

БЕЛОДЕД АЛИНА ЮРЬЕВНА

**МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ
ТРЕМАТОД СЕМЕЙСТВА HARPORIDAE NICOLL, 1914
ВОСТОЧНОАЗИАТСКОГО РЕГИОНА**

1.5.12. Зоология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

ВЛАДИВОСТОК – 2026

Работа выполнена в лаборатории паразитологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» Дальневосточного отделения Российской академии наук

Научный руководитель: кандидат биологических наук
Атопкин Дмитрий Матвеевич

Официальные оппоненты: **Чернышев Алексей Викторович**
доктор биологических наук, доцент, ФГБУН
«Национальный научный центр морской биологии им.
А. В. Жирмунского» ДВО РАН, главный научный
сотрудник лаборатории эмбриологии

Соколов Сергей Геннадьевич
кандидат биологических наук, доцент, ФГБУН
«Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.
Северцова» РАН, старший научный сотрудник
лаборатории фауны, экологии и экспериментальной
паразитологии

Ведущая организация: ФГБУН Федеральный исследовательский центр
«Институт биологии южных морей имени А. О.
Ковалевского РАН», г. Севастополь

Защита состоится «17» ноября 2026 г. в 10:00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.253.01 на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН по адресу: 690022 г. Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159.

Факс: (423) 2310-193. E-mail: info@biosoil.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке ДВО РАН и на сайте «Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН: <http://www.biosoil.ru/>

Отзывы на автореферат с заверенными подписями просим направлять по адресу: 690022 г. Владивосток, проспект 100-летия Владивостока, 159, ученому секретарю диссертационного совета.

Автореферат разослан «__»

2026 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Саенко Елена Михайловна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Семейство Haploporidae Nicoll, 1914 – наиболее богатая по видовому разнообразию группа трематод (плоских червей паразитирующих в кишечнике), использующих в качестве окончательных хозяев кефалевых рыб Mugilidae Jarocki, 1822. Среди всех подсемейств, представители Haploporinae Nicoll, 1914, Chalcinotrematinae Overstreet, Curran, 2005, Forticulcitinae Blasco-Costa, Balbuena, Kostadinova, Olson, 2009 и Waretrematinae Srivastava, 1937, за редким исключением – это паразиты кефалевых рыб. Использование гаплопоридами, главным образом, рыб Mugilidae в качестве окончательных хозяев, а также обнаружение этих трематод в рыбах, приуроченных к опресненным водоемам (Overstreet, Curran 2005), поддерживает гипотезу, высказанную Мантером в 1957 году (Manter, 1957), о том, что кефалевые рыбы могли выступать в качестве «экологического моста», позволяющего гаплопоридам переходить с морских и эвригалинных видов рыб на пресноводных, что подтверждается результатами относительно недавних комплексных исследований (Andres et al., 2018; Atopkin et al., 2019). Для решения вопроса достоверности взглядов Мантера по поводу ключевой роли кефалевых рыб как «экологического моста» необходимо расширение знаний о видовом разнообразии и распространении Haploporidae с привлечением филогенетического анализа, основанного на молекулярных данных. Кроме того, необходим анализ внутривидового разнообразия и популяционно-генетической структуры видов гаплопорид, гипотетически непосредственно связанных с процессами переключения между окончательными хозяевами разных экологических групп. Актуальность изучения биоразнообразия Haploporidae также обусловлена высоким таксономическим разнообразием кефалевых рыб. В настоящее время комплексные данные известны для видов гаплопорид от весьма ограниченного круга кефалей, включая *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758, *M. crenilabis* Forsskal, 1775 *Planiliza haematocheilum* Temminck, Schlegel, 1845, *P. Subviridis* Valenciennes, 1836, *P. Vaigiensis* Quoy, Gaimard, 1825, *Crenimugil seheli* Fabricius, 1775, *Osteomugil engeli* Bleeker, 1858, *O. cunnesius* Valenciennes, 1836. При этом в ряде регионов, например, в Юго-Восточной Азии, насчитывается от 22 до 28 видов кефалевых рыб (Tran et al., 2015; Whitfield, Durand 2023), отличающихся по ряду биологических и экологических критериев, что, несомненно, определяет перспективность таксономических, экологических и генетических исследований гаплопорид.

Степень разработанности. Положение Haploporidae в системе Digenea Carus, 1863 окончательно не установлено, несмотря на имеющиеся, на сегодняшний день, результаты исследований этой группы червей. Олсон с коллегами (Olson et al., 2003), анализируя филогенетические связи внутри дигеней, основанных на молекулярных данных, охарактеризовали положение Haploporidae, оказавшихся среди представителей отряда Xiphidiata Olson, Cribb, Tkach, Bray, Littlewood, 2003 как аномальное, из-за отсутствия у гаплопорид ключевого признака Xiphidiata – наличия стилета у церкарий. Позже в результате анализа филогенетических связей Digenea на основе молекулярных данных, Haploporidae были возведены в ранг подотряда Haploporata Perez-Ponce de Leon, Hernandez-Mena, 2019 отряда Plagiorchiida. В настоящее время в семействе Haploporidae насчитывается 8 подсемейств (Olson et al, 2003; Pérez-Ponce de León, Hernández-Mena, 2019; Atopkin et al., 2022) большинство из которых выделено на основе комплексных морфологических и молекулярных данных, которые, однако, получены далеко не для всех представителей этих подсемейств. Ареалы трематод числящихся в составе отдельных родов Haploporidae в основном приурочены к определенным географическим областям (Yamaguti, 1971; Nasir, Gomez, 1976; Overstreet, Curran, 2005). Однако, филогенетические связи, реконструированные по молекулярным данным, указывают на наличие общих предковых форм для подсемейств, представители которых географически весьма удалены друг от друга (Blasco-Costa et al., 2009; Pulis et al., 2013; Pulis, Overstreet, 2013, Andrade-Gómez et al., 2017; Andres et al., 2018; Andrade-Gómez et al., 2021). Вопросы, касающиеся биоразнообразия и таксономии Haploporidae актуальны и для российского

Дальнего Востока, где относительно недавно числилось только два вида *Skrjabinolecithum spasskii* Belous, 1954 и *Parasaccocoelium mugili* Zhukov, 1971 паразитов кишечника мугилид (Belous, 1954; Zhukov, 1971). Результаты исследований последних десяти лет показали, что видовое разнообразие гаплогорид, циркулирующих через кефалевых рыб на юге Дальнего востока России значительно выше (Besprozvannykh et al 2015; Atopkin et al, 2015; Besprozvannykh et al 2016; 2017; Atopkin et al., 2022). Имеющиеся данные по Haplororidae на сегодняшний день демонстрируют необходимость более глубокого изучения представителей семейства с целью разработки оптимальной стратегии использования разных критериев для определения географии видов, их систематики и филогении.

Цель и задачи исследования. Цель – определить видовое разнообразие и реконструировать филогенетические связи трематод семейства Haplororidae, циркулирующих через кефалевых рыб юга Дальнего Востока России и Вьетнама.

Задачи:

1. С использованием морфологических и молекулярных данных выявить число валидных видов Haplororidae от кефалевых рыб юга Дальнего Востока России и прибрежных вод Вьетнама.
2. Используя данные секвенирования нуклеотидных последовательностей рибосомной ДНК реконструировать и проанализировать филогенетические связи внутри семейства Haplororidae;
3. На основании данных секвенирования нуклеотидных последовательностей рибосомной ДНК оценить изменчивость представителей Haplororidae на юге Дальнего Востока России.
4. Выявить степень согласованности морфологических и молекулярных признаков, используемых в таксономии Haplororidae.

Положения, выносимые на защиту

1. Видовое разнообразие гаплогорид, циркулирующих в кефалевых рыбах юга Дальнего Востока России, значительно выше, чем предполагалось ранее и сопоставимо с таковым для кефалевых рыб Вьетнама.
2. Корреляции между молекулярной дифференциацией видов трематод и их различиями по некоторым индивидуальным морфометрическим показателям внутри изученных родов подсемейства Waretrematinae представляют исключительно индивидуальный для каждого рода случай согласованности (или несогласованности) и не могут быть унифицированы.
3. Гипотеза “экологического моста” Мантера о ключевой роли кефалевых рыб в переключении трематод Haplororidae с морской ихтиофауны на пресноводную подтверждается результатами филогенетического анализа, основанного на молекулярных данных.

Личный вклад автора. Соискатель принимал непосредственное участие на всех этапах исследования: планирование всех стадий исследования, сбор материала на территории Приморского Края и его камеральная обработка, участвовал в изготовлении препаратов и их описании, провел все работы по получению нуклеотидных последовательностей и построению филогенетических реконструкций.

Научная новизна. В работе представлены морфологические и молекулярные данные для семи новых для науки видов трематод, принадлежащих к подсемейству Waretrematinae заражающих кефалевых рыб Азиатско-Тихоокеанского региона. На основании комплексных данных восстановлены рода *Parasaccocoelium* и *Paraunisaccoides*, переописан типовой вид рода *Skarjabinolecithum* – *S. spasskii*. Впервые исследованы представители этих родов и *Unisaccus* обнаруженные в кефалевых рыбах Вьетнама. Впервые на основе молекулярных данных проанализирована внутривидовая изменчивость одного из представителей семейства Haplororidae – *S. spasskii*. Получены новые данные по

вопросу корреляции морфологических и молекулярных признаков используемых в таксономии Harporidae.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты работы существенно дополняют знания о разнообразии и распространении паразитофауны рыб в дальневосточных морях и прибрежных водах Вьетнама. Полученные данные соответствуют ряду критических технологий РФ, а именно: биомедицинские и ветеринарные технологии, геномные технологии, технологии мониторинга и прогнозирования состояния окружающей среды, предотвращения и ликвидации ее загрязнения. Практическая значимость работы заключается в предоставлении новых данных о паразитофауне промысловых видов рыб и циркуляции паразитов на промысловых территориях. Полученные результаты также пригодны для надежной идентификации трематод с помощью морфологических и молекулярных методов. Полученные результаты работы могут быть включены в курсы лекций для студентов по специальностям «паразитология» и «зоология».

Апробация работы. Результаты работы были представлены на всероссийских и международных конференциях, включая международный симпозиум Molecular Phylogenetics: Contributions to the 4th Moscow International Conference (MolPhy-4), 2014, г. Москва; Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: материалы V Межрегиональной конференции, 2015, г. Новосибирск; Modern Achievements in Population, Evolutionary, and Ecological Genetics: International Symposium, (Владивосток, Морская биологическая станция «Восток», 2015) и на VII Съезде Паразитологического общества, Петрозаводск, 2023 г.

Публикации. По теме диссертации опубликованы 10 работ. Из них 6 опубликованы в рецензируемых зарубежных и российских изданиях из списка ВАК, 4 работы опубликованы в материалах всероссийских и международных научных конференций и международного симпозиума. Во всех публикациях автор принимал участие в сборе материала, проведении морфологических исследований, получал молекулярные данные, проводил обработку этих данных, выполнял филогенетические реконструкции, участвовал в подготовке материала к публикации вместе с соавторами.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 3 глав, заключения и списка литературы. Работа изложена на 130 страницах, иллюстрирована 25 рисунками и 22 таблицами. Список литературы насчитывает 95 наименований, из них 86 на иностранном языке.

Благодарности. Автор от всей души благодарит своего научного руководителя к.б.н. Атопкина Дмитрия Матвеевича за помощь на всех этапах выполнения диссертации, ценные советы, обучение и поддержку. Автор выражает огромную благодарность заведующему лаборатории паразитологии д.б.н. Беспрозванных В. В. за существенный вклад в проведение морфологических исследований и обучение методикам изготовления препаратов, Нго Х. Д., Ха Н. В., Танг Н. В. за любезно предоставленный материал из Вьетнама и совместную работу; к.б.н. Ермоленко А. В. за ценные советы и плодотворную совместную работу. Автор искренне признателен д.б.н. профессору Челоминой Г. Н. и всему коллективу лаборатории паразитологии за ценные советы и поддержку.

Работа выполнена при поддержке грантов РНФ № 22-24-00896 и Vietnamese National Foundation for Development of Science and Technologies № 106.15 2012.8

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ДЛЯ СЕМЕЙСТВА NAPLORORIDAE

В главе представлены литературные данные о положении семейства *Naplororidae* внутри *Digenea*, приведены основные характеристики и структура семейства, а также краткая историческая справка о появлении семейства *Naplororidae* в системе *Digenea* и о формировании актуальной структуры и видового состава семейства. Представлены и описаны все основные работы по систематике, филогенетическим связям и жизненным циклам трематод *Naplororidae*; приведена информация об исследовании разных видов, родов и подсемейств *Naplororidae* помощью как молекулярно-генетических методов, так и на основании консолидированных морфологических и молекулярных данных.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили 66 экземпляров половозрелых трематод, принадлежащих к семи видам родов *Skrjabinolecithum*, *Parasaccocoelium*, *Unisaccus* и *Paraunisaccoides* семейства *Naplororidae*, собранных от разных видов кефалевых рыб юга Дальнего Востока России и Вьетнама. Черви извлекались из кишечника, промывались в дистиллированной воде и посмертно фиксировались в 96% этаноле.

Для изучения морфологии трематод применяли метод изготовления тотальных препаратов по стандартной методике (Гинецинская, 1968), а также методы световой микроскопии.

Тотальную ДНК получали методом щелочного лизиса “HotSHOT” (Truett, 2006). Оценку видового разнообразия и реконструкцию филогенетических связей выполняли на основании оценки изменчивости фрагмента гена 28S рРНК (1200 п.н.) и участка ITS1-5.8S-ITS2 рДНК (1500 п.н.). Амплификацию ДНК проводили методом полимеразной цепной реакции (Mullis et al., 1986) с помощью специфических олигонуклеотидных праймеров, разработанных для трематод (Luton et al., 1992; Tkach et al., 2003).

Секвенирование ДНК проводили методом терминирующего синтеза (Sanger et al., 1977) с использованием набора Big Dye Terminator v.3.1 Cycle Sequencing kit фирмы Life Technologies (США), праймеров для амплификации и секвенирования в соответствии с протоколом производителя.

Сборку консенсусных последовательностей ДНК осуществляли с помощью программы SeqScape v. 2.6, Applied Biosystems. Выравнивание последовательностей с последующей статистической обработкой осуществлялось с помощью алгоритмов ClustalW и MUSCLE в пакете MEGA 6.0 (Tamura et al., 2013). Реконструкцию филогенетических связей выполняли с помощью алгоритмов максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, ML) в программе MEGA 6.06 и алгоритма Байеса (Bayesian Inference, BI) в программе MrBayes v.3.1.2 (Huelsenbeck et al., 2001).

Определение нуклеотидных последовательностей продуктов секвенальной реакции осуществлялось в генетических анализаторах GA 3130 и GA 3500, Applied Biosystems на базе ЦКП «Биотехнология и генетическая инженерия» ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

В данной главе представлены результаты изучения морфологии, оценки видового разнообразия и анализа филогенетических связей трематод, отдельных представителей подсемейства *Waretrematinae* (*Naplororidae*), паразитирующих в желудочно-кишечном тракте кефалевых рыб юга Дальнего Востока России и Вьетнама. Приведены описания и диагнозы новых видов, а также обновленные диагнозы родов *Parasaccocoelium*, *Skrjabinolecithum* и *Paraunisaccoides*.

3.1. Морфология, таксономия и систематика представителей рода *Parasaccocoelium* Zhukov, 1971

В 1971 году Жуков описал новый вид трематод *Parasaccocoelium mugili*, но в 2005 году Оверстрит и Карран (Overstreet, Curran, 2005), проводя ревизию семейства Harpororidae, свели этот род в синонимы *Pseudohapladena* Yamaguti, 1952. Мы не согласны с этим решением, поскольку *P. mugili* имеет стабильные отличительные признаки: положение желточных полей, отсутствие их соединения позади семенника, наличие отдельных некрупных фолликул желточника, короткую матку с несколькими яйцами и развитие мирацидия в воде. Типовые виды *Pseudohapladena* характеризуются желточниками, соединёнными позади семенника, и длинной маткой с множеством яиц. На этом основании мы полагаем, что *P. mugili* не может относиться к роду *Pseudohapladena*, а вид *P. lizae*, по нашему мнению, является младшим синонимом *P. mugili*. Мы можем судить о высокой изменчивости этих признаков на примере *Parasaccocoelium mugili* и новых обоснованных нами видов *Parasaccocoelium haematocheilum* и *P. polyovum*.

Морфологические признаки *Parasaccocoelium haematocheilum* находятся в соответствии с родовым диагнозом. От типового вида *Parasaccocoelium mugili* они отличаются меньшими минимальными, максимальными и средними размерами тела, яиц и почти всех органов, а также двулопастным семенником и количеством яиц в матке (1–4 яиц у *P. haematocheilum* против, в подавляющих случаях, 1 яйца у *P. mugili*).

Parasaccocoelium polyovum, как и предыдущие виды, принадлежит к роду *Parasaccocoelium*, но отличается от них по ряду признаков. Особи *Parasaccocoelium polyovum* отличаются от *P. mugili* меньшими максимальными и средними размерами тела и большинства органов (присосок, фаринкса, яичника, семенника) и меньшими размерами яиц. По сравнению с *P. haematocheilum* и *P. armatum* они имеют меньше метрических различий, чем от *P. mugili*. Взрослые *Parasaccocoelium polyovum* имеют большие максимальные и средние размеры длины тела и гермафродитной сумки, меньшие максимальные и средние размеры ротовой присоски, тогда как желточные поля у них менее длинные и более широкие, чем у *P. haematocheilum*. Черви *P. polyovum* отличаются от *Parasaccocoelium armatum* большими максимальными и средними размерами длины тела и семенника, но меньшей их шириной, более длинной гермафродитной сумкой, меньшими размерами присосок и яиц. Кроме этого, *Parasaccocoelium polyovum* отличается от *P. mugili* и *P. haematocheilum* наличием V-образного семенника, а также как и от *P. armatum* наличием в матке до 12 яиц и расположением пигментных пятен по всей длине тела.

Подводя итог данным, полученным для выше описанных червей, мы считаем род *Parasaccocoelium*, обоснованный Жуковым, валидным и его представители не могут быть причислены роду *Pseudohapladena*. Между трематодами этих родов имеются очевидные морфологические различия, включая наличие / отсутствие пигментных глазков, положение ротовой присоски, структуру семенника и желточника. С учетом этих различий мы восстанавливаем род *Parasaccocoelium* с типовым видом *P. mugili* (Besprozvannykh et al., 2015).

Таксономия и филогенетические связи видов *Parasaccocoelium* по результатам молекулярных данных

Результаты филогенетического анализа для видов рода *Parasaccocoelium* выполнены на основании данных секвенирования нуклеотидных последовательностей фрагмента гена 28S рРНК. Генетическая дифференциация между видами рода *Parasaccocoelium* варьировала от 0.73% (*P. mugili*/*P. haematocheilum*) до 3.1% (*P. haematocheilum*/*P. polyovum*). Филогенетические реконструкции, построенные с помощью алгоритма Байеса, показали монофилию рода *Parasaccocoelium*, который оказался ближе к представителям рода *Elonginurus* (подсем. Waretrematinae). Внутри клады, представляющей род *Parasaccocoelium* сестринскими по отношению друг к другу оказались виды *P. mugili* и *P. haematocheilum* с одной стороны, и *P. armatum* и *P. polyovum* – с другой (рис 1). Генетическая дифференциация между видами внутри рода *Parasaccocoelium* соответствует таковой для других родов Harpororidae.

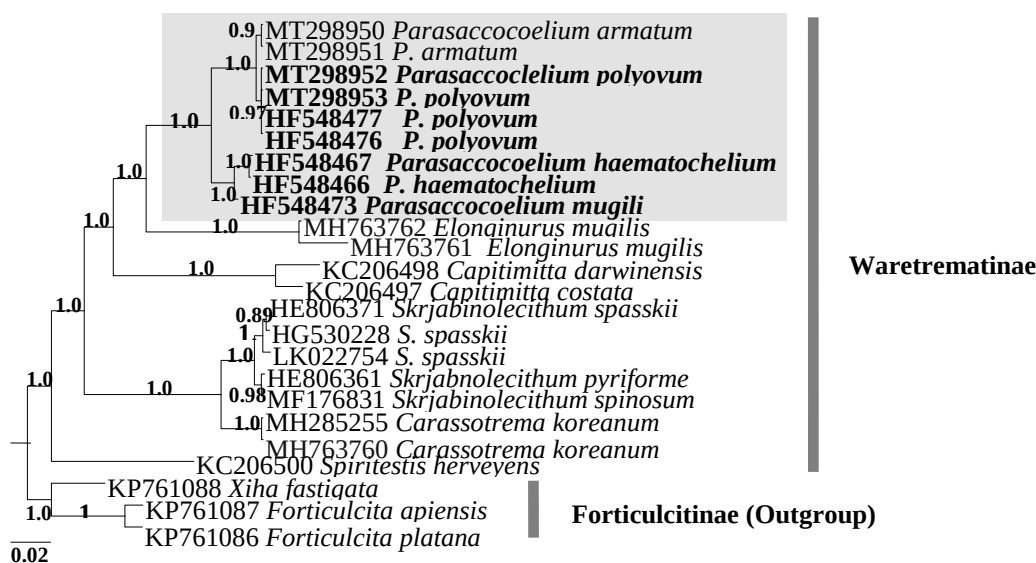


Рисунок 1. Фрагмент филогенетического древа семейства Harpororidae, реконструированного на основе частичных последовательностей 28S рДНК с использованием Байесовского алгоритма. Узловые числа указывают на апостериорные вероятности. Описанные и обоснованные виды *Parasaccocoelium* выделены жирным.

Так, например, для рода *Saccocoelium*, представителя подсемейства Harpororinae, диапазон значений внутриродовой дифференциации так же варьируется от 0.9% до 4.44% (Blasco-Costa et al., 2009). Таким образом, по молекулярным данным подтверждены принадлежность рода *Parasaccocoelium* к подсем. Waretrematinae и обоснованность видов *P. mugili*, *P. haematocheilum* и *P. polyovum*.

3.2. Морфология, таксономия и систематика представителей рода *Skrjabinoecithum*

В составе рода *Skrjabinoecithum* мы обосновали два новых вида, *Skrjabinoecithum pyriforme* и *S. spinosum*, а также обнаружили разные генетические формы для *S. spasskii*, которые претендуют на статус новых видов.

Skrjabinoecithum spasskii, Belous, 1954

В 1954 г. Белоус обнаружила трематод сем. Harpororidae в кишечнике пиленгасов из реки Раздольной (= р. Суйфун) и обосновала новый род *Skrjabinoecithum* с единственным видом *S. spasskii*. Мы также обнаружили этих трематод у пиленгасов из рек Раздольной, Киевка и Карасик. Исследование большого числа половозрелых червей показало морфологические различия с первичным описанием Белоус: у обнаруженных нами особей имеются диффузные пигментные пятна на переднем конце тела, кишечные

ветви достигают заднего конца тела, семенник при дорзо-вентральном положении имеет V-образную форму, яйца в матке не имеют развитого эмбриона, а мирацидий выходит после попадания яйца в воду и имеет пигментный глазок. Оверстрит и Карран (Overstreet, Curran, 2005) отнесли к роду *Skrjabinolecithum* несколько видов, описанных ранее в составе других родов, и признали роды *Paraunisaccoides* Martin, 1973, *Unisaccoides* Martin, 1973 и *Malabarotrema* Zhukov, 1972 младшими синонимами. Мы считаем эти таксономические решения недостаточно обоснованными, поскольку сами авторы ревизии отмечали, что типовой вид *S. spasskii* ими не изучался. В нашей работе приведён уточнённый диагноз типового вида, согласно которому *S. vitellosum* (Martin, 1973) Overstreet, Curran, 2005 и *S. lobolectithum* не соответствуют таким характеристикам *Skrjabinolecithum*, как раздвоенный кишечник и V-образный семенник, а *S. indicum* (Zhukov, 1972) Overstreet, Curran, 2005, отличается формой тела, структурой желточников и наличием подушечек гермафродитного канала, что характерно для *Malabarotrema*. Окончательные выводы возможны только при наличии молекулярных данных.

Молекулярные характеристики. Были получены молекулярные данные по участкам гена 28S рРНК и фрагмента ITS1–5.8S–ITS2 рДНК для *S. spasskii*, длиной 1147 и 1511 п.н. соответственно. Из них для гена 28S рДНК 1041 (99.4%) оказались консервативными и 5 (0.5%) – парсимоний-информативными, а для участка ITS1–5.8S–ITS2 рДНК было обнаружено 1494 консервативных и 14 переменных сайта. Выявлено три варианта нуклеотидных последовательностей рДНК *S. spasskii*.

***Skrjabinolecithum pyriforme* Besprozvannykh, Atopkin, Ermolenko, Beloded, 2017**

Образцы *Skrjabinolecithum pyriforme* по топологии органов и ряду других морфологических признаков: нитевидному желточнику, V-образному семеннику, эмбрионально неразвитым яйцам соответствуют диагнозу рода *Skrjabinolecithum*. При этом *S. pyriforme* отличается от типового вида размером и формой тела, а также размерами ротовой присоски, глотки и яиц и соотношением длины и ширины тела. В отличие от *S. bengalensis* (Madhavi, 1980) Overstreet Curran, 2005 черви из нашего материала имеют V-образный семенник и нитевидные фолликулы желточника, а два других вида *S. vitellosum* и *Paraunisaccoides lobolectithus* Martin, 1973 отличаются от *S. pyriforme* наличием одной слепой кишки.

Образцы *S. pyriforme* были сходны по большинству морфологических и метрических признаков с *Platydidymus flecterotestis*, который впервые был описан Жуковым (1971) от *Leiocassis brashnikowi* Berg, 1907 и *P. haematocheilus* из реки Ляо. *Skrjabinolecithum pyriforme* морфологически наиболее близок к червям, представленным в публикации Жукова (1971). В обоих случаях эти черви имеют нитевидный желточник и V-образный семенник. Однако, образцы *S. pyriforme* отличаются от описанных Жуковым червей меньшими максимальными размерами длины тела и меньшими размерами семенников и яиц. Образцы *S. pyriforme* отличаются от *P. flecterotestis*, как описано Ю с соавт. (2005), по тем же метрическим признакам. В описаниях *C. flecterotestis* и *P. flecterotestis*, в отличие от червей из нашего материала, желточник состоит из отдельных удлиненных фолликулов (Overstreet, Curran, 2005; Yiu et al., 2005). Кроме того, виды этих двух родов отличаются от *S. pyriforme* наличием мирацидия в яйцах, находящихся в матке (Overstreet, Curran, 2005). Поэтому трематоды, выявленные и описанные нами у кефалей из Приморского края, не могут быть отнесены ни к одному из видов, описанных ранее Жуковым (1971), Ю (2005) или Оверстритом (2005) на основе морфологических признаков. Исходя из обозначенных морфологических различий между обнаруженными нами червями и другими представителями Waretrematinae, первые были признаны новым видом в составе *Skrjabinolecithum* (Overstreet, Curran, 2005; Yiu et al., 2005).

Молекулярные характеристики. Были получены молекулярные данные по участкам гена 28S рРНК и фрагмента ITS1–5.8S–ITS2 рДНК для *S. pyriforme*, длиной 1243 и 1294 п.н. соответственно. Для участка ITS1–5.8S–ITS2 рДНК было обнаружено три переменных сайта, фрагмент 28S рДНК оказался консервативным. Нуклеотидные последовательности для *S. pyriforme*, доступны в Международном генном банке под номерами: HE806359–HE806362, LN864990–LN864993.

***Skrjabinolecithum spinosum* Besprozvannykh, Atopkin, Ngo, Ha, Tang, Beloded, 2017**

Образцы *Skrjabinolecithum spinosum* соответствуют диагнозу рода *Skrjabinolecithum* формой тела, расположением пигментных глазков, V – образным семенником, при этом отличаясь размерами брюшной присоски и наличием подушечек с шипами в гермафродитном протоке.

Молекулярные характеристики. Были получены молекулярные данные по участкам гена 28S рРНК и фрагмента ITS1–5.8S–ITS2 рДНК для *S. spinosum*, длиной 1311 и 1184 п.н. соответственно. Для участка ITS1–5.8S–ITS2 рДНК был обнаружен один переменный сайт, фрагмент 28S рДНК оказался консервативным. Нуклеотидные последовательности для *S. spinosum* доступны в Международном генном банке под номерами: MF176829 - MF176834.

Таксономия и филогенетические связи видов *Skrjabinolecithum* по молекулярным данным

Для подтверждения таксономических выводов, основанных на данных морфологии, были проведены молекулярные исследования, включающие анализ нуклеотидных последовательностей участка ITS1–5.8S–ITS2 рДНК (1294 п.н.) и фрагмента гена 28S рРНК (1243 п.н.). Дифференциация последовательностей, оцененная с помощью расчета р-дистанций (таблицы 11 и 12) *S. pyriforme* и *S. spasskii*, составила $0.93 \pm 0.27\%$ и $2.14 \pm 0.67\%$ по данным частичного секвенирования гена 28S рРНК и ITS рДНК, соответственно. Генетические дистанции между *S. spinosum* и *S. spasskii* по данным частичного секвенирования гена 28S рРНК составили 0.03% и $0.4 \pm 0.02\%$ по ITS рДНК., а между *S. spinosum* и *S. pyriforme* $0.94 \pm 0.3\%$ и $3.3 \pm 0.6\%$ соответственно.

Филогенетический анализ показал, что *S. spinosum* кластеризуется с *S. pyriforme* по данным частичного секвенирования гена 28S рРНК (рисунок 2) и с *S. spasskii* по объединенным данным секвенирования последовательностей ITS1–5.8S–ITS2 + 28S рДНК. Генетическая дифференциация варьировала от 0.03% для *S. spinosum* до $0.94 \pm 0.3\%$ для *S. pyriforme* и *S. spasskii* по данным участка гена 28S рРНК и $0.4 \pm 0.02\%$ и $3.3 \pm 0.6\%$ для *S. spasskii* и *S. pyriforme* соответственно, по фрагменту ITS рДНК. По полученным нами данными можно сказать, что род *Skrjabinolecithum* является монофилетической группой с высокой статистической поддержкой (рисунок 2). Эти значения соответствуют межвидовому уровню генетической дифференцировки, оцениваемому по фрагментам рибосомной ДНК, полученным ранее для других представителей семейства Harporidae (Blasco-Costa et al., 2009; Pulis et al., 2013). Например, генетическая дифференциация в пределах рода *Saccocoelium* варьировала от $0.9 \pm 0.31\%$ до $4.8 \pm 0.68\%$ по данным секвенирования по 28S рДНК и от $1.55 \pm 0.57\%$ до $8.33 \pm 1.39\%$ по данным секвенирования ITS рДНК (Blasco-Costa et al., 2009). В пределах Waretrematinae генетическая дифференциация варьировала от $11.1 \pm 0.94\%$ (*Parasaccocoelium mugili*) до $13.7 \pm 1.05\%$ (*Capitimitta darwinensis*) по участку 28S рДНК, и от $15.6 \pm 1.91\%$ (*Spiritestis herveyensis*) до $16.63 \pm 1.66\%$ (*Unisaccus tonkini*) по данным секвенирования ITS рДНК. Такие же значения генетической дифференциации были получены при сравнительном анализе *S. spasskii* относительно других видов Waretrematinae

Проведенный анализ филогенетических связей показал, что род *Skrjabinolecithum* принадлежит к подсемейству Waretrematinae, образуя кладу, тесно связанную с родом *Carassotrema*, и включает в себя три вида: *S. spasskii*, *S. spinosum* и *S. pyriforme* с высокой

статистической поддержкой. При этом виды родов *Spiritestis* и *Intromugil*, относящиеся к тому же подсемейству, значительно удалены друг от друга на филогенетическом дереве и кластеризуются с представителями подсемейства Harpororinae. Дифференциация последовательностей 28S рДНК для *S. spasskii* от представителей родов *Intromugil* и *Capitimitta* относительно велика и составляет 11.6–12.9%. Аналогичная дифференциация наблюдается между *S. spasskii* и *Spiritestis herveyensis* и равна 12.1%, несмотря на то, что оба вида принадлежат одному и тому же подсемейству (Overstreet, Curran 2005, Pulis, Overstreet, 2013, Pulis et al., 2013). Эти оценки значительно превосходят уровень межродовой дифференциации внутри подсемейства Harpororinae (Nicoll, 1914), который составляет 4.8–8% (Blasco-Costa et al., 2009). Подобный уровень дифференциации наблюдается также между родами *Saccocoelioides* и *Intromugil* и составляет 7.9%.

На основании этих данных, мы подтверждаем, что род *Skrjabinolecithum* представляет собой валидный род, а также включённых в него трёх видов: *S. spasskii*, *S. spinosum* и *S. pyriforme*, однако полифилия подсемейства остается неразрешенной.

Топология филогенетического дерева, построенного по данным частичного секвенирования гена 28S рРНК (рисунок 2) продемонстрировала близкие связи *S. pyriforme* и *S. spinosum*, в то время как *S. spasskii* оказался сестринским по отношению к этим двум видам. Эти виды образовали общую высоко поддержанную кладу, тесно связанную с трематодами *Carassotrema koreanum*, паразитами карасей.

Внутривидовая генетическая изменчивость *Skrjabinolecithum spasskii*

Топологии филогенетических деревьев, реконструированных на основе секвенирования участка гена 28S рРНК и фрагмента ITS1–5.8S–ITS2 рДНК *S. spasskii*, указывали на внутривидовую дифференциацию этого вида (рисунок 3). По данным секвенирования, трематоды из пиленгасов юга Дальнего Востока России и Вьетнама дифференцировались на три группы, каждая из которых характеризовалась наличием одного общего варианта последовательности. Вариант I характерен для трематод из *P. haematocheilus* водоёмов Приморского края и от одной особи *M. cephalus* из р. Раздольная. Вариант II наблюдался у трематод из *M. cephalus* из залива Тонкин (Вьетнам). Вариант III

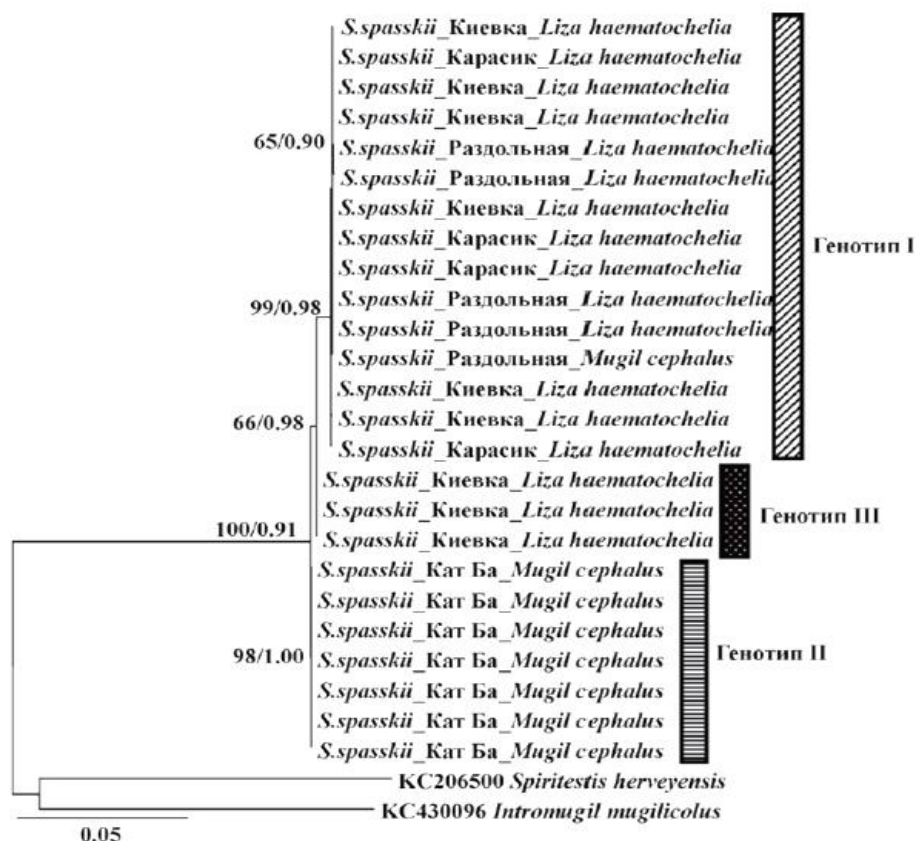


Рисунок 3 Филогенетическое дерево *Skrjabinolecithum spasskii*, реконструированное на основе анализа объединенных данных секвенирования участка гена 28S рРНК и фрагмента ITS1–5.8S–ITS2 рДНК

обнаружен у пяти трематод из *P. haematocheilus* р. Киевка (Приморье).

Генетические дистанции между вариантами I и III составили 0.4 и 0.65% соответственно. Наименьшие различия (0.1 и 0.33%) наблюдались между вариантами II (Вьетнам) и III (Приморье). Дистанции между вариантами I и II составили 0.5 и 0.9 % по данным секвенирования 28S и ITS.

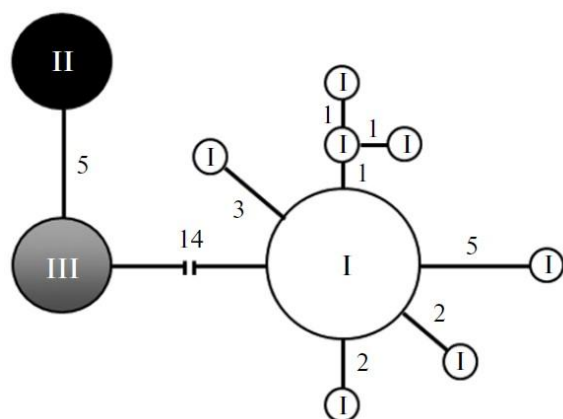


Рисунок 4 Реконструкция гаплотипической сети с использованием комбинированных последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 и 28S рДНК *Skrjabinolecithum spasskii*, с помощью алгоритма максимального правдоподобия. Цифры между узлами – количество

Реконструкции дерева минимальных связей (minimum-spanning tree), созданная на основе объединенных данных секвенирования рДНК показала, что редкий для Приморья вариант III тесно связан с вьетнамским вариантом II, будучи отделенным пятью мутационными шагами (рисунок 4). С другой стороны, вариант III Приморья отделяется от основного варианта I Приморья на 14 мутационных шагов. Таким образом, трематоды, обладающие разными вариантами последовательностей 28S рДНК, дифференцированы друг от друга в большей степени, чем приморский вариант III от вьетнамского (вариант II). Тем не менее, оба приморских варианта связаны друг с другом напрямую, в то время как вьетнамский вариант имеет прямую связь с приморским

вариантом III. Гипотетически это означает, вариантом III последовательностей 28S рДНК представляет собой предковую последовательность по отношению к вариантам I и II из Приморья и Вьетнама, соответственно.

3.3. Морфологическая и генетическая характеристика трематод родов *Unisaccus* и *Paraunisaccoides* от кефалевых рыб Вьетнама

В 1973 году Мартин внутри семейства гапллопорид обосновал новое подсемейство Unisaccinae, включающее в себя новый род *Unisaccus* и новые виды *U. brisbanensis* Martin, 1973 и *U. spinosus* Martin, 1973, а так же новый род *Unisacoides* Martin, 1973 включающий в себя вид *U. Vitellus* Martin, 1973, обнаруженные в кишечнике кефалевых рыб из реки Брисбен (Квинсленд, Австралия) (Martin, 1973). Так же Мартином (Martin, 1973) был обоснован род *Paraunisaccoides*, включивший в себя типовой вид *Paraunisaccoides lobolectithus* Martin, 1973. Позднее, на основании сходства морфологических признаков Оверстрит и Карран свели данный род в синонимы *Skrjabinolecithum* (Overstreet, Curran, 2005).

При изучении трематод из мугилид Вьетнама нами были обнаружены половозрелые черви, как соответствующие морфологическим критериям рода *Unisaccus*, так и особи, имеющие несколько отличные показатели морфологии, но по молекулярным показателям входящие в состав этого рода. В связи с этим мы дополняем родовой диагноз для представителей *Unisaccus* новыми морфологическими характеристиками. Кроме того основываясь на морфо-молекулярных данных мы восстанавливаем род *Paraunisaccoides*, который был сведен в синонимы *Skrjabinolecithum* (Overstreet, Curran, 2005).

Морфологическая и генетическая характеристика трематод родов *Unisaccus* и *Paraunisaccoides* от кефалевых рыб Вьетнама

Половозрелые черви, обнаруженные в кефалях из Вьетнама по топологии органов и ряду других морфологических признаков: одиночному семеннику, мешковидной кишке и вооруженному гермафродитному протоку, соответствуют диагнозу рода *Unisaccus*. По показателям метрических характеристик вьетнамские трематоды близки к *U. spinosus*, *U.*

brisbanensis и *U. overstreeti*. Однако между этими видами и *Unisaccus tonkini* присутствует и ряд отличий по размерам ротовой и брюшной присосок, а также соотношению их величин, размерам яичника и гермафродитной сумки. На основании морфометрических данных, мы считаем обнаруженных нами половозрелых червей представителями отдельного вида рода *Unisaccus*, которому присвоено название *Unisaccus tonkini*.

По ряду морфологических признаков, *Unisaccus halongi* имеет общие морфометрические признаки с представителями родов *Paraunisaccoides* и *Skrjabinolecithum*. Однако в сравнении с *Paraunisaccoides lobolectithum*, они отличаются меньшей длиной тела при схожей ширине тела, более широкой брюшной присоской, меньшей длиной префаринкса и пищевода и меньшей длиной гермафродитной сумки, при ее большей ширине. Среди представителей *Skrjabinolecithum*, особи *Unisaccus halongi* имеют наибольшее сходство с *S. vitellosum* и *S. indicum*, отличаясь при этом строением гермафродитного протока и метрическими характеристиками, а так же размерами префаринкса и строением желточников. Наряду с этим, черви из нашего материала обладают как общими, так и необычными морфологическими признаками для *Unisaccus*. Сходство этих червей проявляется в строении половой и пищеварительной систем. Различия наблюдались по таким характеристикам как: форма тела, наличие эмбрионов в яйцах, форма желточных фолликул, а так же метрическими характеристиками. Результаты молекулярного анализа демонстрируют принадлежность трематод от *Crenimugil seheli* подсемейству Waretrematinae и указывают на близкое родство с *Unisaccus tonkini* (см главу 3.5) (Atopkin et al., 2022).

Молекулярные характеристики. Для пяти особей *Unisaccus tonkini* получены нуклеотидные последовательности гена 28S рРНК длиной 1007 п.н. и участка ITS1–5.8S–ITS2 рДНК длиной 1287 п.н. были обнаружены 4 вариабельных сайта для гена 28S рРНК и столько же для участка ITS1–5.8S–ITS2 рДНК. Нуклеотидные последовательности доступны в Международном геномном банке под номерами MF176835 - MF176844. Для трех особей *U. halongi* получены нуклеотидные последовательности фрагмента гена 28S рРНК и участка ITS1–5.8S–ITS2 рДНК длиной 1240 п.н. и 972 п.н., соответственно. Последовательности из обоих наборов данных были идентичными. Нуклеотидные последовательности доступны в Международном геномном банке под номерами: OK644190-OK644192, OK644196-OK644198.

Род: *Paraunisaccoides* Martin, 1973

Согласно ранней классификации (Overstreet, Curran, 2005), черви от *Planiliza subviridis* имеют общее морфологическое сходство с представителями рода *Skrjabinolecithum* - *S. lobolectithum*, *S. vitellosum*, у которых, как и у червей в нашем материале одна слепая кишка, отличаясь, при этом, по морфометрическим признакам (размеры тела, присосок, глотки, семенника, гермафродитной сумки). Наибольшее сходство наблюдалось с трематодами, описанными от *Mugil cephalus* в Австралии как *Paraunisaccoides lobolectithum* (позднее вид был сведен в синоним *Skrjabinolecithum lobolectithum*), однако по ряду метрических параметров (размеры тела, яичника и яиц), а так же отсутствию подушечек гермафродитного протока, вьетнамские черви отличаются от австралийских. Несмотря на то, что трематоды имеют морфологическое сходство и были обнаружены у кефалей из относительно близких географических областей, морфометрические отличия и отсутствие молекулярных данных по австралийским образцам не позволяют отнести этих трематод к одному виду.

Филогенетический анализ показал, что вьетнамские черви относятся к Waretrematinae и образуют близкородственные связи с родом *Unisaccus*, а не с видами рода *Skrjabinolecithum*. Значения генетических дистанций между вьетнамскими трематодами и родами *Unisaccus* и *Skrjabinolecithum* соответствуют уровню межродовых различий и сопоставимы с межродовыми дистанциями других представителей семейства Harporidae. Учитывая морфологическое сходство вьетнамских трематод с *Paraunisaccoides lobolectithum* и значительный уровень генетической дифференциации

от представителей рода *Skrjabinolectithum*, синонимизация родов *Paraunisaccoides* и *Skrjabinolectithum* признана необоснованной. На этом основании род *Paraunisaccoides* Martin, 1973 восстановлен с типовым видом *P. lobolectithum*, в который включен и новый вид *Paraunisaccoides elegans*, описанный от вьетнамской кефали (Atopkin et al., 2022).

Молекулярные характеристики. Для четырех особей *Paraunisaccoides elegans* получены нуклеотидные последовательности длиной 1291 и 1604 п.н. для фрагментов гена 28S рРНК и ITS1–5.8S–ITS2 рДНК, соответственно. Между ними были обнаружены переменные сайты: три (0.23%) для фрагмента 28S рРНК и девятнадцать (1.18%) для ITS1–5.8S–ITS2 рДНК. Нуклеотидные последовательности доступны в Международном геномном банке под номерами: KY501639–KY501644.

Результаты молекулярных исследований трематод родов *Unisaccus* и *Paraunisaccoides*

Результаты анализа филогенетических связей, реконструированных как на основании частичных последовательностей 28S рДНК (1050 п.н.), так и на основе комбинированных данных секвенирования ITS2 рДНК и 28S рДНК (суммарно 1460 п.н.), подтвердили принадлежность исследуемых видов *Unisaccus* и *Paraunisaccoides* к подсемейству Waretrematinae (рисунк. 5).

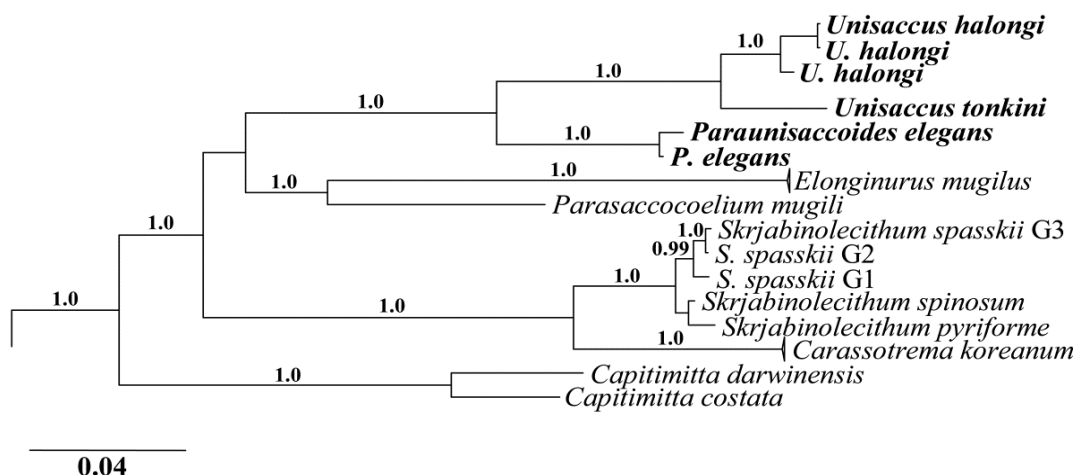


Рисунок 5. Фрагмент филогенетического дерева семейства Harpororidae, реконструированного на основе объединенных последовательностей ITS1–5.8S–ITS2 и 28S рДНК с использованием Байесовского алгоритма. Узловые числа указывают на апостериорные вероятности. Описанные и обоснованные виды *Unisaccus* и *Paraunisaccoides* выделены жирным.

Трематоды, описанные нами как новые виды, *Unisaccus tonkini* и *Unisaccus halongi* (Besprozvannykh et al., 2017) оказались наиболее близкими по отношению друг к другу, значения *p*-дистанций между этими двумя родами составили $2.59 \pm 0.52\%$ и $3.54 \pm 0.67\%$ по данным секвенирования 28S рДНК и ITS2 рДНК, соответственно, что сопоставимо с межвидовыми значениями для других гаплогорид: $0.43 \pm 0.19\%$ to $4.85 \pm 0.65\%$ по данным секвенирования 28S рДНК и $2.15 \pm 0.56\%$ to $5.86 \pm 0.87\%$ по данным секвенирования ITS2 рДНК (Blasco-Costa et al., 2009; Besprozvannykh et al., 2015; Atopkin et al., 2018; Atopkin et al., 2020a; Andrade-Gómez et al., 2019; Andrade-Gómez, García-Valera, 2021). Эти результаты подтверждают принадлежность изучаемых трематод к разным видам рода *Unisaccus*, что согласуется с данными по морфологии. Генетические дистанции, рассчитанные по данным последовательности 28S рДНК между *Unisaccus* и другими родами разных подсемейств, варьировали от $12.2 \pm 0.98\%$ (*Spiritestis herveyensis*, Waretrematinae) до $14.3 \pm 1.1\%$ (*S. spasskii*, Waretrematinae). Средние значения генетических *p*-дистанций между *Unisaccus* и различными подсемействами Harpororidae варьировали от $13.5 \pm 1.003\%$ (Forticulcitinae) до $13.8 \pm 0.932\%$ (Chalcinotrematinae) в пределах стандартной ошибки. Генетическая дифференциация с использованием данных

последовательности рДНК ITS2 между *Unisaccus* и другими родами Haploporidae варьировала от $13.4 \pm 1.7\%$ (*Spiritestis* и *Intromugil*, Waretrematinae) до $19.6 \pm 2.1\%$ (*Lecithobotrys*, Haploporinae). Средние значения р-дистанций между *Unisaccus* и различными подсемействами Haploporidae варьировали от 14.1 ± 1.7 (Waretrematinae) до $19.3 \pm 2.04\%$ (Haploporinae). Эти данные показывают генетическую близость *Unisaccus* к Waretrematinae лучше, чем данные по 28S рДНК.

Эти значения соответствуют уровню дивергенции, рассчитанному для разных подсемейств Haploporidae: $8.3 \pm 0.8\%$ до $12.2 \pm 0.78\%$ и $15.7 \pm$ от 1.45% до $18.5 \pm 1.65\%$ по данным о последовательностях 28S и ITS2 рДНК соответственно. Филогенетические топологии дерева, основанные на данных о частичной последовательности гена 28S рДНК и данных о последовательности рДНК ITS2 + 28S, показали, что трематоды *Unisaccus* близки к представителям Waretrematinae.

Значения р-дистанций и филогенетические реконструкции показывают, что *Unisaccus* принадлежит к большой гетерогенной группе, включающей различных представителей Waretrematinae. Другие подсемейства, включенные в наш анализ, Haploporinae и Forticulcitinae, представляют собой более компактные отдельные кластеры с относительно ограниченным диапазоном значений р-расстояний. Таким образом, наши молекулярные данные можно интерпретировать, по крайней мере, двумя способами. Род *Unisaccus* можно рассматривать как члена подсемейства Waretrematinae, поскольку полифилия этой группы трематод, упомянутой ранее (Atopkin et al., 2015), были решены. Однако, учитывая высокую молекулярную дифференцировку *Unisaccus* и других гаплогорид, нельзя исключать возможности того, что род *Unisaccus* принадлежит к отдельному подсемейству. Окончательные выводы можно будет сделать с помощью дополнительных морфологических и молекулярных данных о близкородственных видах *Unisaccus*.

Трематоды, принадлежащие к роду *Paraunisaccoides* и описанные нами как *P. elegans* на филогенетическом древе образуют сестринскую группу по отношению к кладе, объединяющей виды рода *Unisaccus* (рисунок. 12). Генетическая дифференциация между этими двумя кладами составила $6.53 \pm 0.76\%$ – $7.05 \pm 0.5\%$ по данным секвенирования 28S рДНК и $7.94 \pm 0.95\%$ – $8.05 \pm 0.67\%$ по данным секвенирования ITS2 рДНК. Эти цифры сопоставимы со значениями межродовой дифференциации для других гаплогорид: $3.62 \pm 0.56\%$ – $13.93 \pm 1.03\%$ и $4.21 \pm 0.73\%$ – $16.38 \pm 1.35\%$ для Waretrematinae, $5.9 \pm 0.62\%$ и $8.33 \pm 0.91\%$ для Pseudohaploporinae, $6.13 \pm 0.68\%$ и $10.11 \pm 1.08\%$ для Forticulcitinae Blasco-Costa, Balbuena, Kostadinova, Olson, 2009 по данным секвенирования 28S рДНК и ITS2 рДНК, соответственно (Blasco-Costa et al., 2009; Atopkin et al., 2018; Andrade-Gómez, García-Valera, 2021). Полученные результаты подтверждают принадлежность Вьетнамских трематод от кефалей *Planiliza subviridis* к отдельному самостоятельному роду.

3.4. Морфологические и молекулярные критерии в систематике Haploporidae

При сравнительном анализе нуклеотидных последовательностей важным критерием межвидовой дифференциации является наличие фиксированных нуклеотидных замен, что подразумевает присутствие по одному и тому же варибельному сайту разных азотистых оснований, уникальных для каждого вида. Внутривидовые вариации по такому сайту для фиксированных замен в данном случае недопустимы. Следующий критерий – дифференциация нуклеотидных последовательностей двух сравниваемых видов, выраженная через значения попарных генетических дистанций (р – дистанций). В расчет данного параметра включены все варибельные сайты, по которым имеются фиксированные замены и допускаются внутривидовые вариации.

Для трематод Haploporidae в литературе приводятся значения генетической дифференциации по молекулярному маркеру – фрагменту 28S рДНК для четырех видов рода *Saccocoelium* (Haploporinae) гельминтофауны кефалевых рыб средиземноморской

фауны, варьирующие в пределах от 0.9 до 4.8%, для двух видов рода *Dicrogaster* – 4.6% (Blasco-Costa et al., 2009); для видов родов *Capitimita* и *Intromugil* фаун Индо - Западной Пацифики и Атлантики, соответственно - от 2.7 до 2.8% (Pulis et al., 2013; Pulis, Overstreet, 2013). В нашей работе на примере видов рода *Parasaccocoelium* по данным частичного секвенирования гена 28S рДНК показан минимальный порог межвидовой дифференциации, составляющий $0.73 \pm 0.26\%$ для пары видов *P. mugili* и *P. haematocheilum*. Эти виды значительно отличаются друг от друга морфологически, что не вызывает сомнений в их валидности. Приведенное значение дифференциации отражает наличие семи фиксированных нуклеотидных замен между последовательностями 28S рДНК длиной 956 п.н. двух указанных видов трематод. Значение дифференциации по данному молекулярному маркеру между *P. polyovum* и недавно описанным видом *Parasaccocoelium armatum* Atopkin, Besprozvannykh, Ha, Nguyen, Nguyen, 2020 составляет $0.37 \pm 0.19\%$, что, в пределах стандартной ошибки, соответствует минимальному уровню межвидовой дифференциации для рода *Parasaccocoelium*, указанному выше. Кроме того, между последовательностями 28S рДНК *P. polyovum* и *P. armatum* выявлено четыре фиксированные замены – две транзиции (T/C, A/G) и две трансверсии (T/A, T/G). Максимальный порог межвидовых значений в пределах рода *Parasaccocoelium*, исходя из наших данных, составляет 3.2% между видами *P. haematocheilum* и *P. polyovum*.

Результаты исследования трематод *Skrjabinolecithum spasskii* юга Дальнего Востока России и Вьетнама демонстрируют другой характер согласованности между морфологической и молекулярной дифференциацией. Морфологически сходные особи трематод *S. spasskii* из нескольких географически удаленных точек сбора по данным секвенирования 28S рДНК подразделяются на три группы, каждая из которых характеризуется уникальным вариантом последовательности, отличающихся друг от друга фиксированными заменами; дифференциация между этими группами варьировала от 0.1 до 0.5%. Эти цифры укладываются в минимальные значения межвидового диапазона для Harpororidae, поэтому выявленные группы трематод могут претендовать на статус отдельных видов по критерию генетических р-дистанций. Кроме того, другой критерий - наличие от 1 до 5 фиксированных замен (таблица 1) между последовательностями 28S рДНК выявленных групп *S. spasskii*, также свидетельствует в пользу межвидовой дифференциации этих трематод. Однако морфологический критерий не даёт оснований для такого вывода, поскольку черви из разных, географически удаленных регионов по морфологическим критериям не дифференцируются (Беспрозванных с соавт., 2015). Тем не менее, не исключено, что при более скрупулезном изучении этих червей могут быть выявлены морфологические особенности, разделяющие особей *S. spasskii* на отдельные виды. Другие представители рода *Skrjabinolecithum*, *S. pyriforme* и *S. spinosum*, описанные и генотипированные в рамках данной работы, значительно отличаются друг от друга морфологически, что указано выше, и в то же время демонстрируют значительно низкий уровень генетических дистанций по данным секвенирования 28S рДНК, значение которых между этими двумя видами составляет $0.12 \pm 0.1\%$. При этом между последовательностями наблюдается одна фиксированная транзигция T/C. В данном случае морфологический критерий согласуется с одним из молекулярных критериев, а именно – с наличием фиксированных замен, указывая на достаточность одной такой замены для делимитации этих двух видов. Тем не менее, значение генетических дистанций между этими видами не укладывается в диапазон межвидовых значений, известный для гаплпорид (Blasco-Costa et al., 2009; Besprozvannykh et al., 2015; Atopkin et al., 2018; Andrade-Gómez et al., 2017; 2021).

В целом, комплексный анализ морфологических и молекулярных характеристик трематод рода *Skajabinolecithum* приводит к двум взаимоисключающим результатам. С одной стороны, морфологически идентичные черви *S. spasskii* из разных точек сбора характеризуются наличием до пяти фиксированных нуклеотидных замен в последовательностях 28S рДНК. С другой стороны, *S. pyriforme* и *S. spinosum*, однозначно

относимые к разным видам по морфологическим критериям (Besprozvannykh et al., 2017), отличаются друг от друга одной фиксированной заменой в последовательностях 28S рДНК. При этом в обоих случаях значения генетических дистанций либо не достигают, либо достигают минимальных значений межвидового уровня дифференциации, выявленного для гаплогорид по маркеру 28S рДНК.

Таблица 1 Корреляции межвидовых морфологических и молекулярных признаков для трематод родов *Parasaccocoelium* и *Skrjabinolectithum*. Для анализа корреляций использован t-критерий Стьюдента (Халафян, 2008). * - в анализ включены только дифференцирующие признаки; ** - по данным секвенирования фрагмента гена 28S рРНК. **Жирным** выделены статистически значимые корреляции.

№	Переменная	Корреляции (p <0.01)				
		Средние	Стд. откл.	1	2	3
Parasaccocoelium						
1	Морфологические признаки*	6.333	1.033	1.000	0.249	0.344
2	Фиксированные замены**	25.500	15.579	0.249	1.000	0.976
3	р-дистанции***	2.640	1.665	0.344	0.976	1.000
Skrjabinolectithum						
1	Морфологические признаки	1.333	1.966	1.000	0.519	0.481
2	Фиксированные замены	6.000	5.292	0.519	1.000	0.996
3	р-дистанции	0.517	0.399	0.481	0.996	1.000

Виды рода *Unisaccus*, *U. tonkini* и *U. halongi*, также описанные и генотипированные в рамках настоящей работы, характеризуются морфологическими признаками, как характерными, так и не характерными для представителей рода *Unisaccus*. Так, для червей из настоящей работы и видов *Unisaccus*, описанных ранее другими авторами (Martin, 1973 Zhukov, 1972), наблюдается сходство в структуре половой и пищеварительной систем. Наряду с этим, наблюдаются и морфологические различия в форме тела и желточных фолликул, а также наличие либо отсутствие эмбрионов в яйцах (Atopkin et al., 2022). Тем не менее, значения генетических дистанций между *U. tonkini* и *U. halongi* составляют $2.59 \pm 0.52\%$ и $3.54 \pm 0.67\%$ по данным секвенирования 28S рДНК и ITS2 рДНК, соответственно. Эти значения укладываются в межвидовой диапазон дистанций Harpororidae, что указывает на принадлежность двух рассматриваемых видов к одному роду. Между последовательностями 28S рДНК обнаружено 29 фиксированных замен, включая 13 транзиций и 16 трансверсий. Генетические дистанции между *Unisaccus spp.* и *Paraunisaccoides elegans*, описанному нами от кефалевых рыб Вьетнама, по данным частичного секвенирования варьируют от $6.53 \pm 0.76\%$ до $7.05 \pm 0.5\%$, что однозначно указывает на родовой уровень дифференциации, учитывая от 66 до 69 фиксированных замен между *P. elegans* и двумя видами *Unisaccus*.

Результаты, полученные в рамках настоящего исследования, показывают, что видовые молекулярные характеристики в пределах Harpororidae на фоне морфологических различий неоднородны и не могут быть сведены к строгим границам таксономических значений, однозначно характеризующим межвидовой уровень дифференциации. Это отражается в высокой вариативности значений р-дистанций между разными видами в пределах того или иного рода изученных подсемейств Harpororidae. Это также наглядно прослеживается и на филогенетических реконструкциях (рисунок 5). Тем не менее, полученные нами результаты и их сравнительный анализ с данными других авторов позволяют установить условные границы молекулярных показателей межвидовой дифференциации внутри некоторых родов Waretrematinae. А именно, межвидовая дифференциация внутри рода *Parasaccocoelium* по нашим данным варьирует от $0.37 \pm 0.19\%$ до $4.15 \pm 0.74\%$, внутри рода *Skrjabinolectithum* от $0.12 \pm 0.1\%$ до $1.03 \pm 0.28\%$, а

для рода *Unisaccus* составляет $2.59 \pm 0.52\%$. Однако не исключено, что с появлением молекулярных данных для других видов указанных родов Harpororidae представленные диапазоны значений будут скорректированы.

Для объективизации наших выводов относительно согласованности между морфологическими и молекулярными критериями, используемыми в таксономии гаплогорид, мы провели количественный корреляционный анализ между морфометрическими признаками и молекулярными показателями для каждой пары видов на примере двух родов Harpororidae: *Parasaccocoelium* и *Skrjabinoecithum* (таблица 1). Причем для сравнения с молекулярными показателями, включая генетические дистанции и количество фиксированных нуклеотидных замен, мы использовали как общее количество морфометрических признаков, так и несколько метрических показателей по отдельности. Последние включали минимальную максимальную и среднюю длину и ширину тела, размеры брюшной и ротовой присосок и их соотношения, размеры семенника и яичника. В результате было установлено, что между общим количеством морфологических признаков и молекулярными показателями, использованными для делимитации каждой пары видов внутри обоих родов, отсутствуют статистически значимые корреляции.

Однако результаты корреляционного анализа между молекулярными показателями и отдельными метрическими параметрами показали наличие статистически значимых корреляций внутри каждого рода гаплогорид, которые оказались родоспецифическими. Так, внутри рода *Parasaccocoelium* выявлены статистически значимые корреляции между молекулярными показателями и разницей значений соотношения ширины брюшной и ротовой присосок (рисунок 6). Для рода *Skrjabinoecithum* статистически значимые

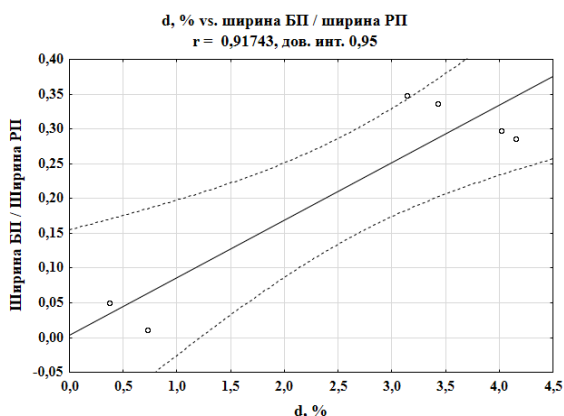
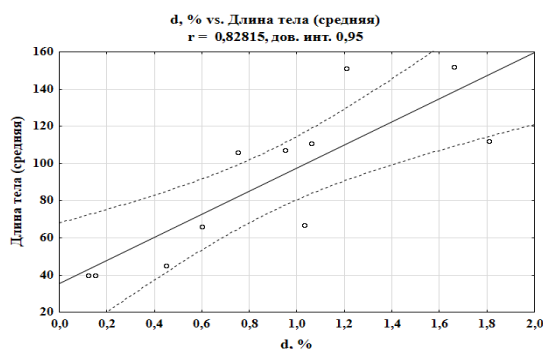
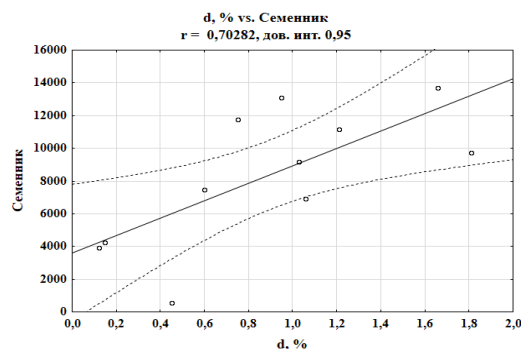


Рисунок 6. Диаграмма рассеяния и график корреляции между значениями генетических дистанций (d, %) и соотношением ширины брюшной и ротовой присосок между каждой

корреляции с молекулярными показателями выявлены для таких метрических признаков, как средняя длина тела взрослых червей, размеры семенника и яичника (рисунок 7). Полученные результаты указывают на согласованность молекулярной дифференциации видов трематод и их различиями по некоторым индивидуальным морфометрическим показателям, причем внутри каждого из двух проанализированных родов эта согласованность наблюдается для разных метрических характеристик. Поэтому на данном этапе можно заключить, что выявленные у изучаемых гаплогорид значимые корреляции между морфологическими и молекулярными



А



Б

Рисунок 7. Диаграмма рассеяния и график корреляции между значениями генетических дистанций (d, %) и средней длиной тела (А) и размерами семенника (Б) между каждой парой видов трематод *Skrjabinoecithum*.

критериями, скорее всего не имеют системного

характера, а представляют исключительно индивидуальный для каждого рода случай согласованности. Тем не менее, для подтверждения наших выводов необходим значительно больший объем данных по разным родам как минимум внутри *Harpororidae*.

Отдельно мы проанализировали корреляции между генетическими дистанциями и количеством фиксированных замен внутри каждого рода. В результате выявлены положительные значимые корреляции между этими двумя показателями (таблица 1). Этот результат подтверждает, что фиксированные замены фрагмента гена 28S рРНК имеют большое значение для делимитации видов трематод внутри того или иного рода.

3.5. Внутренние филогенетические связи *Harpororidae* на основании молекулярных данных

Результаты филогенетического анализа показали, что гаплопориды являются монофилетическим семейством, представители которого подразделяется на несколько клад (рисунок 8). Базальная клада объединяла подсемейства *Harpladeninae* и *Megasoleninae* – трематод морских тропических видов рыб. Подсемейство *Cadenatellinae* представлено собственной кладой, следующей за базальной. Представители остальных подсемейств – паразиты кефалевых рыб, объединены в общую, высоко поддержанную группу. Внутри этой группы базальной оказалась монофилетическая клада, содержащая представителей подсемейства *Waretrematinae*. Структура данной клады четко отражает родовую дифференциацию включенных в нее трематод, а также показывает взаимоотношения родов внутри *Waretrematinae*. Представители остальных подсемейств внутри рассматриваемой группы кефалевых гаплопорид формировали высоко поддержанные клады. Сестринскими по отношению друг к другу оказались подсемейства *Harpororidae* и *Pseudoharpororidae*, образуя единую высокоподдержанную кладу, к которой наиболее близкими оказались представители *Chalcinotrematinae*, формирующие политомию. Подсемейство *Forticulcitinae* в свою очередь оказалось связано с группой, объединяющей *Harpororinae*, *Pseudoharpororinae* и *Chalcinotrematinae*, однако эта связь была слабо поддержана статистически. Таким образом, результаты филогенетического анализа показали четкую структуризацию трематод семейства *Harpororidae* в соответствии с выделяемыми подсемействами, каждое из которых, за исключением *Chalcinotrematinae*, представлено монофилетической кладой. Также наши результаты показали четкую внутреннюю структуру подсемейства *Waretrematinae*, отражающую молекулярную дифференциацию и определенные взаимоотношения представителей его отдельных родов, отдельные представители которых будут подробно рассмотрены ниже.

Результаты филогенетического анализа, полученные в настоящей работе, подтверждают валидность подсемейства *Waretrematinae*. Все виды трематод, рассматриваемые по морфологическим данным в составе этого подсемейства (Overstreet, Curran, 2005), объединены в монофилетическую кладу. С другой стороны, филогенетические реконструкции показывают, что трематоды кефалевых рыб из разных подсемейств *Harpororidae*, присутствующих на филогенетическом древе в виде высоко поддержанных клад, в основном приурочены к определенным географическим областям.

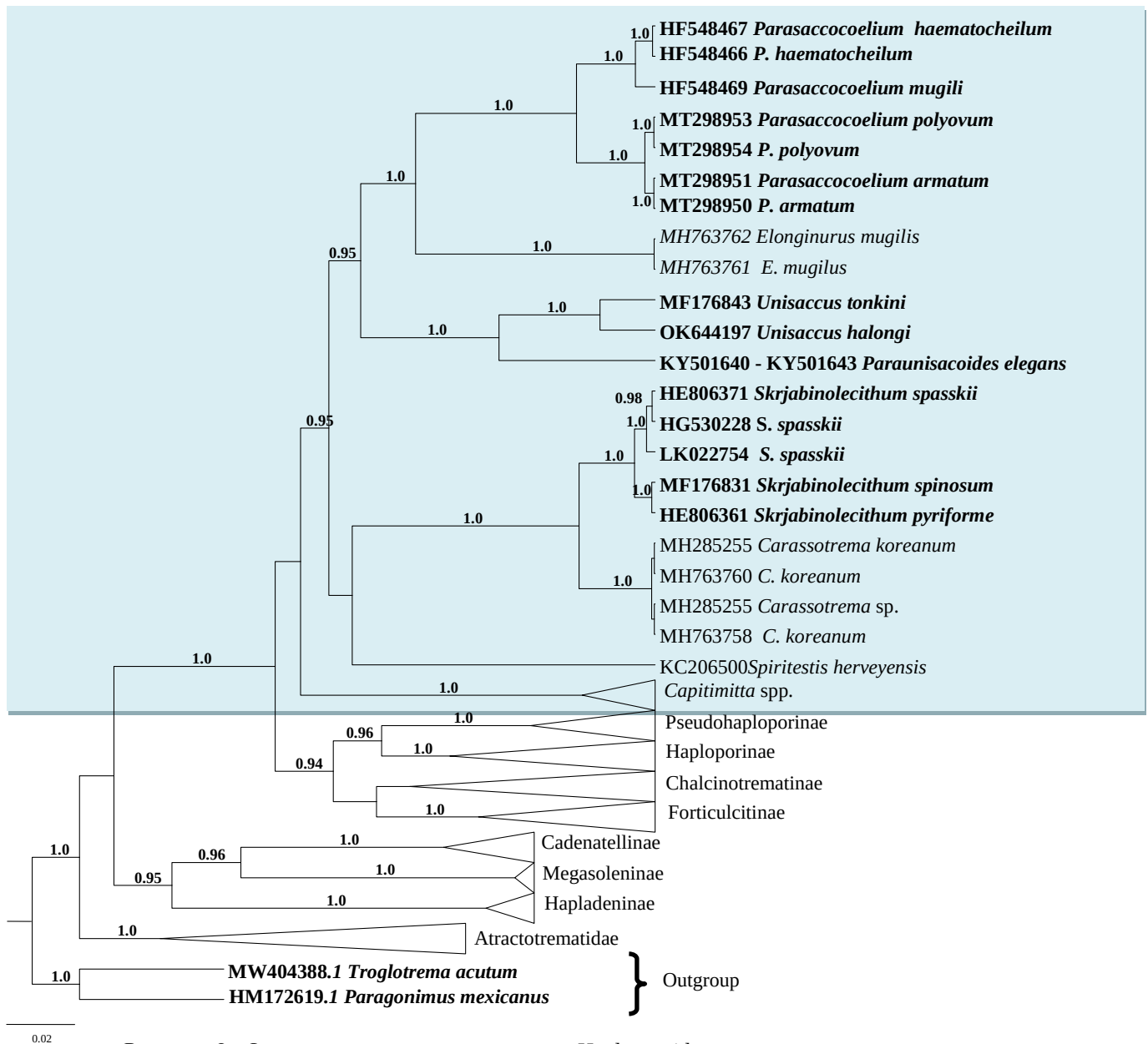


Рисунок 8. Филогенетические связи внутри Nhaplorogroidea, реконструированные с помощью алгоритма Байеса на основании данных секвенирования последовательностей фрагмента гена 28S рРНК. Числа в узлах - апостериорные вероятности, указывающие на статистическую поддержку филогенетических связей (представлены только значимые) Цветом выделены представители подсемейства Waretrematinae

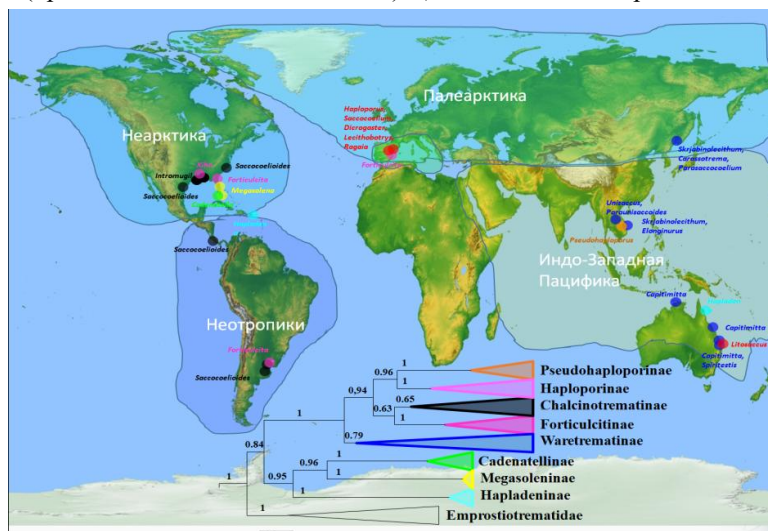


Рисунок 9. Места регистрации представителей разных подсемейств Nhaplorogroidea с доступными молекулярными данными.

Так, например, трематоды подсемейства Waretrematinae, включая виды, обоснованные и проанализированные в нашей работе, представлены от кефалевых рыб Индо-Западной Пацифики (рисунок 9) (Pulis, Overstreet, 2013; Andres et al., 2014), также как и черви подсемейства Pseudohaploporinae (Atopkin et al., 2019, 2020). Трематоды подсемейства Haploporinae, включенные в анализ, в основном от кефалей бассейна Средиземного моря (Blasco-Costa et al., 2009; 2010) за исключением трематод рода

Litosaccus, описанных от лобана *Mugil cephalus* из реки Брисбен, Австралия (Andres et al., 2014). Представители Forticulticinae и Chalcinotrematinae – в основном от кефалевых рыб Атлантики, включая Евразийское, Североамериканское и Южноамериканское побережья (Pulis et al., 2013; Andres et al., 2015; Andrade-Gómez et al., 2017, 2019; Andrade-Gómez, García-Valera, 2021). Эти результаты согласуются с мнением, высказанным ранее (Overstreet, Curran, 2005) относительно распространения разных представителей гаплогорид по разным географическим областям. Однако здесь следует учитывать ограниченный объем материала, использованный для реконструкции филогенетических связей; новые молекулярные данные по другим видам Harpororidae могут привести к другим вариантам интерпретации филогенетических связей гаплогорид или к очередным таксономическим ревизиям.

Результаты морфологического и филогенетического анализов, выполненных в рамках настоящей работы, показали, что представители родов *Parasaccocoelium* и *Skrjabinolecithum* встречаются как на территории юга Дальнего Востока России, так и во Вьетнаме. Интересно, что эти два рода, несмотря на наличие среди них симпатрических видов на территории юга Дальнего Востока России, не являются сестринскими группами по отношению друг к другу, а формируют близкие филогенетические связи с разными представителями Waretrematinae. Так, например, виды рода *Parasaccocoelium*, зарегистрированные в основном в Приморье, наиболее близко связаны с трематодами *Elonginurus mugilis*, который в настоящее время известен только для кефалевых рыб Вьетнама. При этом единственный представитель рода *Parasaccocoelium* – типовый вид, *P. mugili*, обнаружен в кефалевых рыбах, как юга Дальнего Востока России, так и Вьетнама (Besprozvannykh et al., 2015). Это означает, что ныне существующие трематоды *Elonginurus* и *Parasaccocoelium* имели общую ближайшую предковую форму в эволюционном прошлом, представители которой, видимо, были распространены вдоль восточного побережья Евразии, охватывая как минимум территорию от юга Дальнего Востока России до Вьетнама. На филогенетическом древе, реконструированном по данным частичного секвенирования гена 28S рРНК, виды рода *Parasaccocoelium* образовали монофилетическую кладу, сестринскую по отношению к *Elonginurus mugilis*, и разделились на две высоко поддерживаемые группы. В первую группу вошли исключительно дальневосточные виды *Parasaccocoelium polyovum* и *P. armatum*, во вторую – типовый вид *P. mugili*, отмеченный как в Приморье, так и во Вьетнаме (Besprozvannykh et al., 2015), и дальневосточный вид *P. haematocheilum*. Такая структура клады указывает на существование в прошлом общей предковой формы для видов *Parasaccocoelium*, также распространенной как минимум от Вьетнама до юга Дальнего Востока России. При этом на основании положения узлов клады *Elonginurus/Parasaccocoelium* и клады *Parasaccocoelium* относительно друг друга можно заключить, что эволюционный возраст предковой формы представителей обоих родов как минимум в два раза превышает таковой для гипотетической предковой формы трематод *Parasaccocoelium*. Таким образом, на основании полученных данных можно заключить, что фауна трематод *Parasaccocoelium*, известная в настоящее время для кефалевых рыб юга Дальнего Востока России, имеет тропическое южно-тихоокеанское происхождение, связанное с глубокой дифференциацией предковой формы представителей этого рода и трематод *Elonginurus mugilis*. Косвенным подтверждением тропического происхождения трематод *Parasaccocoelium* российского Дальнего Востока служат особенности жизненного цикла гаплогорид, в который вовлечены солоноватоводные брюхоногие моллюски тропического рода *Stenothyra* Benson, 1856, ареал которого охватывает Восточную и Австралийскую области, Японию и Приморье (Лихарев, 1953).

Результаты филогенетического анализа также показали, что трематоды родов *Skrjabinolecithum* и *Carassotrema* представляют собой сестринские группы. Это результат, по нашему мнению, подтверждает гипотезу Мантера, согласно которой кефалевые рыбы послужили своеобразным «экологическим мостом» для переключения трематод

Нарпориды с морских рыб на пресноводную ихтиофауну (Manter, 1957). Оверстрит и Карран (2005) предположили, что трематоды *Carassotrema* происходят от предковых форм Waretrematinae, паразитов эстуарных кефалевых рыб. Атопкин с соавт. (2019), на основании молекулярных данных впервые продемонстрировали филогенетическую близость представителей двух родов: *Skrjabinolecithum*, охарактеризованного нами по комплексным данным (Атопкин с соавт., 2015а; 2015б), и *Carassotrema*, выявленного впервые в России от карасей *Carassius gibelio* в цитируемой работе (Atopkin et al., 2019). Авторы данного исследования высказали мнение, что эти результаты можно объяснить с позиций гипотезы «экологического моста» (Manter, 1957). Филогенетические реконструкции, полученные в нашей работе на основании частичного секвенирования гена 28S рРНК с добавлением новых молекулярных данных для *C. koreanum* от карасей Вьетнама, а также трех новых видов рода *Skrjabinolecithum* (рисунок 8) полностью повторяют результаты Атопкина с соавт. (2019). Присутствие в анализе видов *Carassotrema* и *Skrjabinolecithum* как с юга Дальнего Востока России, так и из Вьетнама в соответствующих родовых подкладах указывает на то, что процесс перехода гаппорид с эстуарной ихтиофауны на пресноводную с последующей видовой дифференциацией происходил не локально, а на довольно обширной территории. Для большинства представителей «кефалевых гаппорид» в качестве окончательного хозяина часто фигурирует лобан - *Mugil cephalus*, что, вероятно, связано с его обширным ареалом (Индия, Западная и Южная Пацифики, Атлантика, Средиземноморье) (da Silva, 1980). В силу особенностей распространения, скорее всего именно этот вид сыграл ключевую роль в переключении гаппорид с морской ихтиофауны на пресноводную.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

К началу исследования с Дальнего Востока России для подсемейства Waretrematinae было известно 2 вида из двух родов и из Вьетнама – 2 вида одного рода. Суммируя все морфологические и молекулярные данные, полученные нами и другими авторами (Blasco-Costa et al., 2009, 2010; Pulis, Overstreet, 2013; Andres et al., 2014, 2015; Атопкин и др. 2015а, 2015б; Andrade-Gómez et al., 2017; Atopkin et al., 2019; Andrade-Gómez et al., 2019; Atopkin et al., 2019, 2020; Andrade-Gómez García-Valera, 2021), а так же применяя комплексный подход к изучению таксономии и систематики гаппорид в пределах подсемейства Waretrematinae нами восстановлен род *Parasaccocoelium*, выполнено переописание рода *Skrjabinolecithum* и подтверждена валидность типового вида *Skrjabinolecithum spasskii*, а также описано семь новых для науки видов трематод Нарпориды от кефалевых рыб Российского Дальнего Востока и Вьетнама. В результате проведенного исследования, на Дальнем Востоке России зарегистрировано 6 видов из 2 родов, а во Вьетнаме – 4 вида из 3 родов трематод. Всего описано 7 новых видов трематод, относящихся к подсемейству Waretrematinae: *Skrjabinolecithum spinosum* Besprozvannykh, Atopkin, Ngo, Ha, Tang, Beloded, 2017, *S. pyriforme* Besprozvannykh, Atopkin, Ermolenko, Beloded, 2017, *Parasaccocoelium polyovum* Besprozvannykh, Atopkin, Ermolenko, Nikitenko, 2014, *P. haematocheilum* Besprozvannykh, Atopkin, Ermolenko, Nikitenko, 2014, *Unisaccus halongi* Atopkin, Besprozvannykh, Beloded, Ha, Nguyen, Nguyen, 2022, *U. tonkini* Besprozvannykh, Atopkin, Ngo, Ha, Tang, Beloded, 2017, *Paraunisaccoides elegans* Atopkin, Besprozvannykh, Beloded, Ha, Nguyen, Nguyen, 2022.

Изучение филогении внутри Нарпориды на основании молекулярных данных позволило выявить ряд ключевых взаимосвязей между отдельными родами гаппорид, подтверждающих существование эволюционных переходов этих трематод (или их предковых форм) между рыбами из солоноватых и пресных водоемов. Наряду с этим анализ филогенетических связей позволяет выдвинуть гипотезу о тропическом происхождении «кефалевых гаппорид». На это указывают близкие филогенетические связи средиземноморских трематод Нарпориды и вьетнамских Pseudohaplororinae, а также связи между отдельными родами, включающими вьетнамских и российских

дальневосточных видов трематод внутри Waretrematinae: (*Parasaccocoelium/Elonginurus*) и (*Skrjabinolecithum/Carassotrema*). Прибрежная акватория Индийского океана характеризуется высоким видовым разнообразием кефалевых рыб и гаплопорид, однако для паразитов приводятся только морфологические данные. Между тем, применение комплексного морфологического и молекулярного подхода к изучению трематод с этих территорий значительно расширит представления о таксономическом разнообразии Harpororidae, а также позволит получить новые данные для подтверждения или опровержения выдвинутой в настоящей работе гипотезы тропического происхождения «кефалевых гаплопорид».

Таким образом, по результатам проведенных исследований, можно сделать следующие выводы:

1. Фауна трематод из подсемейства Waretrematinae семейства Harpororidae, паразитирующих на кефалевых рыбах, на Дальнем Востоке России дополнена 4 видами, а фауна Вьетнама - тремя видами сосальщиков. Комплексное использование морфологических и молекулярных методов позволило описать 7 новых для науки видов Waretrematinae.
2. На основании проведенных исследований восстановлен таксономический статус рода *Parasaccocoelium*, ранее сведенного в синонимы к роду *Paraunisaccoides*. Наряду с типовым видом в состав первого включены два новых вида *Parasaccocoelium hametochelium* и *P. polyovum*, а второго – *Paraunisaccoides elegans*. Самостоятельность этих видов обоснована нами на основании морфологических и молекулярных данных.
3. Впервые показано, что представители рода *Unisaccus*, причисляемые ранее к Harpororinae, принадлежат подсемейству Waretrematinae. В роде *Unisaccus* описаны два новых вида *U. tonkini* и *U. halongi* из Вьетнама.
4. На территории юга ДВ России описаны два новых вида рода *Skrjabinolecithum*: *S. pyriforme* и *S. spinosum*. Выявлены новые морфологические особенности типового вида этого рода *S. spasskii* – паразита кефалей ДВ России, впервые обнаруженного нами во Вьетнаме. На основании молекулярных данных установлено, что трематоды *S. spasskii* из разных локаций юга ДВР и Вьетнама обладают специфическими вариантами последовательностей рибосомной ДНК (рДНК) и претендуют на статус отдельных видов.
5. На основании результатов анализа частичных нуклеотидных последовательностей гена 28S рРНК установлено, что видовые и родовые молекулярные характеристики в пределах Harpororidae в основном неоднородны и не могут быть сведены к строгим границам значений показателей для четкой дифференциации групп разных таксономических рангов.
6. Результаты корреляционного анализа указывают на согласованность между молекулярной дифференциацией видов трематод и их различиями по некоторым индивидуальным морфометрическим показателям внутри родов *Parasaccocoelium* и *Skrjabinolecithum*; выявленные статистически значимые корреляции между морфометрическими и молекулярными показателями представляют исключительно индивидуальный для каждого рода случай согласованности.
7. Фауна трематод *Parasaccocoelium*, известная в настоящее время для кефалевых рыб юга Дальнего Востока России, имеет тропическое южно-тихоокеанское происхождение, связанное с глубокой дифференциацией предковой формы представителей этого рода и трематод *Elonginurus mugilis*.
8. Результаты филогенетического анализа Waretrematinae указывают на обоснованность гипотезы о роли кефалевых рыб в качестве «экологического моста», для перехода трематод Harpororidae с морских рыб на пресноводную ихтиофауну.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

Статьи, опубликованные в ведущих рецензируемых журналах:

1. Атопкин Д.М., Белодед (Никитенко) А.Ю., Нго Х.Д., Ха Н.В., Танг Н.В. Молекулярно-генетическая характеристика дальневосточной трематоды *Skrjabinolecithum spasskii* Belous, 1954, (Digenea, Haploporidae) - паразита кефалевых рыб // Молекулярная биология Год: 2015 Том: 49 Номер: 3. Страницы: 422-429.
2. Беспрозванных В.В., Атопкин Д.М., Нго Х.Д., Белодед А.Ю., Ермоленко А.В., Ха Н.В., Танг Н.В. Трематода *Skrjabinolecithum spasskii* Belous, 1954 (Digenea: Haploporidae), паразит кефалей (Mugilidae) из залива Петра Великого Японского моря и из Вьетнамских вод Тонкинского залива: морфология и молекулярные данные // Биология моря Год: 2015. Том: 41. Номер: 4. Страницы: 256-263.
3. Besprozvannykh V.V., Atopkin D.M., Ermolenko A.V., Nikitenko A.Yu. Restoration of the genus *Parasaccocoelium* Zhukov, 1971 (Digenea: Haploporidae) and a description of two new species from mugilid fish in the Far East of Russia // Journal of Helminthology. 2015. Vol 89 (5). P. 565-576.
4. Besprozvannykh V.V., Atopkin D.M., Ermolenko A.V., Beloded A.Yu. Morphometric and molecular analyses of *Skrjabinolecithum pyriforme* n. sp. (Digenea: Haploporidae) in mullet fish from the Primorsky Region, Russia// Journal of Helminthology. 2016. Vol. 91 (5). P. 625-632.
5. Besprozvannykh V.V., Atopkin D.M., Ngo H.D., Ha N.V., Tang N.V., Beloded A.Yu. Morphometric and molecular analyses of two digenean species from the mullet: *Skrjabinolecithum spinosum* n. sp. from the Russian southern Far East and *Unisaccus tonkini* n. sp. from Vietnam// Journal of Helminthology. 2017. Vol: 92. P: 713-724.
6. Atopkin D.M., Besprozvannykh V.V., Beloded A.Yu., Ha N.D., Nguyen H.V., Nguyen T.V. Restoration of the Genus *Paraunisaccoides* Martin, 1973 (Digenea: Haploporidae) and Description of *P. elegans* n. sp. and *Unisaccus halongi* n. sp. from Mugilid Fish in Vietnam// Diversity. 2022. Vol 14(8). P. 639

Работы, опубликованные в материалах межрегиональных и международных научных конференций и международного симпозиума:

7. Белодед, А.Ю. Genetic diversity and phylogenetic relationships of the Far-Eastern trematode *Skrjabinolecithum spasskii* Belous, 1954 (Digenea: Haploporidae) — a parasite of mugilid fishes / D. M. Atopkin, A. Yu. Nikitenko (Beloded), H. D. Ngo. // Molecular Phylogenetics: Contributions to the 4th Moscow International Conference (MolPhy-4), Москва, 2014 г.
8. Белодед, А.Ю. Molecular systematics and phylogeny of the trematodes of mugilid fishes in the Far Eastern Region: two examples for digenean intraspecific genetic differentiation / D.M. Atopkin, A. Yu. Beloded, H.D. Ngo // Modern Achievements in Population, Evolutionary, and Ecological Genetics: International Symposium, Владивосток, Морская биологическая станция «Восток», 2015.
9. Белодед, А.Ю. Молекулярная систематика трематод семейства Haploporidae - паразитов кефалевых рыб / Белодед А.Ю., Атопкин Д.М. // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: материалы V Межрегиональной конференции, Новосибирск, 2015 г.
10. Белодед, А.Ю. Молекулярная систематика и филогенетические связи трематод Haploporidae (Digenea) Восточноазиатского региона / Белодед А.Ю., Атопкин Д.М. // VII Съезд Паразитологического общества, Петрозаводск, 2023 г.

БЕЛОДЕД АЛИНА ЮРЬЕВНА

**МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ
СВЯЗИ ТРЕМАТОД СЕМЕЙСТВА HARPORIDAE NICOLL,
1914 ВОСТОЧНОАЗИАТСКОГО РЕГИОНА**

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук