

УДК 597. 552.5: 591.69 (282.247.212)

**ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИОННЫХ
ГРУППИРОВОК *PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS* (ZEDER 1800)
(CESTODA: PROTEOCEPHALIDAE) –
ПАРАЗИТА СИГА *COREGONUS LAVARETUS* (L.)**

© 2022 г. Л. В. Аникиева^а, *, Е. П. Иешко^а

^аОбособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11 Петрозаводск, Р. Карелия 185910 Россия

*e-mail: lva-45@mail.ru

Поступила в редакцию 16.02.2022 г.

После доработки 11.03.2022 г.

Принята к публикации 15.03.2022 г.

Изучено фенотипическое разнообразие популяции цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder 1800) из сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus 1758) оз. Каменное (заповедник Костомукшский, Северная Карелия). Дана характеристика изменчивости внутривидовых группировок *P. longicollis*, выделенных по дискретным признакам прикрепительного и трофико-репродуктивного комплексов. Оценены разнообразие, сходство и различие морфометрических показателей и роль отдельных группировок в фенотипическом разнообразии популяции. Показано, что основу популяции *P. longicollis* составляет фенотип с булавовидным сколексом. Такой фенотип хорошо дифференцируется от ядровидного и ланцетовидного фенотипов более крупными размерами сколекса и более низкими показателями изменчивости. Сделан вывод о том, что важным фактором формирования фенотипического разнообразия и структуры популяции гельминта является экологический тип поведения хозяина, определяющий занимаемую популяцией нишу. Адаптивный ответ популяции *P. longicollis* на изменение вида хозяина обеспечивается за счет изменения частот фенотипов, различающихся признаками прикрепления.

Ключевые слова: популяция, структура, фенотипическое разнообразие, обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus*, цестода *Proteocephalus longicollis*

DOI: 10.31857/S0031184722020016, **EDN:** FEOVCZ

Изучение внутривидовой изменчивости и популяционной организации вида – одна из основных задач популяционной биологии, теории эволюции и систематики. Определение роли изменчивости в процессе внутривидовой дифференциации, а также

в освоении видом различной среды обитания позволяет понять пути приспособления вида к изменяющимся условиям среды (Майр, 1974; Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

Изучение изменчивости и популяционной структуры вида у паразитических организмов представляет особенный интерес. В отличие от свободноживущих видов животных и растений популяционная структура вида формируется как взаимодействие популяций паразита и хозяина в процессе их адаптации к условиям среды. Двойственный характер среды обитания паразитов, в которой средой первого порядка является живой организм, принципиально отличает адаптацию паразитов от адаптации свободноживущих организмов. Специфичность как встречаемость в определенном круге хозяев отражает определенный этап специализации и эволюции паразитов и проявляется в исторически сложившейся степени соответствия определенного вида паразита определенному виду или группе хозяев (Шульман, 1958; Добровольский и др., 1994).

Анализ работ показывает, что спектр гельминтов, вовлекаемых в исследования с позиций популяций, сравнительно широк и охватывает разные систематические группы: моногеней, трематод, цестод, скребней. Популяционные группировки паразитов, формирующиеся в разных видах хозяев, характеризуются специфическими параметрами морфологических признаков, различаются набором дискретных признаков и частотами их встречаемости (Шульман–Альбова, 1952; Фортунато, 1987; Пугачев, 1988; Евланов, 1992; Гиченок, 1995; и др.).

Цестода *Proteocephalus longicollis* (Zeder 1800) (син. *P. exiguus*) – широко распространенный паразит лососеобразных рыб. Для вида характерны широкий размах морфологической изменчивости (Фрезе, 1965; Scholz, Hanzelova, 1998), высокая генетическая изменчивость (Král'ová, 1996; Král'ová, Spakulova, 1996; и др.) и морфологический полиморфизм (Иешко, Аникиева, 1980; Hanzelova et al., 1995). Основные хозяева *P. longicollis* – сиговые рыбы. В водоемах Европейского Севера из семейства сиговых обитают два вида – европейская ряпушка *Coregonus albula* (Linnaeus 1758) и обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus 1758).

Экологическая изменчивость и фенотипическое разнообразие популяций *P. longicollis* наиболее подробно изучены в озерах Карелии. Выявлено два несвязанных комплекса дискретных признаков: прикрепления (форма сколекса и апикальной присоски, расположение боковых присосок) и трофико-репродукции (форма члеников и их внутренних структур). По форме сколекса выделено три вариации: ланцетовидная, ядровидная и булавовидная, по форме половозрелых члеников три вариации типа стробил: с короткими широкими члениками, с квадратными члениками и длинными узкими члениками (Аникиева и др., 2004; Аникиева, Барская, 2008). Показано, что в популяции *P. longicollis*, формируемой в европейской ряпушке *C. albula*, доминирует

только одна группировка с ядровидной формой сколекса и стробилой с половозрелыми члениками квадратной формы. Группировки с другими фенотипами редки и малочисленны (Аникиева и др., 2004; Аникиева, Иешко, 2007). Прослежены изменения в структуре популяции *P. longicollis* в ареале европейской ряпушки (Аникиева, 2008).

В данной работе предпринято изучение популяционной морфологии *P. longicollis* из сига *Coregonus lavaretus* оз. Каменного. Изучали дискретные группировки *P. longicollis* для оценки их разнообразия, сходства и различий по морфометрическим показателям и роли в фенотипическом разнообразии популяции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Оз. Каменное (заповедник Костомукшский, бассейн р. Кемь, Белое море) – олиготрофный водоем с чистой по химическому составу водой и разнообразной флорой и фауной. Водоем представляет интерес как одна из немногих экосистем, сохраняющих естественное состояние и близких к ненарушенным природным экосистемам. Рыбное население представлено 13 видами. Среди них преобладают ряпушка, сиг, налим, а также окунь и щука (Первозванский, 1986).

Материалом для изучения морфологической изменчивости *P. longicollis* послужили сборы цестод из обыкновенного сига. Методом неполного гельминтологического вскрытия в июне 2009–2010 гг. исследовано 33 экз. сигов. Цестоды были расслаблены в воде, зафиксированы в спирте и окрашены кармином (Быховская-Павловская, 1985). Микроскопирование и измерение червей выполнены с использованием оборудования Центра коллективного пользования ИБ КарНЦ РАН. Измеряли только строго дорсо-вентрально расположенные на препаратах особи. Для анализа трофико-репродуктивных признаков выбирали членики, находящиеся на одной и той же стадии развития (со сформированными репродуктивными органами, но без яиц в матке). Анализировали пластические признаки (ширина сколекса, диаметр боковых присосок, длина и ширина апикальной присоски, длина и ширина половозрелых члеников, длина бурсы цирруса, размах крыльев яичника) и один счетный признак (число семенников). Всего изучено 37 экз. половозрелых гельминтов. Анализ морфологической изменчивости выполнен с использованием метода главных компонент Past 4.06 (Hammer et al., 2001) и пакета программ Statistica 5.0. Значимость различий и их величину определяли по *t*- и *F*- критериям (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Выборка цестод из сига оз. Каменное представлена особями, различающимися по форме сколекса – ланцетовидной, ядровидной и булавовидной, которые были объединены в три группировки. Наиболее часто встречались особи с булавовидным сколексом – 55% от числа исследованных, с ланцетовидным и ядровидным сколексами соответственно 24 и 21%. Все три группировки имели широкий размах изменчивости показателей ширины сколекса и различались их минимальными и максимальными значениями. У группировки с ядровидным сколексом оба показателя были сдвинуты влево, у группировки с булавовидным сколексом – вправо, а группировка с ланцето-

видным сколексом занимала промежуточное положение (табл. 1). Диапазон значений ширины сколекса особей, принадлежащих к разным группировкам, перекрывался на 28%. При попарном сравнении группировок коридор перекрытия значений был шире и варьировал от 50 до 65%. По средним значениям и дисперсии ширина сколекса у ланцетовидной и ядровидной группировок была сходна, а булавовидная достоверно отличалась от них более крупными размерами и меньшими значениями дисперсии (табл. 1) ($t_{Sc3-Sc2} = 5.2, P>0.05$; $t_{Sc3-Sc1} = 2.9, P>0.05$; $F_{Sc3-Sc2} = 1.9, P>0.05$; $F_{Sc3-Sc1} = 1.9, P>0.05$). Частотное распределение значений показало изменение распределения значений ширины сколекса по частотным классам у разных группировок (рис. 1).

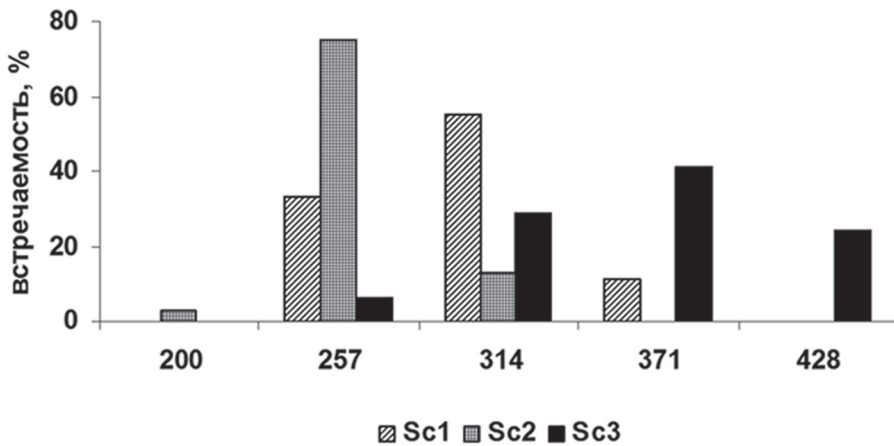


Рисунок 1. Частотное распределение значений ширины сколекса (мкм) в разных группировках *P. longicollis* из сига *Coregonus lavaretus* оз. Каменное. Здесь и на рис. 2 и 3 Sc1 – ланцетовидная группировка, Sc2 – ядровидная группировка, Sc3 – булавовидная группировка.

Figure 1. Frequency distribution of scolex width values across groupings of *P. longicollis* in the whitefish *Coregonus lavaretus* from Lake Kamennoye, µm.

Note – here and below Sc1 is the lanceolate grouping, Sc2 is the nucleiform grouping, and Sc3 is the clavate grouping.

Диаметр боковых присосок в выделенных группировках, так же как и ширина сколекса, значительно варьировал. Колебания размеров боковых присосок ланцетовидной и булавовидной группировок полностью входили в диапазон значений боковых присосок ядровидной группировки. Общий диапазон перекрытия значений диаметра боковых присосок у выделенных группировок составил 65%. По средним значениям боковые присоски изучаемых группировок были сходны, но различались характером изменчивости (табл. 1) ($F_{Sc2-Sc1} = 2.2, P>0.05$; $F_{Sc2-Sc3} = 2.8, P>0.05$).

Таблица 1. Морфометрические показатели (мкм) прикрепительного комплекса признаков *Protocephalus longicollis* из сига оз. Каменного

Table 1. Morphometric parameters (μm) of the set of attachment features of *Protocephalus longicollis* in whitefish from Lake Kamennoye

Признак	Группировка	Пределы	$M \pm m$	Дисперсия
Ширина сколекса	Sc1	228–370	293 \pm 14	1877
	Sc2	194–342	251 \pm 15	1860
	Sc3	285–399	339 \pm 8	993
Диаметр боковой присоски	Sc1	85.5–119.7	108.0 \pm 3.6	117
	Sc2	79.8–131.1	98.2 \pm 5.4	258
	Sc3	85.5–119.7	96.9 \pm 2.5	93
Длина апикальной присоски	Форма A1	45.6–85.5	62.7 \pm 2.9	159
Ширина апикальной присоски		17.1–39.9	28.5 \pm 1.9	65
Длина апикальной присоски	Форма A2	57.0–85.5	66.5 \pm 3.2	152
Ширина апикальной присоски		17.0–39.0	29.0 \pm 2.5	81
Высота мышечного валика		5.7–22.8	14.8 \pm 1.1	18

Вариации формы апикальной присоски (простая A1 и сложная – с мышечным валиком A2) были обнаружены во всех трех группировках. У ланцетовидной и ядровидной группировок чаще встречалась простая форма апикальной присоски, у булавовидной группировки обе вариации формы апикальной присоски встречались со сходной частотой (рис. 2).

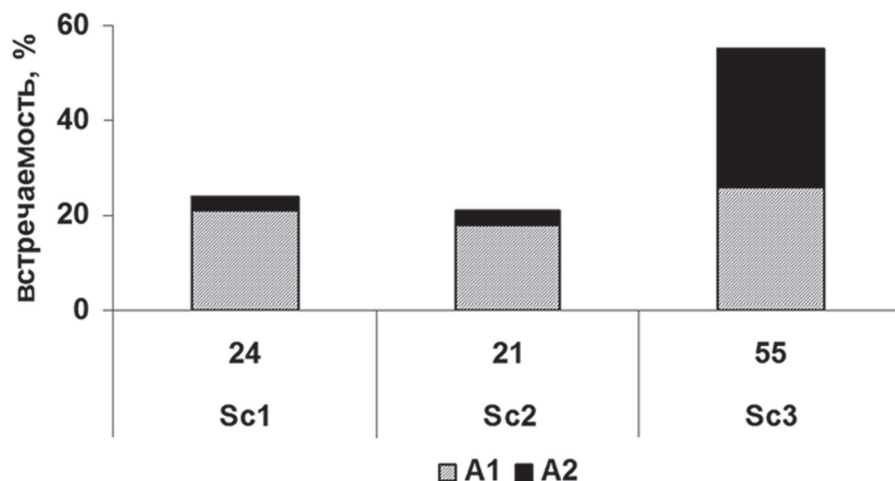


Рисунок 2. Встречаемость (%) вариаций формы апикальной присоски в группировках *P. longicollis* из сига *Coregonus lavaretus* оз. Каменное.

Figure 2. Prevalences (%) of apical sucker shapes in *P. longicollis* groupings in the whitefish *Coregonus lavaretus* from Lake Kamennoye.

Размеры апикальной присоски как А1, так и А2 широко варьировали и были сходны по пределам, средним значениям и характеру их варьирования. Анализ соотношения длины и ширины апикальной присоски показал, что ее форма высоко изменчива и менялась от уплощенно продолговатой (45–65 мкм × 17 мкм) до округло продолговатой (45 мкм × 40 мкм). При одних и тех же значениях длины присоски ее ширина варьировала от минимальных значений до максимальных. Чаще встречалась апикальная присоска овальной формы (78 %). Крайние варианты были редки, с плоской формой – 17%, округлой – 5%. Доминирующие размеры мышечного валика апикальной присоски А2 находились в пределах 17–23 мкм (90%). Крайние варианты встречались редко. Частотное распределение значений длины апикальной присоски имело двугорбую кривую, при этом обе формы имели сходный характер варьирования этого признака (рис. 3).

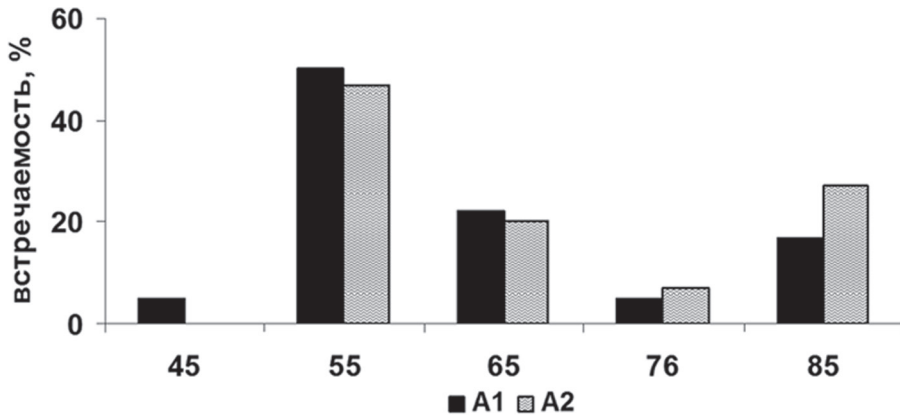


Рисунок 3. Распределение значений длины (мкм) апикальной присоски *Proteocephalus longicollis* из сига *Coregonus lavaretus* оз. Каменное.

Figure 3. Distribution of apical sucker length (μm) values of *Proteocephalus longicollis* in the whitefish *Coregonus lavaretus* from Lake Kamennoye.

Изучение встречаемости формы половозрелых члеников *P. longicollis*, которая определяет экстерьер стробилы, показало, что в общей выборке цестод наиболее распространена группировка с половозрелыми члениками квадратной формы Р2 (66%), группировка с короткими и широкими члениками Р1 составила 23%, группировка с длинными и узкими члениками Р3 – 11%. При сравнении морфометрических показателей особей по комплексу трофико-репродуктивных признаков было установлено, что

группировки различались направленностью границ изменчивости трех положительно связанных признаков – ширины членика, длины бурсы цирруса и размаха крыльев яичника. Границы изменчивости каждого из этих трех признаков представляли собой цепь последовательно увеличивающихся значений от группировки Р3 к группировке Р2 и затем к группировке Р1. Группировка Р1 имела хиатус с группировкой Р3 по ширине половозрелых члеников, очень узкие границы пересечения значений по длине бурсы цирруса (11%) и размаху крыльев яичника (4%). Группировки Р1 и Р3 также имели хиатус по длине половозрелых члеников, а группировка Р2 занимала промежуточную (центральную) позицию и перекрывалась с группировками Р1 и по Р3 по длине и ширине половозрелых члеников, длине бурсы цирруса и размаху крыльев яичника. По средним значениям признаков выявлены достоверные различия между группировками Р1 и Р2 в размерах половозрелых члеников. Половозрелые членики в группировке Р1 были короче и шире, чем в группировке Р2. Критерий Стьюдента по длине члеников составил 5.8, по ширине – 3.2; $P > 0.05$. Длина члеников в группировке Р1 отличалась меньшей изменчивостью, чем в группировке Р2 ($F = 5.0$, $P > 0.05$). Признаки внутренних структур – число семенников, длина бурсы цирруса и размах крыльев яичника – не имели достоверных различий по средним значениям показателей, но различались характером варьирования числа семенников $F = 3.16$, $P > 0.05$. По длине бурсы цирруса и размаху крыльев яичника различия были недостоверны (табл. 2).

Таблица 2. Морфометрические показатели *Proteocephalus longicollis* из сига оз. Каменного по комплексу трофико-репродуктивных признаков, мкм

Table 2. Morphometric parameters of the set of trophic and reproductive features of *Proteocephalus longicollis* in whitefish from Lake Kamennoye, μm

Признак	Р1			Р2			Р3
	Пределы	М±m	Дисперсия	Пределы	М±m	Дисперсия	Пределы
Длина членика	339–509	427±24	4441	452–960	658±32	22253	678–1356
Ширина членика	734–1243	999±74	43375	452–1073	743±28	17161	395–678
Число семенников	42–94	63.6±9	550	38–86	57.3±3	174	53–60
Длина бурсы цирруса	226–350	288±18	2444	214–361	268±8	1428	159–249
Размах крыльев яичника	452–847	680±57	22959	283–757	526±24	13106	249–475

Исследование выборки методом главных компонент показало, что по морфометрическим показателям комплекса признаков прикрепления группировка особей с булавовидным сколексом хорошо отличается от двух других по компоненте 2 (ширина сколекса). Фенотипические группировки Sc1 и Sc2 перекрываются, образуя единое поле в координатах компоненты 1 (процент объясненной дисперсии 88.28) и компоненты 2 (процент объясненной дисперсии 7.14). Сходство объясняется высоким вкладом и близостью значений признаков апикальной присоски формы A1 и боковых присосок (рис. 4).

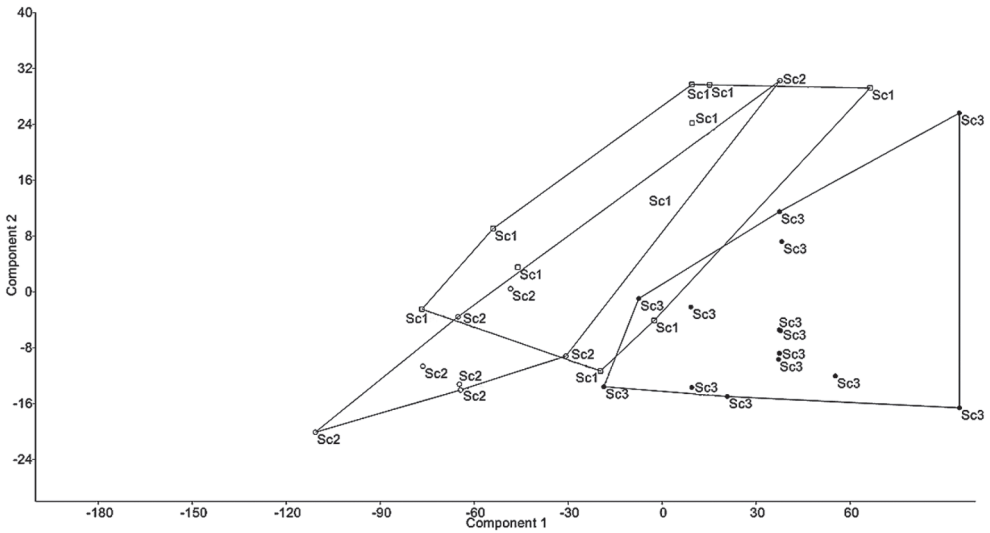


Рисунок 4. Популяционная структура фенотипических группировок *Proteocephalus longicollis* по признакам сколекса, на основе анализа главных компонент (PC).

Figure 4. Population structure of *Proteocephalus longicollis* phenotypic groupings by scolex features, based on principal component (PC) analysis.

По комплексу трофико-репродуктивных признаков выборка распалась на три отдельные группировки, в координатах главных компонент (рис. 5). Показано, что фенотипические группировки P1, P2 и P3 представлены тремя обособленными группировками в координатах компоненты 1 (процент объясненной дисперсии 66.43) и компоненты 2 (процент объясненной дисперсии 31.33). Различия выявленных фенотипов члеников цестод объясняются высоким вкладом значений длины члеников, которые выделяют группировку фенотипа P3, и признаков ширины половозрелых члеников и размаха крыльев яичника, вклад которых определяет выделение группировки фенотипов P1. Как видно на рис. 5 наиболее массовый фенотип P2 занимает центральное положение.

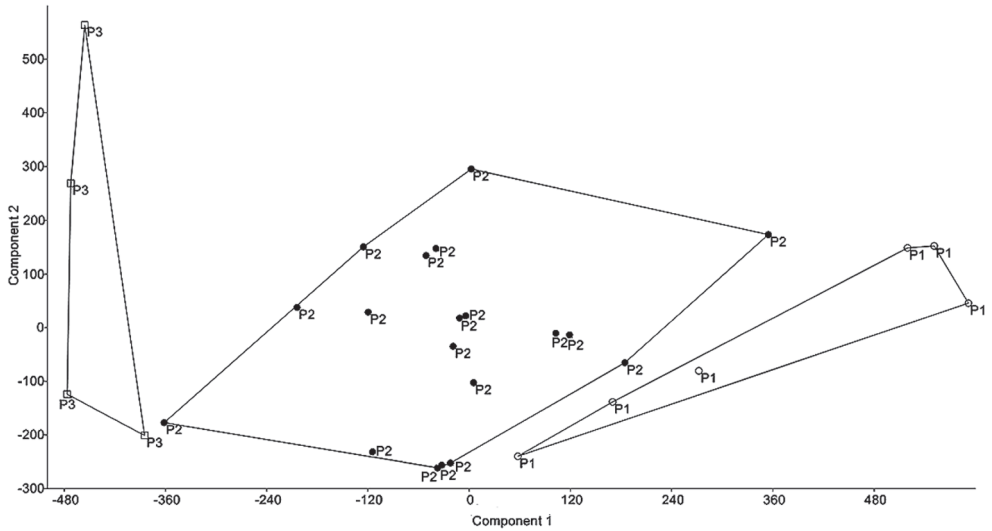


Рисунок 5. Популяционная структура фенотипических группировок *Proteocephalus longicollis* по признакам половозрелых члеников, на основе анализа главных компонент (PC).

Figure 5. Population structure of *Proteocephalus longicollis* phenotypic groupings by mature proglottid features, based on principal component (PC) analysis.

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно современным представлениям под изменчивостью понимается явление разного индивидуального воплощения эпигенотипа в фенотипе, реализация обусловленного развитием законов возможного (допустимого) преобразования отдельных признаков. Фенотип является результатом совместного действия гена и условий внешней среды. Основополагающее влияние на наследственность оказывает не геном, а эпигенетическая система – совокупность факторов, воздействующих на онтогенез (Шишкин, 1988; Васильев и др., 2007).

Онтогенез цестод в процессе эволюции претерпел глубокую трансформацию. Она связана с возникновением интеркалярной церкоидной стадии и способностью развиваться с участием разного числа хозяев в жизненном цикле. Поливариантность траекторий жизненного цикла и полигостальность являются механизмом поддержания динамической устойчивости популяций цестод. На их основе в различных экологических условиях возникает большое разнообразие форм (Гуляев, 1998).

Проведенные нами исследования показали, что популяция *P. longicollis*, формируемая в обыкновенном сиге, разнородна по дискретным признакам, выполняющим важные функции жизнедеятельности гельминтов: прикрепления и трофики, и представлена особями, различающимися формой сколекса, апикальной присоски и половозрелых члеников. По форме сколекса *P. longicollis* встречаются 3 вариации, по

форме апикальной присоски – 2, по форме половозрелых члеников – 3. Объединение особей со сходными вариациями дискретных признаков в группировки позволило оценить характер их изменчивости популяционными методами. Полученные данные показали широкие границы изменчивости признаков в дискретных группировках *P. longicollis*, выявили различия в средних значениях и варьирования, а также в характере частотного распределения показателей. Широкий диапазон разнообразия половозрелых особей *P. longicollis* позволяет оценить их свойства как «нормальные» для данных условий среды (Шмальгаузен, 1982, 1983) и определяет широкую норму реакции как сложившейся адаптивной возможности организмов (Северцов, 1990).

Важным аспектом характера изменчивости является распределение значений признаков в вариационном ряду. На материале по индивидуальной изменчивости темпов роста личинок *Rana temporaria* (Linnaeus 1758) в разных условиях среды Северцов и Сурова (1981) показали, что распределение по признаку с широкой нормой реакции отражает генотипическое разнообразие популяции. Полученные нами данные о высоком фенотипическом разнообразии особей в группировках *P. longicollis* согласуются с генетическими исследованиями, проведенными с помощью RAPD-PCR анализа (Kráľová, Spakulova, 1996). Так, в RAPD профиле 20 экз. взрослых цестод *P. longicollis*, полученном с помощью OPA 04 праймера, только три фрагмента были постоянны и обнаружены в каждом из исследованных экземпляров цестод, 6 фрагментов встречались с максимальной частотой, один фрагмент был очень редким.

Применение метода главных компонент наглядно продемонстрировало высокую фенотипическую изменчивость выделенных группировок и позволило выделить их наиболее существенные особенности. По морфометрическим показателям комплекса признаков прикрепления булавовидная группировка имеет более крупные размеры сколекса, меньший диапазон изменчивости его ширины и диаметра боковых присосок, высокие показатели встречаемости апикальной присоски с вариацией A2. Две другие группировки имеют большую площадь перекрытия параметров признаков, но различаются их крайними значениями. По комплексу трофико-репродуктивных признаков группировки четко различаются длиной половозрелых члеников. Группировка с квадратными члениками занимает центральное место. Две другие располагаются по разные стороны от нее. Распределение особей в координатах главных компонент показывает, что по совокупности значений признаков каждая особь занимает свое место в группировке, так же как и группировки в структуре популяции *P. longicollis*. При этом каждая из особей иерархически соотносится с группировкой, к которой она принадлежит, соответственно каждая субпопуляционная группировка иерархически соотносится с популяцией *P. longicollis*. Все вместе они создают эпигенетический

ландшафт популяции, который инвариантен для входящих в нее особей (Васильев и др., 2007).

Выделенные группировки представляют собой элементарную структурную единицу популяции *P. longicollis*. По сочетанию двух признаков – формы сколекса и формы апикальной присоски – можно выделить несколько фенотипов. На их основе обеспечивается адаптивный ответ популяции на изменение среды. Анализ распределения фенотипов по форме сколекса и форме апикальной присоски выявил сложную структуру популяции по признакам прикрепления. Фенотип с булавовидным сколексом и двумя формами апикальной присоски составляет основу популяции *P. longicollis*. Относительно многочисленны фенотипы с ланцетовидным и ядровидным сколексом, и простой апикальной присоской. Два фенотипа – с ланцетовидным и ядровидным сколексами и сложной апикальной присоской малочисленны. Доминирующий фенотип с булавовидным сколексом хорошо дифференцируется от них более крупными размерами сколекса и более низкими показателями его изменчивости.

Преобладание в структуре популяции *P. longicollis* фенотипа с булавовидной формой сколекса и фенотипа стробилы с квадратной формой половозрелых члеников позволяет считать их более приспособленными к условиям среды обитания и определить булавовидный фенотип сколекса и квадратный фенотип половозрелых члеников стробилы как ядро популяции – устойчивую внутрипопуляционную структуру, обеспечивающую эффективное воспроизводство популяции. Другие фенотипы составляют периферию популяции. Их высокая изменчивость способствует расширению границ разнородности и повышает пластичность и устойчивость популяции.

Ранее было показано, что популяция *P. longicollis*, формируемая в европейской ряпушке, обладает высоким фенотипическим разнообразием, которое проявляется в широком наборе дискретных вариаций признаков и их сочетаний. Однако в структуре разнообразия доминирует одна группировка по признакам прикрепления, имеющая сколекс ядровидной формы, и одна группировка по трофико-репродуктивным признакам стробилы – с половозрелыми члениками квадратной формы. Остальные малочисленны и редки, что свидетельствует о жестком регулировании хозяином нормы реакции паразита (Аникиева и др., 2004).

Сиг и ряпушка – представители одного рода *Coregonus* Linnaeus 1758. Как и всем сиговым им свойственны высокая генетическая изменчивость и фенотипическая пластичность. Обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus sensu lato* имеет циркумполярное распространение. На протяжении ареала он образует множество экологических форм, которые занимают разные экологические ниши, имеют разные типы питания, различаются темпом роста, местами и сроками нереста. В озере Каменное сизи представлены

двумя экологическими формами: малотычинковой и среднетычинковой. Наиболее многочислен малотычинковый сиг (Первозванский, 1986). Обе экологические формы обыкновенного сига из оз. Каменное пластичны по размерно-весовым признакам, темпу роста, продолжительности жизни, плодовитости. Анализ молекулярного разнообразия (AMOVA) выявил высокое внутривидовое разнообразие (90% от всей генетической изменчивости) сегов в оз. Каменное. Анализ изменчивости гена ND1 ДНК показал, что преобладающие гаплотипы обеих экологических форм сегов достаточно хорошо дифференцированы друг от друга (Ильмаст и др., 2016).

Ареал европейской ряпушки охватывает бассейны Северного, Балтийского, Баренцева и Белых морей. В пределах вида выделяют 2 формы европейской ряпушки – мелкую длиной 10–12 см, массой 50–70 г и крупную массой до 200 г (Потапова, 1978). Из них самыми крупными являются ладожский рипус и онежский килец (Рыбы в заповедниках России, 2010).

Изменчивость и многообразие форм сеговых рыб определяются особенностями их питания в водоемах Севера (Решетников, 1980). Европейская ряпушка – специализированный планктофаг. Типичная мелкая ряпушка в течение всей жизни питается планктоном. Крупная ряпушка, оставаясь планктофагом, способна использовать в пищу амфибиотических и воздушных насекомых, нектобентические и бентические организмы. Спектр и интенсивность питания ряпушки зависят от температурного режима водоема, от состава и величины запасов корма и физиологического состояния рыбы (Потапова, 1978; Решетников, 1980). Сиги оз. Каменное относятся к бентофагам с широким спектром питания. Ведущими группами являются моллюски, личинки хирономид, поденок, ручейников, веснянок и бокоплавов. Встречаемость веслоногих ракообразных, в число которых входят и промежуточные хозяева *P. longicollis*, не превышает 10%. Спектр питания сегов разный в разные годы, у рыб разного размера и возраста, а также у особей с крайними вариантами числа жаберных тычинок в пределах одной популяции (Первозванский, 1986; Ильмаст, Стерлигова, 2012).

Популяции сига и ряпушки, несмотря на то, что они могут обитать в одном водоеме, всегда в большей или меньшей степени изолированы друг от друга. Места обитания сига в период открытой воды приурочены к песчано-илистым участкам литоральной зоны, где он нагуливается в летний период. Ряпушка обитает в центральной части озера. Различия обнаруживаются и в местах нереста сига и ряпушки (Решетников, 1980).

Известно, что внутривидовый отбор является реакцией различных генотипов на воздействие любых локальных условий среды и приводит к постепенному смещению частот различных генотипов в направлении средней приспособленности

популяции в целом. На этом пути формируются локальные адаптации и протекает формирование популяционно-генетической основы локальных дифференцировок (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Особенности биологии хозяев *P. longicollis* и разделение их популяций по экологической нише формируют степень изоляции популяционных гостальных группировок паразита и накопление между ними генетических и морфологических различий. Разнообразие экологических условий обитания *P. longicollis* приводит к тому, что в разных популяциях направленность естественного отбора оказывается различной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами данные по фенотипической изменчивости и структуре популяции *P. longicollis*, формируемой в сиге, и сопоставление с известными материалами *P. longicollis* из европейской ряпушки показывают, что важным фактором формирования фенотипического разнообразия и структуры гельминта является экологический тип поведения хозяина, определяющий занимаемую популяцией нишу.

БЛАГОДАРНОСТИ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0005, № г.р. 122032100130-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аникиева Л.В. 2008. Популяционная изменчивость *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae) из европейской ряпушки *Coregonus albula* озер Карелии. Паразитология 42 (1): 3–12. [Anikieva L.V. 2008. Population variability of *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae) from the European vendace *Coregonus albula* from lakes of Karelia. Parazitologiya 42 (1): 3–12. (in Russian)].
- 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. Петрозаводск, КарНЦ РАН, 12–16. [Anikieva L.V., Barskaya Yu.Yu. 2008. Morphological diversity of salmon parasite *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) from whitefish *Coregonus lavaretus* in small water bodies of the Paanajärvi National Park // Transactions of Karelian Research Center of Russian Academy of Science. Issue. 13. Petrozavodsk, KarRC RAS, 12–16. (in Russian)].
- Аникиева Л.В., Иешко Е.П. 2007. Морфологический полиморфизм цестоды *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae) в онтогенезе. Паразитология 41 (2): 103–112. [Anikieva L.V., Ieshko E.P. 2007. Morphological polymorphism of the cestode *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae) in ontogeny. Parazitologiya 41 (2): 103–112. (in Russian)].

- 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 38 (5): 438–447. [Anikieva L.V., Kharin V.N., Spector E.N. 2004. Polymorphism and population structure of *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae) from the European vendace *Coregonus albula* L. Parazitologiya 38 (5): 438–447. (in Russian)].
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 121 с. [Bykhovskaya-Pavlovskaya I.E. 1985. Fish parasites. Study guide. L.: Science. 121 pp. (in Russian)].
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. 2007. Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения. Учебное пособие. Отв. ред. докт. биол. наук И.М. Хохуткин. Екатеринбург, изд-во Уральского университета, 279 с. [Vasilyev A.G., Vasilyeva I.A., Bolshakov V.N. 2007. Phenogenetic variability and methods of its study. Tutorial. Managing ed. Doctor of Biological Sciences I.M. Khokhutkin. Ekaterinburg, publishing house of the Ural University, 279 pp. (in Russian)].
- Гиченок Л.А. 1995. Изменчивость и фенотипическое разнообразие скребня *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala) из двух видов беломорских рыб. Зоологический журнал 74 (8): 15–26. [Gichenok L.A. 1995. Variability and phenotypic diversity of the acanthocephalan *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala) from two White Sea fish species. Zoologicheskii Zhurnal 74 (8): 15–26. (in Russian)].
- Гуляев В.Д. 1998. Становление организации цестод и основные направления ее преобразования в эволюции. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 46 с. [Gulyaev V.D. 1998. Formation of the organization of cestodes and the main directions of its transformation in evolution. Abstract dis. ...d. b. s. M., 46 pp. (in Russian)].
- Добровольский А.А., Евланов И.А., Шульман С.С. 1994. Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющей их устойчивость. Отв. ред. С.С. Шульман. Экологическая паразитология. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН: 3–43. [Dobrovolsky A.A., Evlanov I.A., Shulman S.S. 1994. Parasitic systems: an analysis of the structure and strategy that determines their resilience. Rep. ed. S.S. Shulman. Ecological parasitology. Petrozavodsk, Karelian Research Center RAS, 3–43. (in Russian)].
- Евланов И.А. 1992. Внутрипопуляционный полиморфизм плероцеркоидов *Digamma interrupta* (Cestoda, Ligulidae) и его роль в функционировании паразитарной системы. Журнал общей биологии 53 (3): 368–372. [Evlanov I.A. 1992. Intrapopulation polymorphism of plerocercoids *Digamma interrupta* (Cestoda, Ligulidae) and its role in the functioning of the parasitic system. Zhurnal obshchey biologii 53 (3): 368–372. (in Russian)].
- Иешко Е.П., Аникиева Л.В. 1980. Полиморфизм *Proteocephalus exiguus* - массового паразита сиговых рыб. Паразитология 14 (5): 422–426. [Ieshko E.P., Anikieva L.V. 1980. Polymorphism of *Proteocephalus exiguus*, a mass parasite of whitefish. Parazitologiya 14 (5): 422–426. (in Russian)].
- Ильмаст Н.В., Сендек Д.С., Титов С.Ф., Абрамов С.А., Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А. 2016. К вопросу о дифференциации экологических форм/ подвидов сига *Coregonus lavaretus* озера Каменное. Ученые записки Петрозаводского гос. университета. Общая биология 4 (157): 42–53. [Ilmast N.V., Sendek D.S., Titov S.F., Abramov S.A., Zuikova E.I., Bochkarev N.A. 2016. On the issue of differentiation of ecological forms/subspecies of the whitefish *Coregonus lavaretus* of Lake Kamennoye. Scientific notes of the Petrozavodsk state. University. General biology 4 (157): 42–53. (in Russian)].

- Ильмаст Н.В., Стерлигова О.П. 2012. Экологическая характеристика водоема, не затронутого влиянием деятельности человека (оз. Каменное). Рыбное население. Под общей ред. Н.Н. Немовой и др. Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия. Петрозаводск, изд-во Карельский научный центр РАН, 21–26. [Ilmast N.V., Sterligova O.P. 2012. Ecological characteristics of a water body not affected by human activities (Lake Kamennoe). fish population. Under the general editorship. N.N. Nemovoi et al. Biota of northern lakes under anthropogenic impact. Petrozavodsk, publishing house Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, 21–26. (in Russian)].
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М., Высшая школа, 352 с. [Lakin G.F. 1990. Biometrics. M., Higher School, 352 pp. (in Russian)].
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. Пер. с англ. М., Мир, 460 с. [Mayr E. 1970. Populations, species, and evolution. Cambridge, Harvard University Press, 453 pp.].
- Первозванский В.Я. 1986. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения (экология, воспроизводство, использование). Петрозаводск: Карелия. 216 с. [Pervozvansky V.Ya. 1986. Fishes of reservoirs of the area of the Kostomuksha iron ore deposit (ecology, reproduction, use). Petrozavodsk, Karelia, 216 pp. (in Russian)].
- Потапова О.И. 1978. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. Л.: Наука. 132 с. [Potapova O.I. 1978. Large vendace *Coregonus albula* L. L., Nauka, 132 pp. (in Russian)].
- Пугачев О.Н. 1988. Феногеографический анализ *Dactylogyrus phoxini* Malewitskaja, 1949. В сб.: С.С. Шульман, Е.П. Иешко (ред.). Эколого-популяционный анализ паразито-хозяйственных отношений. Петрозаводск, Изд-во КарНЦ РАН, 103–109. [Pugachev O.N. 1988. Phenogeographical analysis of *Dactylogyrus phoxini* Malewitskaja, 1949. In: S.S. Shulman, E.P. Ieshko (eds). Ecological-population analysis of host-parasite relations. Petrozavodsk, KarRC RAS, 103–109. (in Russian)].
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М., Наука, 300 с. [Reshetnikov Yu.S. 1980. Ecology and systematics of whitefishes. M., Nauka, 300 pp. (in Russian)].
- Рыбы в заповедниках России. 2010. (Под ред. Ю.С. Решетникова). Т. 1. М., Товарищество научных изданий КМК, 627 с. [Fish in the reserves of Russia. 2010. (Edited by Yu.S. Reshetnikov). T. 1. M.: KMK Scientific Press Ltd., 627 pp. (in Russian)].
- Северцов А.С. 1990. Направленность эволюции. М., Изд-во МГУ, 272 с. [Severtsov A.S. 1990. Direction of evolution. M., Moscow State University, 272 pp. (in Russian)].
- Северцов А.С., Сурова Г.С., 1981. Индивидуальная изменчивость нормы реакции и адаптация популяции. Журнал общей биологии 42 (2): 181–192. [Severtsov A.S., Surova G.S. 1981. Individual variability in reaction rate and population adaptation. Zhurnal obshchey biologii 42 (2): 181–192. (in Russian)].
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1977. Краткий очерк теории эволюции. М., Наука, 297 с. [Timofeev-Resovsky N.V., Vorontsov N.N., Yablokov A.V. 1977. Brief outline of the theory of evolution. M., Nauka, 297 pp. (in Russian)].
- Фортунато М.Э. 1987. Выделение неметрических вариаций и характеристика некоторых группировок *Dactylogyrus vastator* Nyb., 1924 (Monogenea), паразита карповых рыб. Труды Зоологического института АН СССР 161: 51–62. [Fortunato M.E. 1987. Isolation of nonmetric variations and characterization of some groups of *Dactylogyrus vastator* Nyb., 1924 (Monogenea), a parasite of cyprinids. Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR, 161: 51–62. (in Russian)].

- Фрезе В.И. 1965. Протеоцефалаты – ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М., Наука, 538 с. [Frese V.I. 1965. Proteocephalates – tapeworms of fish, amphibians and reptiles. M., Nauka, 538 pp. (in Russian)].
- Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс. В кн.: Макридин В.П., Меннер В.В. (ред.) Современная палеонтология. Т. 2. М., Недра, 142–168. [Shishkin M.A. 1988. Evolution as an epigenetic process. In: Makridin V.P., Menner V.V. Modern paleontology. T.2. M., Nedra, 142–168. (in Russian)].
- Шмальгаузен И.И. 1982. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии Избранные труды. М., Наука, 383 с. [Shmalgauzen I.I. 1982. Organism as a whole in individual and historical development Selected Works. M., Nauka, 383 pp. (in Russian)].
- Шмальгаузен И.И. 1983. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. Отв. ред. М.С. Гиляров. М., Наука, 360 с. [Shmalgauzen I.I. 1983. Ways and laws of the evolutionary process. Selected works. Rep. ed. M.S. Gilyarov. M., Nauka, 360 pp. (in Russian)].
- Шульман С.С. 1958. Специфичность паразитов рыб. В сб.: Полянский Ю.И. (отв. ред.). Основные проблемы паразитологии рыб. Л., Изд-во ЛГУ, 109–121. [Shulman S.S. 1958. Specificity of fish parasites. In Polyansky Yu.I. (ed.) Main problems of fish parasitology. L., Leningrad State University, 109–121. (in Russian)].
- Шульман–Альбова Р.Е. 1952. К вопросу об изменчивости дигенетического сосальщика рыб *Podocotyle atomon* (Rud.) Odhner. Ученые записки Ленинградского университета, серия биологическая 141 (28): 110–126. [Shulman-Albova R.E. 1952. On the question of the variability of the digenetic fish fluke *Podocotyle atomon* (Rud.) Odhner. Uchenyye zapiski Leningradskogo universiteta, seriya biologicheskaya 141 (28): 110–126. (in Russian)].
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* V. 4 (issue1): 9 pp.
- Hanzelova V., Snabel V., Spakulova 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* 73 (7): 1191–1198.
- Král'ová I. 1996. A total DNA characterization in *Proteocephalus exiguus* and *P. percae* (Cestoda: Proteocephalidae): random amplified polymorphic DNA and hybridization techniques. *Parasitology Research* 82 (8): 668–671.
- Král'ová I., Spakulová M. 1996. Intraspecific variability of *Proteocephalus exiguus* La Rue, 1911 (Cestoda: Proteocephalidae) as studied by the random amplified polymorphic DNA method. *Parasitology Research* 82 (6): 542–545.
- Scholz T., Hanzelova V. 1998. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. Praha, 118 pp.

**PHENOTYPIC DIVERSITY OF POPULATION GROUPINGS
OF *PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS* (ZEDER 1800)
(CESTODA: PROTEOCEPHALIDAE),
A PARASITE OF THE WHITEFISH *COREGONUS LAVARETUS* (L.)**

L. V. Anikieva , E. P. Ieshko

Keywords: population, structure, phenotypic diversity, common whitefish *Coregonus lavaretus*, cestode *Proteocephalus longicollis*

SUMMARY

The population diversity of the cestode *Proteocephalus longicollis* population in whitefish *Coregonus lavaretus* from Lake Kamennoye (Kostomukshsky State Nature Reserve, northern Karelia) was studied. Variability of groupings identified in the *P. longicollis* population according to discrete parameters of attachment and trophic-reproductive features is characterized. The diversity, similarity, and distinctions of the morphometric parameters and the contributions of specific groupings to the phenotypic diversity are assessed. The *P. longicollis* population is represented mostly by the phenotype with a clavate scolex, which is easily differentiated from the nucleiform and the lanceolate phenotypes by larger scolex dimensions and lower variability. We conclude that an essential factor behind the phenotypic diversity and structure of the helminth population is the ecological type of host's behavior, which determines the niche occupied by the population. The adaptive response of the *P. longicollis* population to change of the host species is manifested in a modified frequency distribution of phenotypes with different attachment features.