

Сравнительное изучение двух симпатрических подвидов трематод *Bunodera luciopercae luciopercae* (Müller, 1776) и *B. l. acerinae* Roitman et Sokolov, 1999 (Trematoda: Bunoderidae)

**С.Г.Соколов¹, Д.Г. Цейтлин¹, К.И. Афанасьев²,
Т.В. Малинина², Г.А. Рубцова²**

¹ Институт паразитологии РАН, Ленинский пр., 33, Москва 119071, Россия.

e-mail: sokolovsg@sevin.ru

² Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, ул. Губкина, 3, Москва 117809, Россия.

РЕЗЮМЕ: Подвиды трематод *Bunodera luciopercae luciopercae* (Müller, 1776) и *B. l. acerinae* Roitman et Sokolov, 1999 отличаются друг от друга по морфологическим и генетическим признакам, и по гостальной приуроченности, что подтверждает точку зрения Ройтмана и Соколова (1999) о необходимости таксономического разделения *B. luciopercae* s. lato.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: подвиды трематод, *Bunodera luciopercae luciopercae*, *Bunodera luciopercae acerinae*, *Perca*, *Gymnocephalus*.

A comparative study of two sympatric subspecies of trematodes, *Bunodera luciopercae luciopercae* (Müller, 1776) and *B. l. acerinae* Roitman et Sokolov, 1999 (Trematoda: Bunoderidae)

**S.G. Sokolov¹, D.G. Tseitlin¹, K.I. Afanasyev²,
T.V. Malinina², G.A. Rubtsova²**

¹ Institute of parasitology RAS, Leninskij pr., 33, Moscow 119071, Russia.

e-mail: sokolovsg@sevin.ru

² Vavilov's institute of general genetic RAS, Goobkina st. , 3, Moscow 117809, Russia.

ABSTRACT: Two subspecies of trematodes, *Bunodera luciopercae luciopercae* (Müller, 1776) and *B. l. acerinae* Roitman et Sokolov, 1999 differ in morphological and genetical characters and hostality. Findings confirm Roitman and Sokolov's (1999) point of view about necessity for taxonomic division of *B. luciopercae* s. lato.

KEYWORDS: trematodes, subspecies, *Bunodera luciopercae luciopercae*, *Bunodera luciopercae acerinae*, *Perca*, *Gymnocephalus*.

Трематода *Bunodera luciopercae* (Müller, 1776) — широко распространенный паразит окуневых рыб (Percidae Cuvier, 1816). Долгие годы она рассматривалась как монотипный вид. Между тем, появившиеся в последнее десятилетие сведения о морфологическом и демографическом разнообразии *B. luciopercae* (Евланов, 1995; Тютин, 1996; Ройтман, Соколов, 1999), позволили сформировать новое представление об ее внутривидовой структуре.

В 1999 г. В.А. Ройтман и С.Г. Соколов, основываясь на морфологических и экологических признаках марит, разделили *B. luciopercae* на два подвида — номинативный и новый *B. l. acerinae* Roitman et Sokolov, 1999. Согласно этим авторам, подвиговой ранг имеют формы бунодер, приуроченные к разным видам окуневых рыб (Ройтман, Соколов, 1999). Целесообразность выделения подвигов была поддержана Тютиним (2004), определившим, что мариты *B. luciopercae luciopercae* (Müller, 1776) и *B. l. acerinae* имеют разные стратегии размножения. Первых из названных паразитов этот автор квалифицирует как «К-», а вторых, как «г-» репродуктивных стратегов.

В данной работе приводятся результаты сравнительного изучения *B. l. luciopercae* и *B. l. acerinae* по морфологическому, генетическому, гостальному и географическому критериям.

Материал и методика

Для морфологического анализа использованы трематоды трех стадий зрелости из разных регионов Палеарктики, с трех хозяев: окуня *Perca fluviatilis* (L., 1758), ерша *Gymnocephalus cernuus* (L., 1758) и судака *Sander lucioperca* (L., 1758). Первая стадия зрелости представлена особями с развитыми желточниками, но еще не имеющими яиц или содержащими немногочисленные (не более двух десятков) яйца. Эта стадия соответствует III и IV группам зрелости бунодер по Р.П. Малаховой (1963). Ко второй стадии зрелости отнесены трематоды с более или

менее многочисленными яйцами, занимающими пространство между брюшной присоской и передней половиной заднего семенника. Третья стадия характеризуется тем, что тело сильно наполнено яйцами, которые занимают все пространство позади брюшной присоски. Эти стадии сравнимы соответственно с V и VI группами зрелости, выделенными Р.П. Малаховой (1963). Помимо этого, исследовано несколько ювенильных экземпляров обоих подвигов, не достигших первой стадии зрелости. Это мелкие трематоды (длина тела до 0,97 мм) с зачаточными желточниками.

Использован материал из музея Института паразитологии РАН, личной коллекции А.В. Тютина, гельминтологической коллекции Лаборатории паразитических червей Зоологического института РАН и собственных сборов. Исследованы трематоды из озер Дрингис, Лаумякис, Гроудишкис и Голубое (Литовский Национальный парк), Девичье (Белоруссия, Витебская обл.), Сегозеро, Остер и Лесной ламбы (Карелия, Медвежьегорский р-н), р. Москвы (г. Москва), оз. Кета (Средняя Сибирь, заполярье), р. Енисей (верхнее течение, Тува), оз. Масталах (Якутия, Вилюйский р-н), оз. Сартлан (Западная Сибирь, Барабинская низменность), Рыбинского водохранилища и оз. Селигер (Верхняя Волга). В общей сложности просмотрено 150 экз. *B. l. luciopercae* и 100 экз. *B. l. acerinae*.

В работе использованы следующие обозначения признаков: АВф — произведение длины на ширину фаринкса, АВрп — произведение длины на ширину ротовой присоски, АВт — произведение длины на ширину тела, 100АВф/АВрп — отношение (x100) АВф к АВрп, 100АВрп/АВт — отношение (x100) АВрп к АВт. Ширину ротовой присоски измеряли от свободных краев латеральных сосочков. Преацетабулярным пространством назван участок тела, лежащий впереди переднего края брюшной присоски.

RAPD-PCR анализ выполнен на основе 26 экз. *B. l. luciopercae* от окуня, 26 экз. *B. l. luciopercae* от ерша и 26 экз. *B. l. acerinae* от

ерша, пойманных на одном участке р. Тверцы (бас. Верхней Волги) и в одно календарное время. Тотальную ДНК выделяли из фиксированных в этиловом спирте особей трематод после гомогенизации в лизирующем буфере с последующей экстракцией фенолом и хлороформом, и осаждением этанолом по стандартной методике (Маниатис и др., 1984). Использовали праймеры AP-9 — GTTGCCATCC, D-4 — CATCCCGAAC, OPA-5 — 5'AGGGGTCTTG, OPA-7 — 5'GAAACGGGTG («Синтол» Москва).

Полимеразную цепную реакцию проводили на термоциклере «MJ Research» (США) с использованием стандартного набора для амплификации ДНК PCRcofe (Isogene Lab. Ltd., Россия). В качестве контроля для амплификации использовали реакционную смесь, не содержащую матричной ДНК. Режим амплификации был следующим. Денатурация при 95°C — 5 мин и 32 цикла по схеме: денатурация при 95°C — 1 мин, отжиг при 38°C — 1 мин, синтез при 72°C — 1 мин, и окончательный синтез при 72°C — 5 мин.

Продукты амплификации разделяли в 2% агарозном геле в 1хТБЕ буфере при 130 V в течение 2 часов, окрашивали бромистым этидием и фотографировали в УФ-свете (Маниатис и др., 1984). В качестве маркера длины фрагментов использовали ДНК плазмиды pBg322, обработанную рестриктазой HaeIII и стандартный маркер 100пн ДНК.

Присутствие или отсутствие продукта амплификации определяли визуально, без учета интенсивности окрашивания полосы.

Сравнение между RAPD-спектрами трематод сделано путем подсчета коэффициента различий GD_{ij} (Link et al., 1995). Переход от индивидуальных сравнений (между особями) к групповым (между выборками) осуществлен путем усреднения данных по индивидуальным сравнениям внутри каждой из сравниваемых выборок. Помимо этого, проведено сравнение выборок по точному критерию Фишера с использованием общего метода пермутаций, предложенного Guo, Thompson (1992), по программе «Metrop».

Результаты

Идентификация *Bunodera luciopercae luciopercae* и *B. l. acerinae*

По данным Ройтмана и Соколова (1999), *B. l. luciopercae* и *B. l. acerinae* наиболее четко различаются между собой только по трем признакам: степени развития желточников в преацетабулярном пространстве, соотношению размеров ротовой присоски и тела, и соотношению размеров фаринкса и ротовой присоски. Этот вывод сделан авторами на основе биометрического изучения зрелых экземпляров трематод. Анализ нового материала, включающего разных по степени полового развития особей гельминтов, позволил уточнить диагностическую ценность этих признаков.

Значение признака «100АВф/АВрп», выражающего соотношение размеров фаринкса и ротовой присоски, у *B. l. luciopercae* варьирует в пределах 7,2–14,7, а у *B. l. acerinae* 17,4–37,5 (Табл. 1–2). Минимальное значение этого признака у *B. l. acerinae* и максимальное у *B. l. luciopercae*, указанное в работе Ройтмана и Соколова (1999) были определены некорректно. Переисследование использованного в этой статье материала показало, что в действительности значение 100АВф/АВрп у *B. l. acerinae* не опускается ниже 17 (равно 17,3). В выборке *B. l. luciopercae* из оз. Голубое, изученной Ройтманом и Соколовым (1999), оно не поднимается выше 13,1. Общую картину искажали данные по экземплярам, у которых фаринкс или ротовая присоска на препарате располагаются не в дорсоventральной проекции. К сожалению, не сохранился препарат экземпляра *B. l. luciopercae* от ерша из р. Тверцы, у которого, по данным этих авторов, соотношение размеров фаринкса и присоски равнялось 15. Однако, учитывая общую тенденцию проявления данного признака у *B. l. luciopercae*, а именно редкую встречаемость в выборках значений больше чем 12,9 (Табл. 2), можно считать, что та величина также была определена некорректно.

Таблица 1. Диапазоны изменчивости диагностических признаков *Bunodera luciopercae acerinae*.
Table 1. Range variation of diagnostic characters of *Bunodera luciopercae acerinae* (symbols interpretation under table.).

Стадия зрелости Maturity stage	Водоем, хозяин и объем выборки Water body, host and sample size	Признаки Characters		
		АВт, в тыс. мкм ² (in thousands μm ²)	100АВф/ АВрп	100АВрп/ АВт
I	Рыбинское водохранилище, ерш, n=34 (Rybinsk reservoir, ruffe)	698,9–2334,8	21,7–37,5	2,3–5,6
	Оз. Селигер, ерш, n=1 (Seliger Lake, ruffe)	1563	23,8	3,7
	Оз. Девичье, ерш, n=2 (Devichie Lake, ruffe)	837,6–1679,9	21,7–32,5	3,6–2,1
	Сегозеро, ерш, n=1 (Segozero Lake, ruffe)	741	22,1	4,0
II	Рыбинское водохранилище, ерш, n=26 (Rybinsk reservoir, ruffe)	1117–3556	19,6–28,8	2,5–4,7
	Сегозеро, ерш, n=3 (Segozero Lake, ruffe)	743,2–1459,4	20,5–25,1	3,7–3,9
	Сегозеро, окунь, n=1 (Segozero Lake, perch)	2206	25,3	2,1
III	Рыбинское водохранилище, ерш, n=6 (Rybinsk reservoir, ruffe)	1828,8–3948,1	21,0–26,7	2,4–3,1
	Сегозеро, ерш, n=3 (Segozero Lake, ruffe)	1775,4–3094,7	17,4–22,2	2,4–2,9

АВт — product of length by breadth of the body; АВрп — product of length by breadth of oral sucker; АВф — product of length by breadth of pharynx; 100АВф/АВрп — ratio (x 100) of АВф to АВрп; 100АВрп/АВт — ratio (x 100) of АВрп to АВт.

С учетом скорректированных данных Ройтмана и Соколова (1999) диапазоны изменчивости признака 100АВф/АВрп таковы: у *B. l. luciopercae* 6–14,7, у *B. l. acerinae* 17,3–37,5. Ряды значений «100АВф/АВрп» у этих подвигов расходятся хоть и с небольшим, но ясно выраженным разрывом. При этом значения, приближенные, к верхней границе диапазона у *B. l. luciopercae* встречаются редко. Более 98% исследованных особей данного подвида имеет значение этого признака $\leq 12,9$. Таким образом, в сравниваемой паре подвигов, *B. l. acerinae* имеет более крупный в относительном выражении фаринкс (Рис. 1А, В, Е–Г). Подчеркнем, что

различия между *B. l. luciopercae* и *B. l. acerinae* по относительной величине фаринкса проявляются на всех выделенных нами стадиях созревания марит (Рис. 1А, В; 2А, В; Табл. 1–2).

По соотношению размеров ротовой присоски и тела (100АВрп/АВт) оба подвида менее обособлены друг от друга, чем по предыдущему признаку. Пределы изменчивости «100АВрп/АВт» у рассматриваемых трематод перекрываются (Табл. 1–2; Ройтман, Соколов, 1999). Тем не менее, значение этого признака у *B. l. luciopercae*, как правило, больше 5,5, а у *B. l. acerinae* — меньше 5,5. В эти рамки укладываются 98% иссле-

Таблица 2. Диапазоны изменчивости диагностических признаков *Bunodera luciopercae luciopercae*.

Table 2. Range variation of diagnostic characters of *Bunodera luciopercae luciopercae* (symbols interpretation see Table 1.).

Стадия зрелости Maturity stage	Водоем, хозяин и объем выборки Water body, host and sample size	Признаки Characters		
		АВт, в тыс. мкм ² (in thousands μm ²)	100АВф/АВрп	100АВрп/АВт
I	Рыбинское водохранилище, окунь, n=23 (Rybinsk reservoir, perch)	235,2–928,1	7,9–10,9	9,9–14,7
	Москва-река, окунь, n=7 (Moscow River, perch)	399,2–577,3	7,7–10,0	8,2–11,9
	Оз. Лаумякис, окунь, n=4 (Laumakis Lake, perch)	308,2–472,8	9,8–12,1	7,6–10,8
	Оз. Дрингис, окунь, n=2 (Dringis Lake, perch)	318,5 –	10,4 10,5	11,6 –
	Оз. Масталах, окунь, n=1 (Mastalach Lake, perch)	–	8,7	–
II	Рыбинское водохранилище, окунь, n=2 (Rybinsk reservoir, perch)	– –	10,2 14,7	– –
	Рыбинское водохранилище, судак, n=10 (Rybinsk reservoir, zander)	707,8–1185,5	7,6–12,3	7,8–12,3
	Оз. Гроудшкис, окунь, n=15 (Groudishkis Lake, perch)	654,7–1167,9	8,5–11,6	4,8–10,2
	Оз. Голубое, окунь, n=2 (Goluboe Lake, perch)	–	11,5–11,8	–
III	Рыбинское водохранилище, окунь, n=26 (Rybinsk reservoir, perch)	524,2–1754,7	7,2–11,1	7,4–14,0
	Оз. Голубое, окунь, n=27 (Goluboe Lake, perch)	425,8–796,3	10,1–13,1	9,0–11,2
	Оз. Остер, окунь, n = 3 (Oster Lake, perch)	–	9,1–10,0	–
	Сегозеро, окунь, n=4 (Segozero Lake, perch)	868,6–1791,6	8,8–10,3	6,4–8,2
	Лесная ламба, окунь, n=8 (Lesnaia Lamba Lake, perch)	–	8,4–11,8	–
	Оз. Сартлан, окунь, n=1 (Sartlan Lake, perch)	–	10,6	–
	р. Енисей, окунь, n=1 (Yenisei, perch)	1139,1	10,0	9,0

дованных нами особей *B. l. luciopercae* и 94% — *B. l. acerinae*. Во многом различия по данному признаку обусловлены тем, что особи *B. l. acerinae* в среднем крупнее особей *B. l. luciopercae* (Табл. 1; 2; Рис. 3; Ройтман, Соколов, 1999; Тютин, 2004).

Помимо различий в соотношениях размеров ротовой присоски и фаринкса, и ротовой присоски и тела, оба таксона имеют различия в строении ротовой присоски. Присоска *B. l. luciopercae* имеет более крупные сосочки по сравнению таковыми *B. l. acerinae* (Рис. 1А–Г; 2А, В).

В подавляющем большинстве случаев у *B. l. luciopercae* желточники доходят в переднем направлении до фаринкса или ротовой присоски (Рис. 1А; Ройтман, Соколов, 1999). У нескольких изученных нами особей (I стадия зрелости) желточники не достигают фаринкса. Они отодвинуты от задней границы фаринкса на расстояние, не превышающее длину фаринкса. Такие же экземпляры *B. l. luciopercae* были отмечены Норкинс (1934, Fig. 29) на североамериканском континенте. Степень развития желточников в преацетабулярном пространстве у *B. l. acerinae* варьирует в большей степени. Есть особи *B. l. acerinae*, у которых передняя граница желточников не выходит за передний край брюшной присоски, и особи, у которых желточники двумя плотными латеральными полями тянутся до ротовой присоски. Однако у подавляющего большинства экземпляров желточники либо подходят к задней границе фаринкса, не пересекая ее (Рис. 1В), либо оканчиваются в промежутке между уровнями заднего края фаринкса и полового отверстия (Ройтман, Соколов, 1999).

Сравнение спектров RAPD-фрагментов *Bunodera luciopercae luciopercae* и *B. l. acerinae*

Сравнение подвидов выполнено по двум выборкам *B. l. luciopercae* от разных хозяев (окунь, ерш) и одной выборке *B. l. acerinae*. Набор фрагментов ДНК, полученный при амплификации с праймером AP-9, оказался наиболее пригодным для выявления генетической изменчивости рассматриваемых трематод. По этому праймеру выявился наиболее богатый спектр амплифицированных фрагментов (9–10) в интервале от 140 до 400 пар нуклеотидов (п.н.) (Рис. 4).

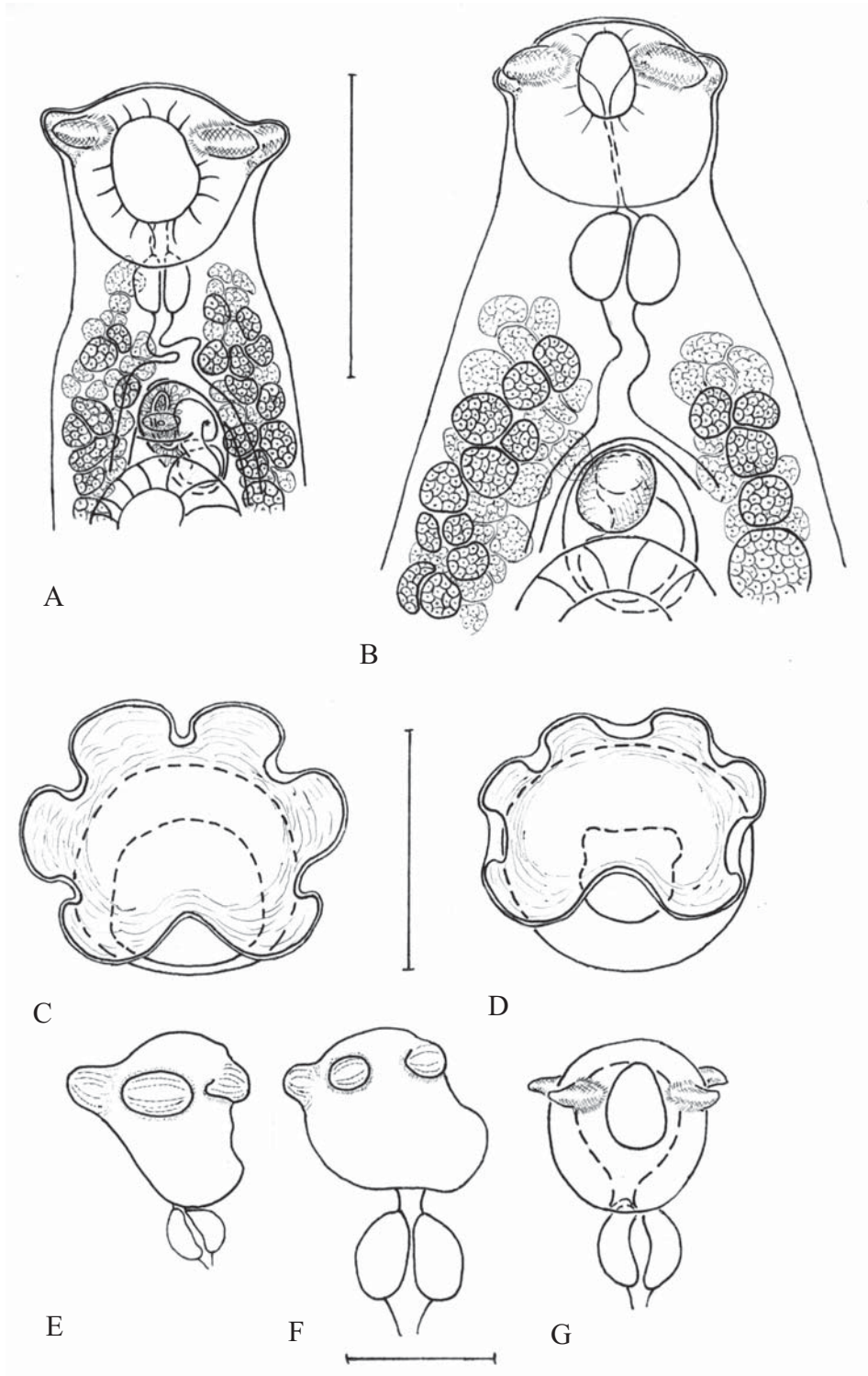
Значения коэффициента, показывающего генетическое расстояние, между *B. l. luciopercae* от окуня и ерша равно 0,08, а в парах *B. l. luciopercae* (от ерша) — *B. l. acerinae* и *B. l. luciopercae* (от окуня) — *B. l. acerinae* составляет 0,74. Таким образом, генетическое различие между *B. l. luciopercae* и *B. l. acerinae* значительно превосходит таковое, существующее между гостальными группировками *B. l. luciopercae*. Различия между исследованными подвидами видны и при сравнении трематод с использованием общего метода пермутаций. Оно выявило высокодостоверные генетические различия в парах *B. l. luciopercae* (от ерша) — *B. l. acerinae* и *B. l. luciopercae* (от окуня) — *B. l. acerinae* (в обоих случаях $p = 0.0001$). Различия между *B. l. luciopercae* от окуня и ерша не достигают порога статистической значимости ($p = 0,48$). Наиболее ярким отличительным признаком *B. l. luciopercae* от *B. l. acerinae* является отсутствие продуктов амплификации в зоне 140 п.н. и обедненный спектр в области 267–350 п.н. у *B. l. acerinae* (Рис. 4).

Рис. 1. *Bunodera luciopercae luciopercae* (Müller, 1776) (А, С, Е) и *Bunodera luciopercae acerinae* Roitman et Sokolov, 1999 (В, D, F, G).

А, В — передний конец тела, вентрально; С, D — передний конец тела, апикально; Е, F — ротовая присоска и фаринкс, латерально; G — ротовая присоска в состоянии сильного растяжения. Масштаб: А, В — 0,4 мм; С–G — 0,2 мм.

Fig. 1. *Bunodera luciopercae luciopercae* (Müller, 1776) (A, C, E) and *Bunodera luciopercae acerinae* Roitman et Sokolov, 1999 (B, D, F, G).

A, B — anterior end, ventral view; C, D — anterior end, apical view; E, F — oral sucker and pharynx, lateral view; G — oral sucker in the state of strong stretching. Scale bars: A, B — 0.4 mm; C–G — 0.2 mm.



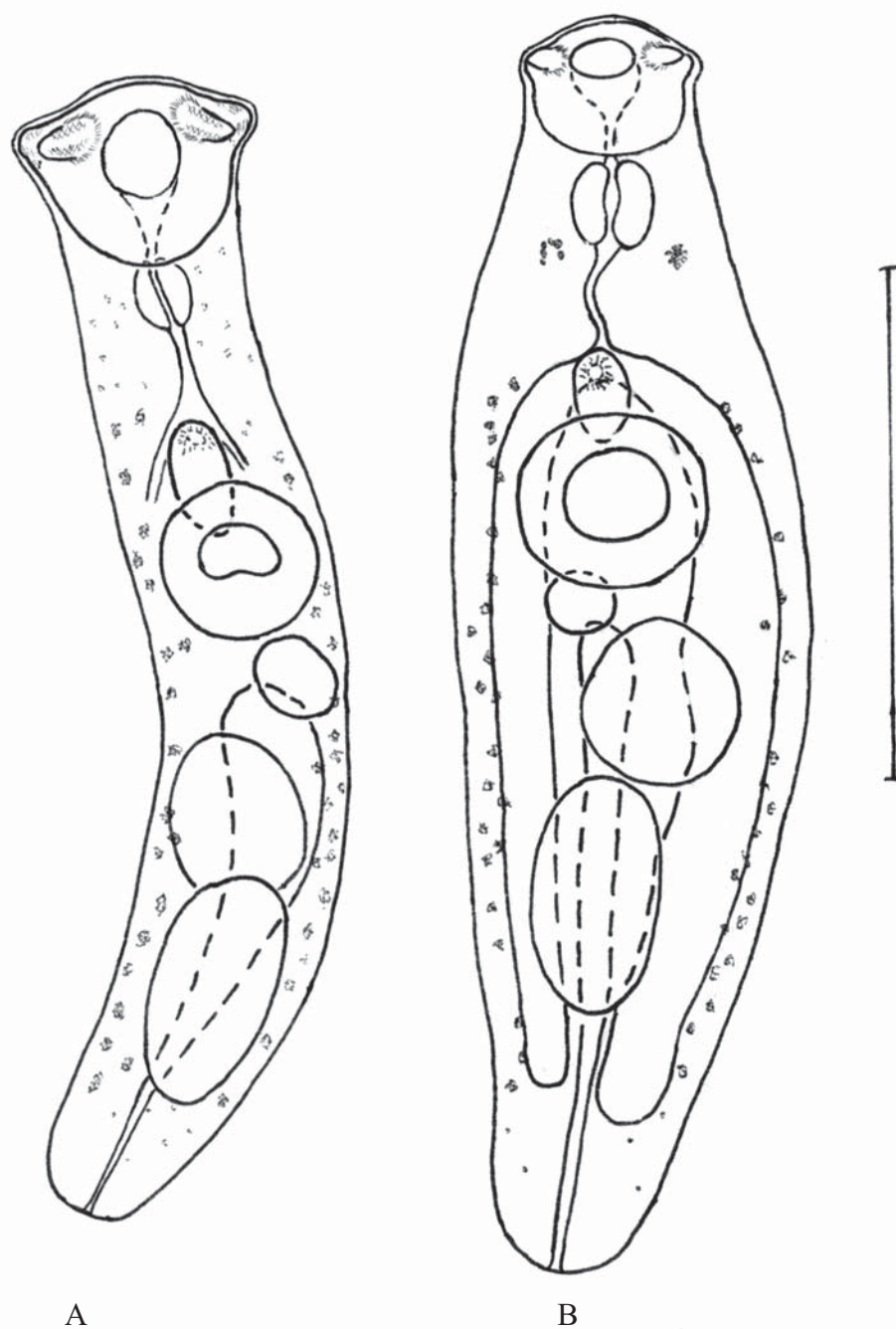


Рис. 2. Ювенильные мариты *Bunodera luciopercae luciopercae* (Müller, 1776) (А) и *Bunodera luciopercae acerinae* Roitman et Sokolov, 1999 (В). Масштаб — 0,4 мм.

Fig. 2. Juvenile maritans of *Bunodera luciopercae luciopercae* (Müller, 1776) (A) and *Bunodera luciopercae acerinae* Roitman et Sokolov, 1999 (B). Scale bars — 0.4 mm.

Хозяева

Мариты номинативного подвида встречаются преимущественно у окуневых рыб: окуня, желтого окуня *Perca flavescens* Mitchell, 1814, судака, берша *Sander volgensis* (Gmelin, 1788) и в меньшей степени у ерша (Hopkins, 1934; Тютин, 1996; Ройтман, Соколов, 1999). При этом в водоемах Европы основными хозяевами этой трематоды являются окунь и, по-видимому, судак (Тютин, 1997). Помимо этого данные паразиты могут быть найдены у рыб семейств Salmonidae Cuvier, 1816, Esocidae Cuvier, 1816 и Lotidae Bonaparte, 1837 (Ślusarski, 1958; Тютин, 1997). Однако, по крайней мере, Esocidae и Lotidae должны рассматриваться как элиминаторы *B. l. luciopercae* (Тютин, 1997). *Bunodera l. acerinae* паразитирует почти исключительно у ерша. Впервые на самобытные качества *B. l. acerinae* обратил внимание Тютин (1996), который квалифицировал ее как гостальную «ершовую» экоформу. Согласно Тютину (1996), этот паразит крайне редко встречается у окуня и судака Рыбинского водохранилища. Нами *Bunodera l. acerinae* найдена однажды у окуня из Сегозера в Карелии.

По литературным данным *Bunodera luciopercae* ssp. отмечена у широкого круга хозяев, включающего, помимо вышеназванных рыб, еще и прочих окуневых, а также хариусовых Thymallidae Gill, 1884, карповых Cyprinidae Fleming, 1822 и других групп рыб (Ergens et al., 1975; Митенев, 1997 и мн. др.). Однако отсутствие морфологических сведений не позволяет уточнить подвидовую принадлежность этих паразитов.

Распространение

Bunodera l. luciopercae отмечена в разных регионах Голарктики. Судя по рисункам и описаниям, представленным в литературе, к номинативному подвиду принадлежат особи, отмеченные Агаповой (1966) в Казахстане, Ивановым (1933) в дельте Волги, Малаховой (1963) в Карелии, Šanković (Šanković et al., 1968) в Боснии и Герцеговине, Lucký, Dyk (1964) и Ergens, Lom, (1970) в бывшей Чехословакии, Kozicka (1959) и Ślu-

sarski (1958) в Польше, Premier (1979) в Германии, Skorping (1981) в Норвегии, Caira (1989), Caira, Bogeta (2005) и Hopkins (1934) в Северной Америке. Судя по рисункам Fuhrmann (1928) и Looss (1894, цит. по: Скрыбин, Коваль, 1966), они также имели дело с *B. l. luciopercae*. Сведения о местах сбора исследованных нами особей *B. l. luciopercae* приведены в таблице (Табл. 2).

Bunodera l. acerinae пока найдена только в Восточной Европе: верхне- и средневожский регионы, Карелия, Белоруссия (Табл. 1) и Литва (оз. Дрингис).

Обсуждение

Мы считаем, что основным диагностическим признаком двух рассматриваемых подвигов является «100АВф/АВрп», значение которого превышает 17 у *B. l. acerinae* и не достигает 15 у *B. l. luciopercae*. Дополнительными идентификационными признаками могут случить: строение ротовой присоски, соотношение размеров ротовой присоски и тела, размер тела и протяженность желточников.

Ройтман и Соколов (1999) оценивали степень развития желточников в преацетабулярной зоне через площадь желточников (выраженную в процентах от площади преацетабулярной зоны). По данному признаку, исследованные ими паразиты, отличаются друг от друга с ясно выраженным хиатусом: желточники занимают 0–20% преацетабулярного пространства (без ротовой присоски) у *B. l. acerinae* и более 30% у *B. l. luciopercae* (Ройтман, Соколов, 1999). С привлечением нового материала стало ясно, что, по крайней мере, у *B. l. acerinae* площадь, занимаемая желточниками в преацетабулярной зоне, варьирует в более широком диапазоне (0–54%). Вследствие этого, оба подвида имеют перекрывающиеся друг с другом пределы изменчивости данного признака. Желточники, занимающие не менее 30% пространства преацетабулярной зоны, присутствуют у более молодых, по сравнению с исследованными Ройтманом и Соколовым

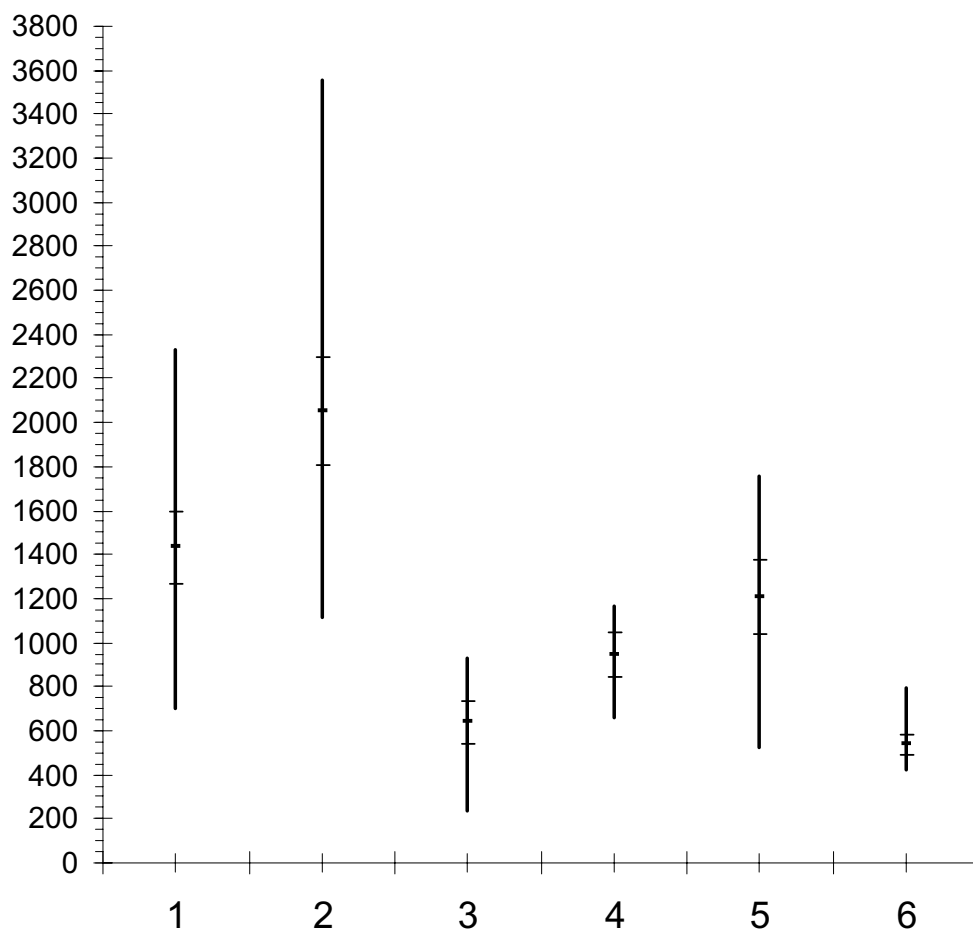


Рис. 3. Значения «АВТ» (в тыс. $\mu\text{м}^2$) в выборках *Bunodera luciopercae acerinae* Roitman et Sokolov, 1999 от ерша из Рыбинского водохранилища (1, 2) и *Bunodera luciopercae luciopercae* (Müller, 1776) от окуня из Рыбинского водохранилища (3, 5), оз. Гроудишкис (4) и оз. Голубое (6).

1,3 — особи I стадии зрелости (n=34; n=23); 2, 4 — особи II стадии зрелости (n=26; n=15); 5,6 — особи III стадии зрелости (n=26; n=27).

Штрихами отмечена средняя арифметическая и ее доверительные границы (при $p=0,05$).

Fig. 3. The values of «АВТ»* (in thousands μm^2) in samples of *Bunodera luciopercae acerinae* Roitman et Sokolov, 1999 from ruff of Rybinsk reservoir (1, 2) and *Bunodera luciopercae luciopercae* (Müller, 1776) from perch of Rybinsk reservoir (3, 5), of the Groudishkis Lake (4), of the Goluboe Lake (6).

1, 3 — specimens of the first maturity stage (n=34; n=23); 2, 4 — specimens of the second maturity stage (n=26; n=15); 5, 6 — specimens of the third maturity stage (n=26; n=27).

The strokes mark the arithmetical mean and its confidence limits (at $p=0.05$).

* (for interpretation of symbols Table 1.

(1999) особей *B. l. acerinae*. В этой связи, высказанное этими авторами положение о неизменности степени развития желточников в преацетабулярной зоне при старении

мариты, по-видимому, ошибочно. Не исключено, что старение паразита все же сопровождается деградацией передних участков желточных полей.

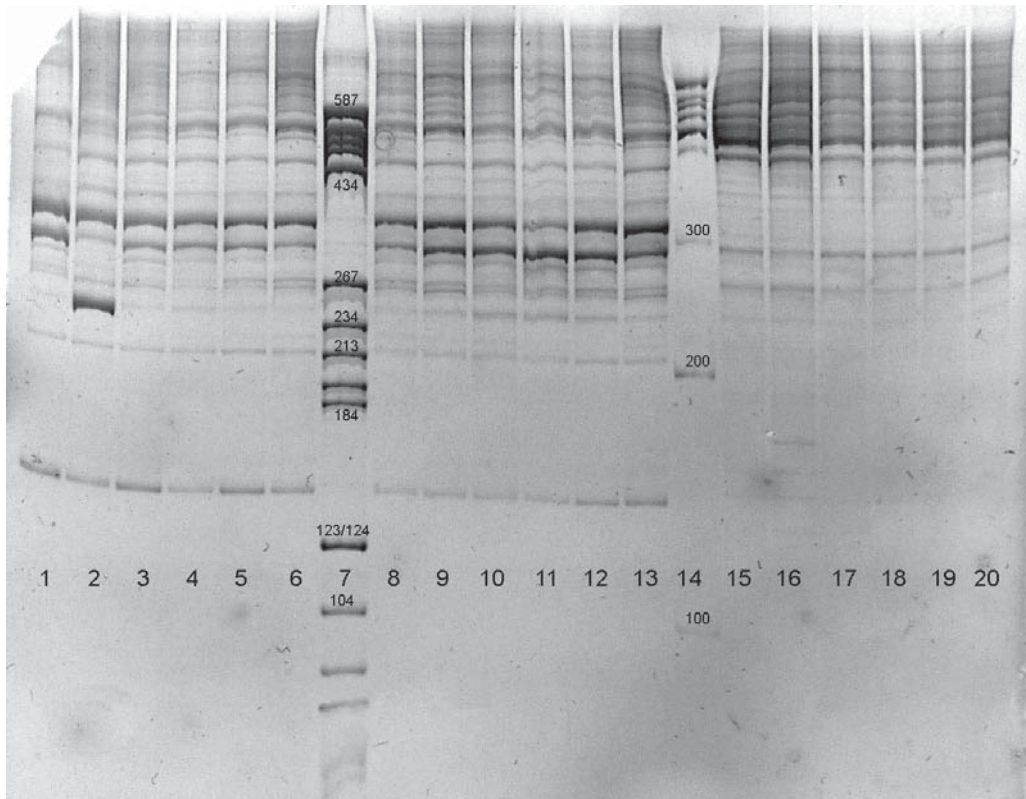


Рис. 4. Спектры RAPD-фрагментов *Bunodera luciopercae luciopercae* (Müller, 1776) и *Bunodera luciopercae acerinae* Roitman et Sokolov, 1999, выявленные с помощью праймера AP-9.

1–6 — *B. l. luciopercae* от окуня; 8–13 — *B. l. luciopercae* от ерша; 15–20 — *B. l. acerinae*; 7 — ДНК маркер pBr/HaeIII (с обозначением длины фрагментов ДНК); 14 — ДНК маркер 100 пн (с обозначением длины фрагментов ДНК).

Fig. 4. Spectra of RAPD-fragments *Bunodera luciopercae luciopercae* (Müller, 1776) and *Bunodera luciopercae acerinae* Roitman et Sokolov, 1999 obtaining with the help of praimer AP-9.

1–6 — *B. l. luciopercae* from perch; 8–13 — *B. l. luciopercae* from ruff; 15–20 — *B. l. acerinae*; 7 — DNA marker pBr/HaeIII (with marking length of DNA fragments); 14 — DNA marker 100 pn (with marking length of DNA fragments).

Измерение площади желточников трудно, а его результат во многом зависит от степени сжатости переднего конца тела. Поэтому в настоящей работе мы предлагаем использовать более удобный для измерения признак — протяженность желточников в преацетабулярной зоне.

Рассматриваемые подвиды существуют в условиях симпатрии, однако ареал *B. l. luciopercae* намного шире такового *B. l. acerinae* и охватывает значительную часть Голарктики. В целом, в распространении *B.*

l. luciopercae сопутствует рыбам рода *Perca* L., 1758. Этот паразит встречается только в пределах родового ареала *Perca* spp., причем как в его глубине, так и на его периферии (например, в водоемах Норвегии (Skorping, 1981) и оз. Кета из заполярья Средней Сибири). В Палеарктике, по крайней мере, в ее европейской части, в круг хозяев *B. l. luciopercae*, помимо окуня, часто вовлекаются и другие рыбы, в первую очередь, судак. Однако в Неарктике этот паразит использует в качестве хозяина почти исключительно жел-

того окуня (Hopkins, 1934; Caira, 1989). Заметим, что для североамериканского континента помимо *B. l. luciopercae* неоднократно указывались трематоды *B. luciopercae* ssp. sensu auct., видовая принадлежность которых требует подтверждения. Сомневаться в правильности определения неарктических *B. luciopercae* ssp. sensu auct. заставляет ошибка в идентификации бунодеры, допущенная в широко известной работе Cannon (1971) (см. Ройтман, Соколов, 1999). Однако и *B. luciopercae* ssp. sensu auct. встречается преимущественно у желтого окуня (Choudhury, Leyn-Rigagnon, 2005). В тоже время судаки *Sander* spp., представленные в Неарктике двумя видами, симпатрично обитающими с желтым окунем (Scott, Crossman, 1973), не охвачены этим паразитом (Margolis, Arthur, 1979; McDonald, Margolis, 1995; Hoffman, 1999). Все эти факты указывают на взаимосвязь распространения *B. l. luciopercae* с распространением только одной группы дефинитивных хозяев — *Perca* spp. На этом основании мы считаем *B. l. luciopercae* конформным паразитом рыб рода *Perca* L., 1758 (Соколов, 2004, 2005). К аналогичному выводу, но на основании анализа филогенетических взаимоотношений видов внутри *Bunoderinae* Looss, 1902 пришли Choudhury, León-Règagnon (2005). Мы считаем, что становление этого подвида шло на евразийской ветви рода *Perca* (Соколов, 2004).

На данный момент мы располагаем ограниченными сведениями по географическому распространению и составу хозяев *Bunodera l. acerinae*. В частности не известно, встречается ли данный паразит у других видов рода *Gymnocephalus* Bloch, 1793. Поэтому коэволюционные отношения этого паразита с рыбами не вполне ясны.

В одной особи ерша одновременно могут присутствовать как особи только одного (*B. l. luciopercae* или *B. l. acerinae*), так и обоих подвигов (Ройтман, Соколов, 1999). По мнению Тютинина (2004), описанные Ройтманом и Соколовым (1999) смешанные группировки подвигов бунодер в ершах не являются устойчивыми, а формируются лишь на не-

продолжительный срок при попадании *B. l. luciopercae* в несвойственного хозяина — ерша, уже зараженного *B. l. acerinae*. Автор считает, что *Bunodera l. luciopercae* попадает в ерша вследствие факультативной ихтиофагии хозяина или захвата трематод со дна, куда последние попадают при массовом весеннем выходе из других рыб. Мы не согласны с данной точкой зрения и считаем такие группировки устойчивыми. Факты совместного обитания трематод обоих подвигов в одной особи хозяина отмечены нами при исследовании ершей из р. Тверцы в мае-июне 1998 и мае 2004 гг. Вряд ли, не будучи устойчивыми, такие комбинации трематод смогли бы повторяться в разные годы. Мы считаем, что смешанные группировки подвигов бунодер возникают при заражении рыбы метацеркариями *B. l. luciopercae* и *B. l. acerinae* и существуют до естественной весенней элиминации зрелых паразитов.

В целом, *Bunodera luciopercae luciopercae* и *B. l. acerinae* отличаются друг от друга по морфологическим и генетическим признакам, и гостальной приуроченности, что подтверждает точку зрения Ройтмана и Соколова (1999) о необходимости таксономического разделения *B. luciopercae* s. lato. Остается открытым вопрос о ранге этих таксонов. В данный момент их можно рассматривать и как подвиды с высокой степенью дивергенции друг от друга, и как самостоятельные виды. В пользу видового статуса изученных форм свидетельствуют генетические различия между ними, существующие в условиях потенциальной возможности скрещивания *B. l. luciopercae* и *B. l. acerinae* (в смешанных группировках бунодер в ершах). Приемлемый теоретический критерий вида и подвида, в гельминтологии не установлен. Поэтому решение в пользу того или иного выбора, основанное только на представленных данных, будет носить дискуссионный характер. Считаем, что действительный таксономический ранг изученных бунодер может быть определен только после изучения жизненного цикла *B. l. acerinae*. В данной статье мы считаем уместным оставить таксономиче-

ский ранг *Bunodera l. luciopercae* и *B. l. acerinae* без изменений. По классификации Маско (1983) рассматриваемые трематоды входят в категорию «экологических» подвидов.

Остается неясным систематическое положение *B. luciopercae* sensu Brglez, 1973 из Словении и *B. luciopercae* sensu Cannon, 1971 из Канады. Первый из указанных паразитов больше похож на представителя рода *Crepidostomum* Braun, 1900, чем на *Bunodera* spp., однако по нечеткой фотографии, приведенной в работе Brglez (1973), невозможно однозначно определить родовую принадлежность трематоды.

По мнению Ройтмана и Соколова (1999) и Тютина и Гузьева (1999), видовая принадлежность *B. luciopercae* sensu Cannon, 1971 определена неверно, поскольку данная трематода не соответствует европейской *B. luciopercae* (ее номинативному подвиду) по морфологии церкарии (присутствию только двух пар желез проникновения), месту локализации молодой мариты и составу вторых промежуточных хозяев. Согласно Куперману и др. (1997), детально исследовавшим состав вторых промежуточных хозяев у европейской *B. luciopercae* (ее номинативного подвида), таковыми могут быть только ветвистоусые (*Cladocera*) и в меньшей степени ракушковые рачки (*Ostracoda*). В тоже время *B. luciopercae* sensu Cannon, 1971 использует в качестве хозяина помимо ветвистоусых рачков еще и бокоплавов (*Amphipoda*) и личинок поденок (*Ephemeroptera*).

Мы с настороженностью относимся к находкам *B. luciopercae* в бассейнах рек Чаун и Амгуэма на Чукотке и в Кроноцком озере на Камчатке (Орловская, Атрашкевич, 1989; Атрашкевич и др., 1991, 1993, 2005; Орловская, 2002). Отсутствие в этих регионах окуневых рыб — облигатных хозяев *B. luciopercae* заставляет нас сомневаться в правильности видовой идентификации паразита. Вероятно, найденные на Чукотке и Камчатке паразиты, являются представителями рода *Crepidostomum*. Данное предположение основано на прецедентах ошибочного опреде-

ления других дальневосточных «бунодер» — *B. luciopercae* sensu Shimazu, 1981 и *Bunodera* sp. Atrashkevich et al., 1991. Shimazu (2003) справедливо считает, что обнаруженные им паразиты (Shimazu, 1981), в действительности относятся к виду *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900). Форма, описанная Атрашкевичем и др. (1991), также принадлежит к роду *Crepidostomum*, что четко видно уже по морфологии бурсы цирруса.

Благодарности

Авторы благодарят А.В. Тютина, предоставившего препараты бунодер из Рыбинского водохранилища и зарубежных коллег (J. Cairn и T. Shimazu), приславших отписки своих работ.

Литература

- Агапова А.И. 1966. Паразиты рыб водоемов Казахстана. Алма-Ата: Наука. 340с.
- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В. 1991. Гельминтофауна озерных гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна реки Амгуэма (Чукотский полуостров) // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С.133–164.
- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Михайлова Е.И. и др. 2005. Гельминты лососевых рыб Кроноцкого озера (Камчатка) // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Материалы II межрегиональной научной конференции (15–20 сентября 2005 г. Новосибирск). Новосибирск. С.8–10.
- Атрашкевич Г.И., Регель К.В., Орловская О.М., Попсехов В.В. 1993. Гельминто-фаунистический статус бассейна и прогноз изменений паразитарных систем фоновых видов в связи с предполагаемым строительством ГЭС // Экология бассейна реки Амгуэма (Чукотка). Ч. 1. Владивосток: Дальнаука. С.186–233.
- Евланов И.А. 1995. Изменчивость размерной структуры трематоды *Bunodera luciopercae* (Trematoda, Bunoderidae) из рыб Саратовского водохранилища // Зоологический журнал. Т.74. С.3–5.
- Иванов А.С. 1933. Материалы к гельминтофауне рыб Нижней Волги. Ч. I Паразитические черви окуневых рыб // Труды Астраханского государственного медицинского института им. А. В. Луначарского. Т.2. Вып.1–3. Астрахань: Издание Астр. гос. мед. ин-та. С.17–30.
- Куперман Б.И., Тютин А.В., Гузьев И.А. 1997. Ракообразные как вторые промежуточные хозяева

- Bunodera luciopercae* (Trematoda: Bunoderidae) в эксперименте и природе // Биология внутренних вод. No.1. С.65–71.
- Малахова Р.П. 1963. Сезонная изменчивость *Bunodera luciopercae* (O. F. Muller, 1776) и *Sphaerostoma bramae* (O. F. Muller, 1776) (Trematodes) в условиях Карелии // Зоологический журнал. Т.42. С.1453–1461.
- Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Д. 1984. Молекулярное клонирование. М.: Мир. 479с.
- Митенев В.К. 1997. Паразиты пресноводных рыб Кольского Севера. Мурманск: Изд. ПИНРО. 199с.
- Орловская О.М. 2002. Модификации жизненного цикла *Bunodera luciopercae* (Muller, 1776) (Trematoda; Bunoderidae) в водоемах Чукотки // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Материалы межрегиональной научной конференции (Новосибирск 8–10 октября 2002 г.). Новосибирск. С.141–144.
- Орловская О.М., Атрашкевич Г.И. 1989. К познанию жизненных циклов трематод Чукотки // Тезисы докладов научной конференции «Гельминтология сегодня: проблемы и перспективы» (4–6 апреля 1989 г., г. Москва). М. С.40–41.
- Ройтман В.А., Соколов С.Г. 1999. Таксономический анализ *Bunodera luciopercae* (O. F. Müller, 1776) в палеарктической части ареала // Взаимоотношения паразита и хозяина. М.: ИНПА РАН. С.73–87.
- Скрябин К.И., Коваль В.П. 1966. Семейство Bunoderidae Nicoll, 1914 // Скрябин К.И. (ред.) Трематоды животных и человека. Т.22. М.: Наука. С.313–456.
- Соколов С.Г. 2004. Нетрадиционный подход к выбору единицы зоогеографического анализа фауны паразитов рыб // Успехи общей паразитологии (Труды Института паразитологии РАН. Т. 44). М.: Наука. С.356–371.
- Соколов С.Г. 2005. Уточнение семантических границ понятия “конформность” // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Материалы II межрегиональной научной конференции (15–20 сентября 2005 г. Новосибирск). Новосибирск. С.195–196.
- Тютин А.В. 1996. Популяционная биология трематоды *Bunodera luciopercae*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН. 19с.
- Тютин А.В. 1997. Пространственная структура имажинальной гемипопуляции *Bunodera luciopercae* (Trematoda: Bunoderidae) в Рыбинском водохранилище // Паразитология. Т.31. С.157–163.
- Тютин А.В. 2004. Гостальные группировки марит *Bunodera luciopercae* (Müller) (Trematoda, Bunoderidae) // Биология внутренних вод. No.2. С.27–32.
- Тютин А.В., Гузьев И.А. 1999. Особенности развития метатеркарий *Bunodera luciopercae* (Trematoda, Bunoderidae) и их влияние на хозяина в условиях эксперимента // Проблемы экологии и биоразнообразия водных и прибрежно-водных экосистем. Тезисы докладов 11 Всероссийской конференции молодых ученых. (14–16 сент. 1999 г., Борок). Борок. С.124–125.
- Brglez J. 1973. Zajedavci in zajedavske bolezni sladkovodnih rib v Sloveniji. Ljubljana. 153p.
- Caira J. 1989. Revision of the North American Papillose Allocreadiidae (Digenea) with Independent Cladistic Analyses of Larval and Adult Forms // Bulletin of the University of Nebraska State Museum. Vol.11. No.3. 58p.
- Caira J., Bogéa T. 2005. Family Allocreadiidae Looss, 1902 // A. Jones, R. Bray, D. Gibson (eds.). Keys to the Trematoda. Vol.2. London: CAB International and The Natural History Museum. P.417–436
- Čanković M., Delić S., Kiškarolj M., Rukavina J. 1968. Parazitofauna slatkovodnih riba Bosne i Hercegovine. Sarajevo. 159с.
- Cannon L. 1971. The life cycles of *Bunodera sacculata* and *B. luciopercae* (Trematoda: Allocreadiidae) in Algonquin Park, Ontario // Canadian Journal of Zoology. Vol.49. P.1417–1429.
- Choudhury A., León-Rugagnon V. 2005. Molecular phylogenetics and biogeography of *Bunodera* spp. (Trematoda: Allocreadiidae), parasites of percid and gasterosteid fishes // Canadian Journal of Zoology. Vol.83. P.1540–1546.
- Ergens R., Gussev V. A., Izyumova N. A., Molnar K. 1975. Parasite fauna of fishes of the Tisa River basin. Praha: Academia. 117p.
- Ergens R., Lom J. 1970. Puvodci parasitarnich nemoci ryb. Praha: Academia. 383p.
- Fuhrmann O. 1928. Trematoda // W. Kükenthal, T. Krumbach Handbuch der Zoologie. Bd.2. H.I. Berlin-Leipzig. P.1–140.
- Guo S.-W., Thompson E. 1992. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles // Biometrics. Vol.48. P.361–372.
- Hoffman G. 1999. Parasites of North American Freshwater Fishes. Ithaca: Cornell University Press. 539p.
- Hopkins S. 1934. The papillose Allocreadiidae. A study of their Morphology, Life Histories, and Relationships // Illinois Biological Monographs. Vol.13. P.1–80.
- Link W., Dixkens C., Sing M. et al. 1995. Genetic diversity in European and Mediterranean faba bean germ plasm revealed by RAPD markers // Theoretical and Applied Genetics. Vol.90. P.27–32.
- Lucký Z., Dyk V. 1964. Cizopasnici ryb v řekách a rybnících povodí Odry a Dyje // Sborník vysoké školy zemědělské v Brně. Řada B. Ročník 12. P.49–73.
- Kozicka J. 1959. Parasites of fishes of Družno Lake // Acta parasitologica Polonica. Vol.7. P.1–72.
- Macko J. 1983. On the subspecies in parasites with respect to helminths // Folia parasitologica. Vol.30. P.107–116.
- McDonald T., Margolis L. 1995. Synopsis of the parasites of fishes of Canada: Supplement (1978–1993) // Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. No.122. P.1–265.
- Premier J. 1979. Darmhelminthen von *Perca fluviatilis* L. und *Acerina cernua* (L.) (Pisces) aus Gewässern des

- Berliner Randgebietes // Zoologischer Anzeiger. Vol.203. S.241–253.
- Scott W.B., Crossman E.J. 1973. Freshwater fishes of Canada // Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada. Bulletin 184. Ottawa. 966p.
- Shimazu T. 1981. Some digenetic trematodes of freshwater fishes from Eastern Hokkaido, Japan // The Journal of Nagano-ken Junior College. No.36. P.13–26.
- Shimazu T. 2003. Turbellarians and trematodes of freshwater animals in Japan // Progress of Medical Parasitology in Japan. Vol.7. P.63–86.
- Ślusarski W. 1958. Formy ostateczne Digenea z ryb łososiowatych (Salmonidae) dorzecza Wisły i południowego Bałtyku // Acta parasitologica Polonica. Vol.6. P.1–528.
- Skorping A. 1981. Seasonal dynamics in abundance, development and pattern of infection of *Bunodera luciopercae* (Muller, 1776) in perch, *Perca fluviatilis* L. from an oligotrophic lake in Norway // Journal of Fish Biology. Vol.18. P.401–410.