

УДК 576.895.121

## МЕЖВИДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ ЦЕСТОД РОДА *PROTEOCEPHALUS* В ПРЭСНОВОДНЫХ РЫБАХ ГОЛАРКТИКИ

© Л. В. Аникиева, В. Н. Харин

Методами многомерного статистического анализа дана характеристика межвидовых различий 22 видов цестод рода *Proteocephalus*. Выявлено своеобразие североамериканских и евроазиатских видов, определены группы морфологически сходных видов, подтверждена невалидность *P. fallax*, *P. dubius*, *P. osburni*. *P. scorikovi* отнесен к экоформе *P. osculatus*. Прослежена связь формирования группы с историей фаун Палеарктики и Неоарктики.

Определение цестод рода *Proteocephalus* Weinland, 1858, особенно видов с апикальной присоской на головном конце, широко распространенных у пресноводных рыб Голарктики, представляет большие трудности. Эти виды характеризуются одним и тем же набором признаков и различаются лишь их количественным выражением. При внешней монотонности строения стробилы отдельные признаки обладают широкой вариабельностью. Среди представителей этой группы мало строго специфичных видов, большинство полигостальны и лабильны. При искусственном разведении рыб некоторые виды легко переходят на несвойственных им хозяев. Эти особенности приводят к размыванию границ видов и невозможности дифференциального диагноза по отдельным признакам (Priemer, Goltz, 1986; Hanzelova, Scholz, 1992, и др.).

Предпринято изучение изменчивости признаков и их взаимосвязей в группе цестод рода *Proteocephalus*, имеющих апикальную присоску на головном конце, методами многомерного статистического анализа (Харин, 1992) для установления межвидовых различий по комплексу признаков и характеру внутренних связей.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованы все виды рода *Proteocephalus* с апикальной присоской на головном конце, за исключением *P. parasiluri*, описание целой стробилы у которого отсутствует. 10 видов распространены в водоемах Европы и Азии (*P. neglectus*, *P. skorikovi*, *P. thymalli*, *P. fallax*, *P. pollanicola*, *P. longicollis*, *P. osculatus*, *P. cernuae*, *P. dubius*, *P. plecoglossi*), 9 видов – в Северной Америке (*P. arcticus*, *P. parallacticus*, *P. pusillus*, *P. tumidocollis*, *P. pinguis*, *P. pugetensis*, *P. pearsei*, *P. fluviatilis*, *P. osburni*) и 3 вида – бирегинальны (*P. exiguus*, *P. macrocephalus*, *P. percae*). Был использован как собственный материал по *P. exiguus*, *P. percae*, *P. thymalli*, *P. pollanicola*, *P. longicollis*, *P. cernuae*, так и литературные данные по другим видам (Фрезе, 1965; Дубинина, 1987; Hanzelova, Scholz, 1992, и др.). Выбор признаков обусловлен их принадлежностью к двум основным системам гельминтов, отражающих их функциональ-

ное состояние: трофико-генеративной (размеры стробилы, количество семенников и их диаметр, длина бурсы цирруса и ее отношение к ширине членика) и прикрепительно-осязательной (размеры сколекса, диаметр боковых и апикальной присосок). Всего учтено 10 признаков. Пределы их значений анализировались отдельно. Привлечены две модели многомерных статистических анализов. Первая (факторный анализ) использована для группировки видов в пространстве внутренней структуры взаимосвязей признаков (факторном пространстве). Вторая (дискриминантный анализ) – для оценки различий априори выделенных групп видов с целью выявления наиболее информативных признаков для их дифференциации.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Принципиальных различий в характере изменчивости признаков и их взаимосвязях, рассчитанных как по верхним границам параметров, так и по нижним границам отдельно, не выявлено. Установлен широкий диапазон варьирования параметров всех признаков. По уровню изменчивости признаки распадаются на 3 группы. В первую – с максимальными показателями изменчивости – вошли 4 признака: длина стробилы, длина и ширина сколекса и количество семенников (коэффициент изменчивости составил от 75 до 89 %). Во вторую – с высоким уровнем изменчивости (43–55 %) – 3 признака: ширина стробилы, диаметр боковых и апикальной присосок. В третью – с повышенным уровнем изменчивости (28–38 %) – также вошли 3 признака: диаметр семенников, длина бурсы цирруса и отношение длины бурсы цирруса к ширине членика.

Квадрат множественной корреляции каждого признака со всеми другими признаками варьировал от 0.57 (отношение длины бурсы цирруса к ширине членика) до 0.77 (диаметр семенников). Длина и ширина стробилы, сколекса, диаметр апикальной присоски, диаметр семенников и отношение длины бурсы цирруса к ширине членика взаимосвязаны. Коэффициент множественной корреляции этих 7 признаков был высоким и составил от 0.7 до 0.9. Размеры присосок, количество семенников и длина бурсы цирруса связаны с остальными признаками в меньшей степени.

Факторный анализ, отражающий внутреннюю структуру взаимосвязей признаков, показал, что они группируются в три фактора. В первом факторе объединились 7 признаков, во втором – 4 и в третьем – 3 признака (см. таблицу). Первый фактор ведущих. Сочетание выделенных в первом факторе признаков с положительными оценками нагрузок можно представить в качестве показателя формы структуры вида (оценка экстерьера вида). Положительные оценки значений фактора соответствуют степени выражения у вида этого непосредственно не измеряемого показателя. Отрицательные оценки значений фактора описывают через 10-й признак (отношение длины бурсы цирруса к ширине членика) степень конформности вида паразита к хозяину. Это очень важная, но в данном факторе не основная характеристика вида. Основная роль фактора отражена в сочетаниях признаков с положительными оценками нагрузок.

По сочетанию признаков с положительными (диаметр семенников, длина бурсы цирруса и ее отношение к ширине членика) и отрицательными (ширина стробилы) оценками нагрузок второй фактор определен нами как показатель особенности мужской половой системы, характеризующей воспроизводительную функцию видов.

Третий фактор по проявлению такого сочетания признаков, как размеры сколекса, характеризует различие видов по одной из компонент функции прикрепления паразита.

Взаимосвязи признаков и их группировка в факторы  
(по максимальным значениям признаков)  
Interrelations of the features and their grouping into factors  
(according to the features maximum values)

Признак	№	Фактор		
		1	2	3
Длина стробилы	1	0.793	0.12	-0.295
Ширина стробилы	2	0.782	-0.312	0.066
Длина сколекса	3	0.015	-0.089	0.949
Ширина сколекса	4	0.053	-0.008	0.938
Диаметр боковых присосок	5	0.769	0.165	0.052
Диаметр апикальных присосок	6	0.859	0.096	0.084
Количество семенников	7	0.749	0.271	0.118
Диаметр семенников	8	0.573	0.698	0.15
Длина бурсы цирруса	9	0.189	0.706	-0.07
Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика	10	-0.122	0.882	-0.096
Факториальная дисперсия		3.514	1.993	1.898
Вклад фактора в полную дисперсию признаков (%)		51.19	27.16	11.65

В пространстве двух основных факторов ( $F_1$ ,  $F_2$ ), сочетающих экстерьерные и репродуктивные признаки, виды разделились на 2 группы (рис. 1). В первую группу с положительными значениями  $F_1$  вошли все виды, встречающиеся только в Евразии. На правой стороне графика оказались и 3 бирегиональных вида – *P. exiguus*, *P. percae* и *P. macrocephalus*. Исключение составили лишь *P. fallax* и *P. dubius*. Расположение *P. dubius* и *P. fallax* в левой стороне графика показывает, что они имеют слабо выраженный экстерьер и иные связи между признаками по сравнению со всеми остальными европейскими видами, что подтверждает правильность их отнесения к невалидным видам (Ройтман, 1993). Все североамериканские виды составили вторую группу.

По  $F_2$  евроазиатская и североамериканская группы разделились на 2 подгруппы: с положительными значениями фактора и с отрицательными. В евроазиатской группе положительные значения  $F_2$  при положительных значениях  $F_1$  были свойственны распространенным и наиболее часто встречающимся паразитам сиговых *P. exiguus*, окуня *P. percae* и хариуса *P. thymalli*, а также паразиту европейского сома *P. osculatus*, у которого отмечены максимальные значения  $F_1$  и  $F_2$ . Нулевые значения у *P. plecoglossi* – паразита айю *Plecoglossus altivelis* – единственного вида и рода сем. Айювых (подотряд корюшкообразных), найденного у побережья Японских о-вов. Паразиты рыб других отрядов объединились во вторую подгруппу. Характер связей *P. skorikovi* по сравнению с *P. osculatus* (усиление трофической функции за счет репродуктивной) демонстрирует типичную картину перехода *P. osculatus* на нового хозяина и позволяет считать, что высказанное Анненковой-Хлопиной предположение об идентичности этого вида с *P. osculatus* из сомов правильно (цит. по: Фрезе, 1965). Как известно, *P. skorikovi* (Linstow, 1904)

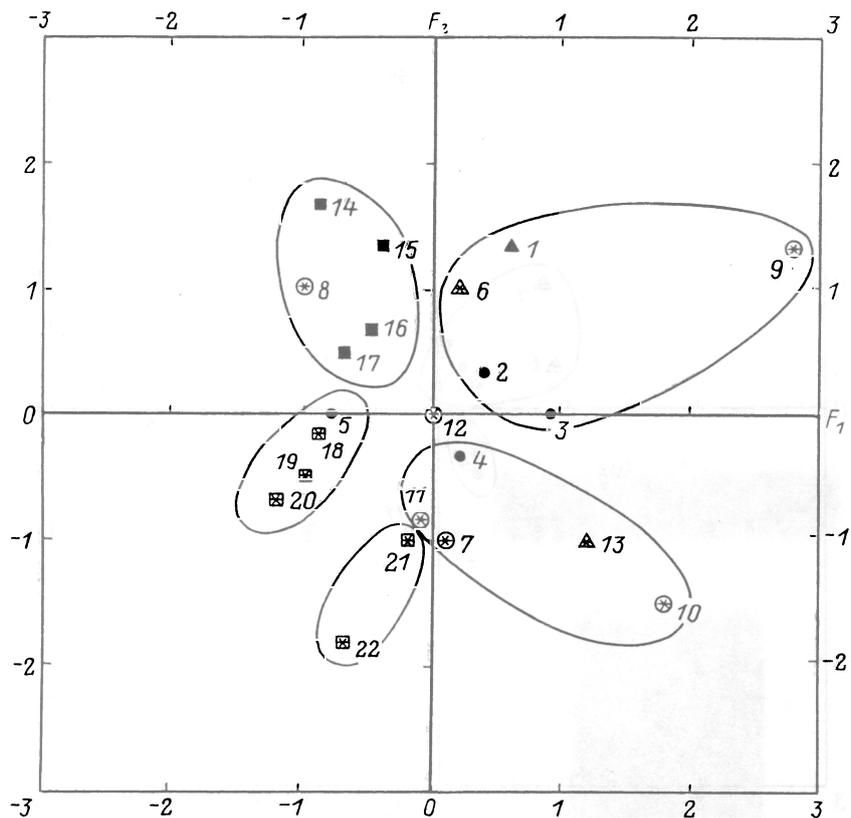


Рис. 1. Распределение видов в пространстве основных факторов ( $F_1, F_2$ ).

Кружки – евроазиатские виды, квадраты – североамериканские, треугольники – бирегionalные виды; черные значки – паразиты лососевых и сиговых рыб. 1 – *P. exiguus*; 2 – *P. thymalli*; 3 – *P. pollanicola*; 4 – *P. neglectus*; 5 – *P. fallax*; 6 – *P. percae*; 7 – *P. cernuae*; 8 – *P. dubius*; 9 – *P. osculatus*; 10 – *P. skorikovi*; 11 – *P. longicollis*; 12 – *P. plecoglossi*; 13 – *P. macrocephalus*; 14 – *P. arcticus*; 15 – *P. parallacticus*; 16 – *P. tumidocollis*; 17 – *P. pussilus*; 18 – *P. fluviatilis*; 19 – *P. osburni*; 20 – *P. pugetensis*; 21 – *P. pinguis*; 22 – *P. pearsei*; по оси абсцисс –  $F_2$ , по оси ординат –  $F_1$ .

Fig. 1. Distribution of species in the space of the basic factors ( $F_1, F_2$ ).

был описан Линстовым по материалам Скорикова из северной части, пойманной в устье Каспийского моря (р. Гюрчен). Личинок протеоцефалид у каспийского осетра Догель и Быховский (1939) с большими оговорками отнесли к этому же виду. Последующими исследователями *P. skorikovi* ни разу не был найден (Ибрагимов, 1991).

Распределение североамериканских видов по  $F_2$  в целом имело сходный характер с евроазиатскими, но было более четким: положительные значения имели только паразиты лососевых и сиговых рыб, отрицательные – паразиты других семейств рыб.

Факторный анализ признаков отдельно европейских и североамериканских видов показал, что своеобразие структуры их взаимосвязей в географическом аспекте определяется разными факторами. Для европейских видов она формируется двумя факторами. В первый фактор (основной, 63 % общей дисперсии) с высокими положительными нагрузками входят ширина стробилы и все признаки головного конца (размеры сколекса и боковых присосок) и с достаточно высокими

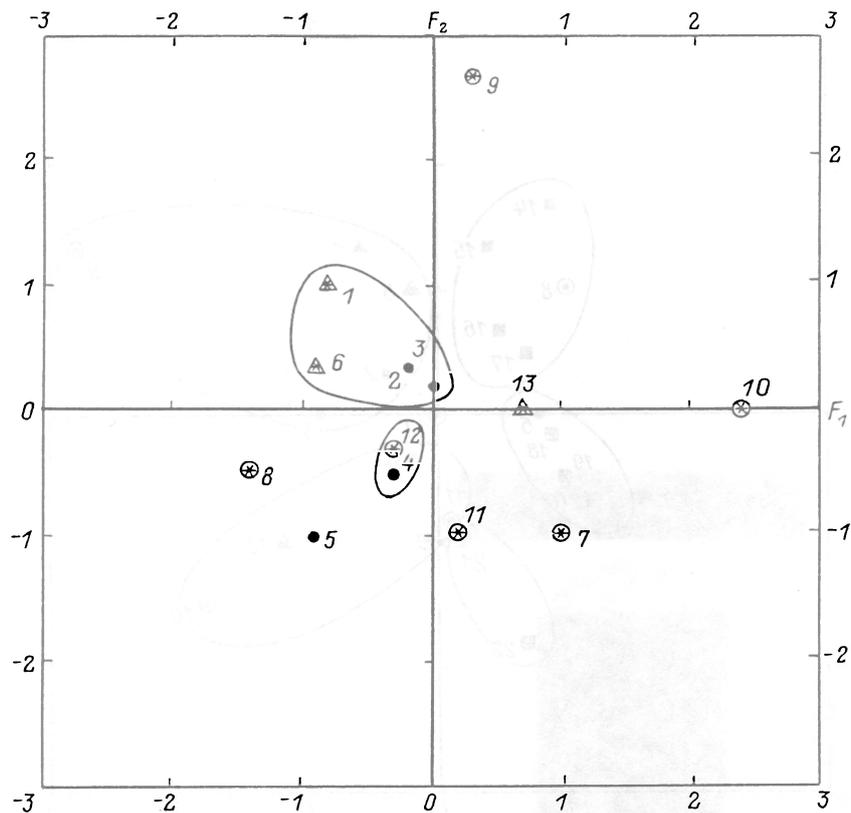


Рис. 2. Распределение евроазиатских видов в пространстве факторов  $F_1$  и  $F_2$ .

Обозначения видов такие же, как и на рис. 1.

Fig. 2. Distribution of Euroasiatic species in the factors space  $F_1, F_2$ .

отрицательными нагрузками – длина бурсы цирруса и отношение длины бурсы цирруса к ширине членика. Он отражает преимущественно функцию прикрепления цестод. Второй фактор дополнительный (37 % общей дисперсии). В него с высокими нагрузками входят количество и диаметр семенников, размер апикальной присоски, длина стробилы и длина бурсы цирруса.  $F_2$  определяет рост и воспроизводство вида.

В пространстве двух факторов (рис. 2) сформировалась одна группа: *P. exiguus*, *P. pollanicola*, *P. percae*, *P. thymalli*, сочетающая относительно высокие показатели роста и воспроизводства (по экстерьеру) со слабым прикреплением (небольшие размеры сколекса, боковых присосок и ширины стробилы). Остальные виды объединяются меньшим количеством признаков. *P. neglectus* и *P. plecoglossi* – двумя признаками: длиной бурсы цирруса и ее отношением к ширине членика. *P. macrocephalus*, *P. longicollis* и *P. cernuae* сходны по характеру связей между шириной стробилы, размерами сколекса и боковых присосок. Наибольшие положительные значения обоих факторов у паразита сома *P. osculatus*.

Своеобразие взаимосвязей признаков для североамериканских видов обусловлено тремя факторами. В  $F_1$  (40 % общей дисперсии) входят 4 признака (длина бурсы цирруса, ширина стробилы, диаметр боковой присоски и диаметр семенников). Он обеспечивает преимущественно репродуктивную изолирован-

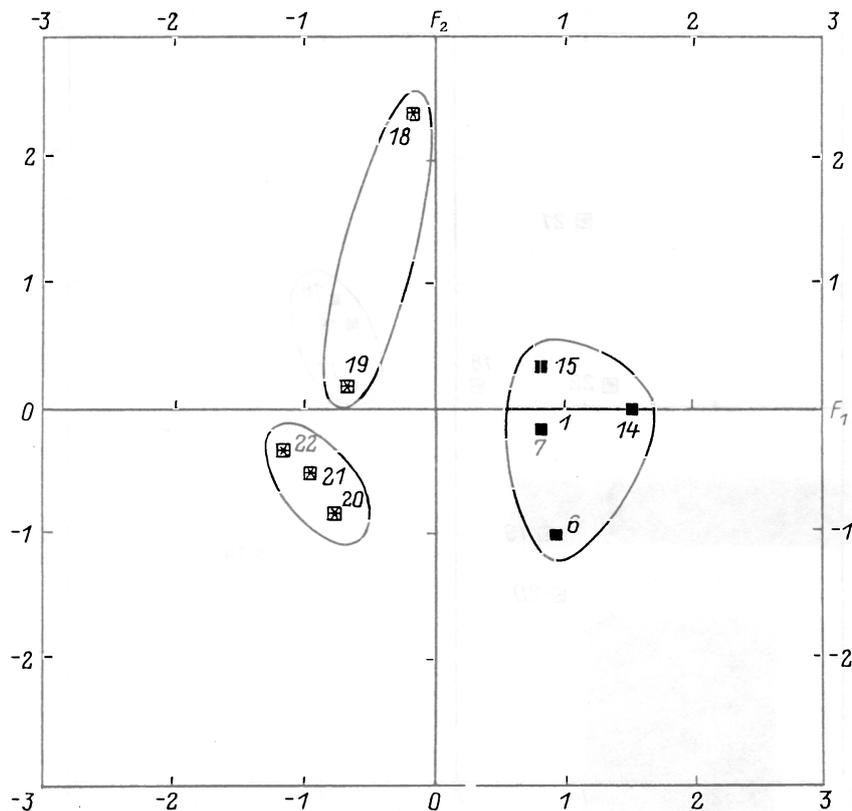


Рис. 3. Распределение североамериканских видов в пространстве основных факторов ( $F_1, F_2$ ).

Обозначения видов такие же, как и на рис. 1.

Fig. 3. Distribution of North-American species in the space of the basic factors ( $F_1, F_2$ ).

ность видов.  $F_2$  (30 % общей дисперсии) определяет преимущественно функцию прикрепления (размеры сколекса).  $F_3$  (21 % общей дисперсии) – экстерьерные признаки и частично воспроизводство (длина стробилы, диаметр апикальной присоски, количество семенников).

По  $F_1$  все североамериканские виды разделились на две группы: в первую вошли паразиты лососевых и сиговых рыб (с положительными нагрузками на  $F_1$ ), во вторую – паразиты остальных рыб (окуневых, центрарховых, щуковых, колюшковых) с отрицательными значениями этого фактора (рис. 3).

При сочетании  $F_1$  и  $F_2$  все 4 вида лососевых паразитов (*P. paralacticus*, *P. arcticus*, *P. pusillus* и *P. tumidocollus*) составили одну группу видов, которые сходны преимущественно характером связей между репродуктивными признаками (отношение дины бурсы цирруса к ширине членика, диаметр семенников) и отличаются взаимосвязями прикрепительного комплекса признаков. Из них *P. paralacticus* и *P. tumidocollus* различаются лишь размерами сколекса. Во вторую группу с отрицательными значениями  $F_2$  вошли все виды окуневых, центрарховых, щуковых и колюшковых, которые отличаются от паразитов лососевых меньшими показателями отношения длины бурсы цирруса к ширине членика, диаметром боковых присосок и диаметром семенников. Из них *P. fluviatilis* и *P. osburni*

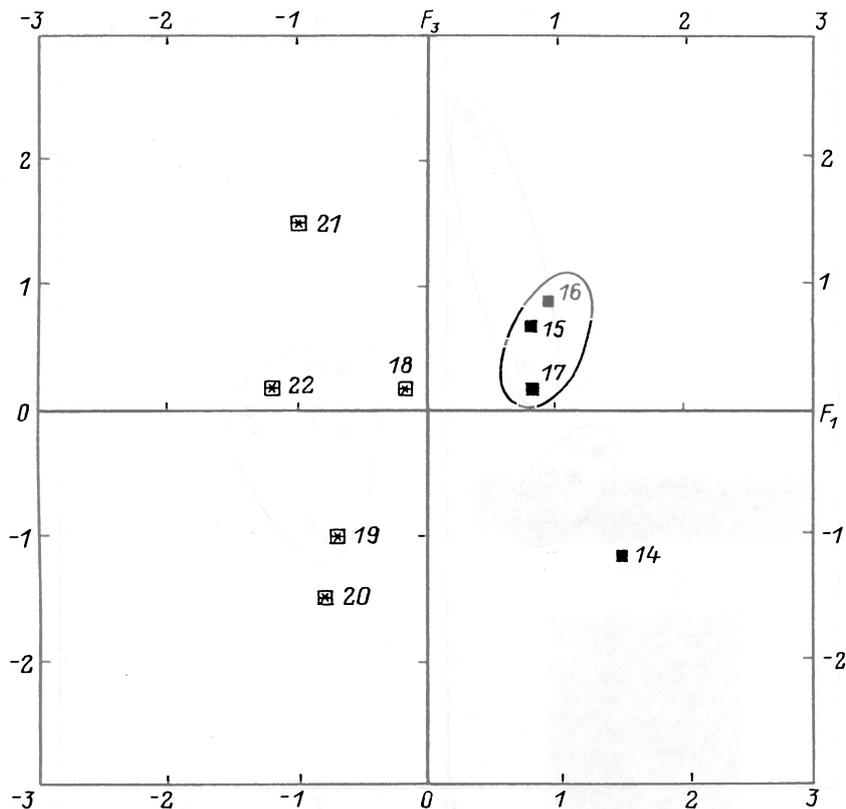


Рис. 4. Распределение североамериканских видов в пространстве факторов  $F_1, F_3$ .

Обозначения видов такие же, как и на рис. 1.

Fig. 4. Distribution of North-American species in the space of factors  $F_1, F_3$ .

различаются только размером сколекса, который у *P. fluviatilis* крупнее. *P. osburni* был описан по единственному экземпляру из малоротого окуня. Марголис и Артур (Margolis, Arthur, 1979) считают его синонимом *P. fluviatilis*, что подтверждается и результатами факторного анализа.

По сочетанию  $F_1$  и  $F_3$ , куда входят все признаки за исключением боковых присосок, из группы лососевых видов по-прежнему наиболее близки были *P. tumidocollus* и *P. parallacticus* (рис. 4). Оба вида встречаются как на одних и тех же хозяевах, так и на разных. Однако круг хозяев *P. tumidocollus* шире, чем у *P. parallacticus* (Margolis, Arthur, 1979). Из лососевых видов наиболее удален *P. arcticus*. Он был описан от арктического гольца *Salvelinus alpinus* (син.: *S. marstoni*) – центрального вида рода *Salvelinus*, близкого к лососям рода *Salmo*. От всех видов этой группы *P. arcticus* отличается минимальными размерами стробилы и апикальной присоски и меньшим количеством семенников. Отрицательные значения  $F_3$  у этого вида показывают, что даже при максимальных значениях признаков его рост и воспроизводство угнетены. *P. arcticus* также выпадает из группы лососевых видов и при сочетании  $F_2, F_3$ . Результаты факторного анализа показывают, что *P. arcticus* – „проблемный” вид. Описание апикальной присоски как „зачаточной” (Фрезе, 1965) не позволяет включать этот вид ни в группу цестод с апикальной

присоской, ни в группу цестод без апикальной присоски. Ройтман (1993) относит его к невалидным.

При оценке различий евроазиатских и североамериканских видов однофакторным дискриминантным анализом было установлено, что эти группы различаются с 5 %-ным уровнем значимости по длине и ширине стробилы, а также диаметрам боковых и апикальной присосок. Наиболее сильным и информативным признаком по разделению групп является длина стробилы. Суммарный процент групповой классификации по этому признаку равен 73.

Таким образом, проведенные нами исследования показали, что группа цестод рода *Protocephalus* с апикальной присоской на головном конце имеет сложную таксономическую структуру. По внутренним взаимосвязям признаков она распадается на две группировки, формирование которых связано с общностью территории, а также историей происхождения флоры и фауны Палеарктики и Неоарктики (Яковлев, 1964). Исходные виды протеоцефалид в Евразии с древнейших времен населяли медленно текущие и стоячие водоемы с озерной ихтиофауной. Их жизненные циклы формировались как относительно простые – промежуточный и окончательный хозяин. Смена ихтиофауны на озерно-речную проходила в резко меняющихся геологических условиях и суровом климате. Ихтиофауна Северной Америки изначально была озерно-речной и формировалась в относительно спокойной геологической обстановке. В жизненные циклы протеоцефалид, окончательными хозяевами которых были преимущественно хищные рыбы, широко включались резервуарные и дополнительные хозяева. Особенности морфологической структуры, меньшие размеры североамериканских цестод по сравнению с евроазиатскими позволяют считать их менее адаптированными к окончательному хозяину. По-видимому, заселение Северной Америки протеоцефалидами произошло позднее, чем Евразии.

По совокупности морфологических признаков протеоцефалиды Северной Америки и Евразии группируются по-разному. В Европе они представлены относительно плотной подгруппой видов – паразитов сига, окуня, хариуса, возникшей, вероятно, в результате симпатрического видообразования. Их высокая внутривидовая изменчивость свидетельствует об отсутствии жесткого генетического контроля за развитием и значительном влиянии внешней среды. Протеоцефалиды рыб других систематических групп морфологически более обособлены. В эволюции протеоцефалид Северной Америки большую роль сыграла репродуктивная изоляция двух подгрупп видов: лососево-сиговых и паразитов других рыб.

#### Список литературы

- Догель В. А., Быховский Б. Е. Паразиты рыб Каспийского моря // Тр. по компл. изучен. Касп. моря. 1939. Т. 7. С. 1–179.
- Дубинина М. Н. Отряд *Protocephalidea* // Определитель паразитов пресноводных рыб. Л., 1987. С. 52–70.
- Ибрагимов Ш. Р. Паразиты рыб Каспийского моря (видовой состав, экология, происхождение и формирование фауны): Автореф. дисс. ... д. б. н. Баку, 1991. 45 с.
- Ройтман В. А. Гельминты лососевидных рыб и их коэволюция с хозяевами: Автореф. дис. ... д. б. н. М., 1993. 63 с.
- Фрезе В. И. Протеоцефалы – ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М., 1965. 538 с.
- Харин В. Н. Факторный анализ (подход с использованием ЭВМ). Петрозаводск, 1992. 191 с.

- Яковлев В. Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопр. ихтиол. 1964. Т. 4, вып. 1 (30). С. 10–22.
- Hanzelova V., T. Scholz. Redescription of *Proteocephalus neglectus* La Rue, 1911 (Cestoda: Proteocephalidae), a trout parasite, including designation of its lectotype // Folia Parasitologica. 1992. Vol. 39. P. 317–323.
- Margolis L., Arthur J. R. Synopsis of the Parasites of Fishes of Canada. Ottawa, 1979. 268 p.
- Priemer J., Goltz A. *Proteocephalus exiguus* (Cestoda) als Parasit von *Salmo gairdneri* (Pisces) // Angew. Parasitol. 1986. Bd 27. S. 157–168.

Институт биологии КНЦ РАН,  
Петрозаводск, 185610

Поступила 17.07.1996

INTERSPECIFIC DIFFERENCES OF THE CESTODES OF THE GENUS  
PROTEOCEPHALUS (PROTEOCEPHALIDAE) IN FRESHWATER FISHES  
OF THE HOLARCTIC

L. V. Anikieva, V. N. Kharin

*Key words:* morphology, multidimensional statistic analysis.

SUMMARY

The characteristics of interspecies differences between 22 cestode species of genus *Proteocephalus* with an apical sucker at the cephalic end was given by the multidimensional statistic analysis methods. The peculiarity of the North-American and the Euroasiatic species was revealed, groups of morphologically similar species were singled out, non-validity of *P. fallax*, *P. dubius*, *P. osburni* was confirmed. *P. scorikovii* was classified as an ecoform of *P. osculatus*. The relation of the group formation to the history of the Palaearctic and Neoarctic faunas was traced.