – длина фаринкса, *F* – ширина фаринкса, *G* – 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

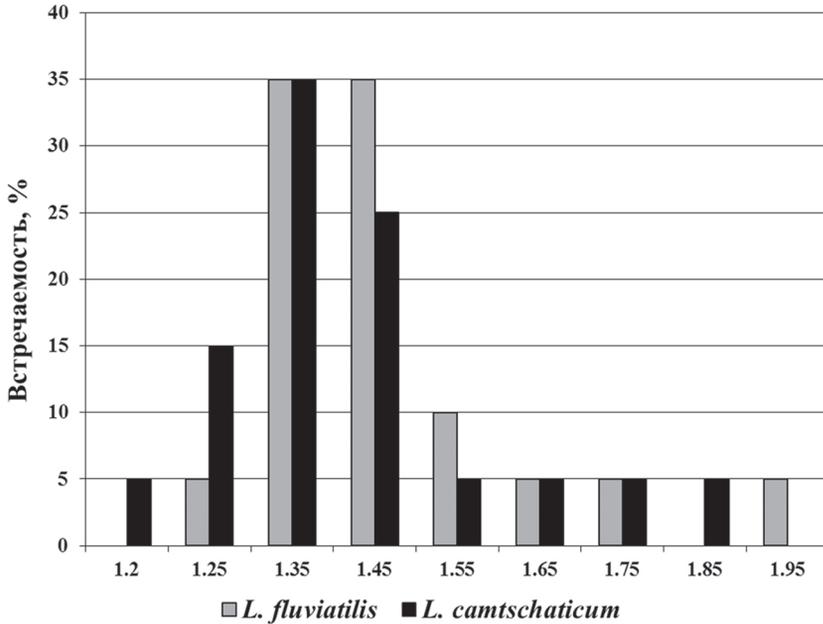


Рисунок 2. Встречаемость вариаций индекса формы тела метацеркарий *Diplostomum petromyzifluviatilis* из *Lampetra fluviatilis* и *Lethenteron camtschaticum*.

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).

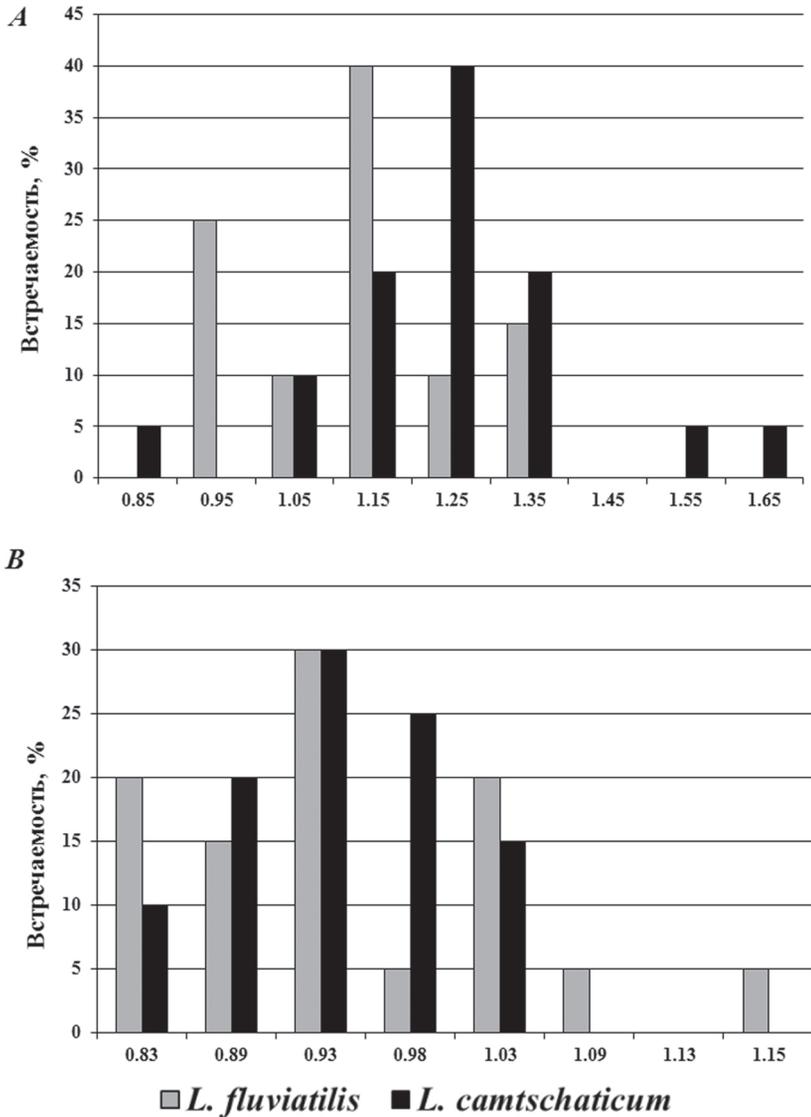


Рисунок 3. Встречаемость вариаций индекса формы ротовой и брюшной присосок у метацеркарий *Diplostomum petromyzifluviatilis* в *Lampetra fluviatilis* и *Lethenteron camtschaticum*: *A* – ротовая присоска, *B* – брюшная присоска.

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.

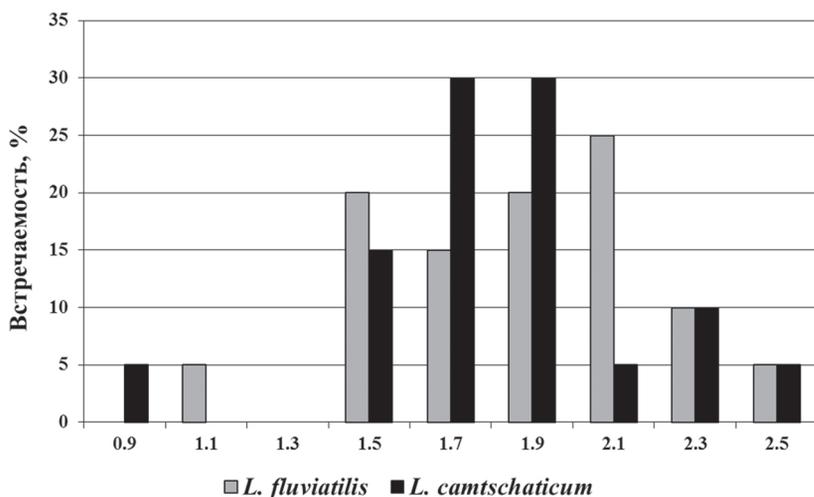


Рисунок 4. Встречаемость вариаций индекса формы фаринкса у метацеркарий *Diplostomum petromyzifluviatilis* в *Lampetra fluviatilis* и *Lethenteron camtschaticum*.

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).

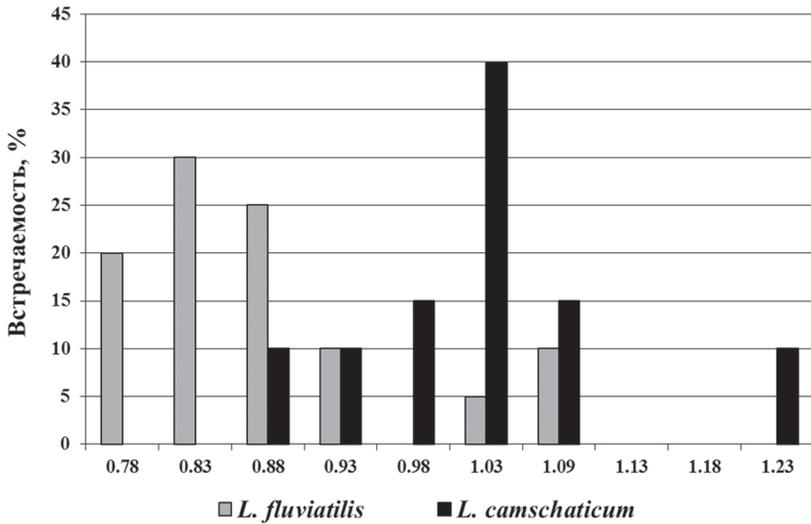


Рисунок 5. Встречаемость вариаций индекса формы органа Брандеса у метацеркарий в *Lampetra fluviatilis* и *Lethenteron camtschaticum*.

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. Метациркарии 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. VNIORH 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.