ДОКЛАДЫ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК. НАУКИ О ЖИЗНИ, 2022, том 502, с. 104–108

УДК 592.562

О ПРОИСХОЖДЕНИИ СЕМЕЙСТВА ALLOCREADIIDAE (TREMATODA: PLAGIORCHIIDA)

© 2022 г. Академик РАН В. В. Богатов[1,*], К. С. Вайнутис[1]

Поступило 20.09.2021 г.
После доработки 31.10.2021 г.
Принято к публикации 31.10.2021 г.

Установленные генетическими методами филогенетические связи в семействе Allocreadiidae (Trematoda) позволяют предположить, что центром происхождения, распространения и дивергенции исследуемого семейства являются, по-видимому, восточные районы Лавразии (территория современной Юго-Восточной Азии), откуда эти трематоды проникали через Амурский палеомикроконтинент и Берингию в Северную Америку и далее через Центральную Америку в Южную, а также через Забайкалье и Якутию в западную часть Евразии.

Ключевые слова: трематоды, Allocreadiidae, филогения, происхождение, дивергенция, восточная Лавразия, бассейн Амура

DOI: 10.31857/S268673892201005X

Семейство Allocreadiidae Looss, 1902 представляет собой группу кишечных паразитов преимущественно пресноводных рыб из семейств осетровых (Acipenseridae), лососёвых (Salmonidae), окунёвых (Percidae) и карповых (Cyprinidae). Несмотря на относительно длительную историю изучения трематод и развернутые в начале XXI века молекулярно-генетические исследования Allocreadiidae [1–6], до сих пор нерешенными остаются вопросы происхождения этих паразитов.

Одним из первых гипотезу о происхождении Allocreadiidae предложил Мантер [7], который в начале 1960-х годов обратил внимание на относительно высокое видовое разнообразие типового рода *Allocreadium* Looss, 1900 на территории Индии, откуда на тот момент было известно 12 видов, и всего один вид этого рода был известен из Японии. Данное обстоятельство позволило Мантеру утверждать, что центр происхождения *Allocreadium* может находиться в южной Азии, имея в виду Индию. За последние годы накопилось большое количество новых данных о таксономическом разнообразии родов и видов Allocreadiidae в различных регионах Земного шара, в том числе и на Азиатском континенте. В частности, ныне установлено, что на территории Юго-Восточной Азии аллокреадииды представлены 5 родами (*Acrolichanus*, *Stephanophiala*, *Bunodera*, *Allocreadium*, *Crepidostomum*) и 81 видом, что составляет почти треть от номинальных видов семейства [8].

Цель настоящей работы заключается в проверке гипотезы о происхождении Allocreadiidae с территории Азии генетическими методами.

В настоящем исследовании впервые все доступные молекулярные данные для видов Allocreadiidae из Евразийского и Американского континентов были сведены на одном филогенетическом древе (рис. 1). Материалом для исследования послужили нуклеотидные последовательности фрагмента гена 28S рДНК, полученные К.С. Вайнутисом из паразитологической коллекции ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, а также из международной базы данных Genbank (National Center for Biotechnology Information, USA).

Межвидовые филогенетические связи аллокреадиид реконструировали по данным ядерной рДНК с помощью метода Байесовского Вывода (BI) в программе MrBayes 3.1. Модель нуклеотидных замен для алгоритма BI подбирали в программном обеспечении jModeltest 3.7 с помощью теста отношения правдоподобия (англ. – likelihood ratio test, LR), используя байесовский информационный критерий (BIC). Для алгоритма BI по фрагменту гена 28S рДНК (1252 п.н.) применяли модель TIM3+I+G.

Из рис. 1 видно, что на филогенетическом древе Allocreadiidae объединено 45 валидных видов в составе 14 валидных родов, причем все виды распределились по семи кладам с высокой статистической поддержкой. Наиболее близкими к осно-

[1] *Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, Россия*
**e-mail: vibogatov@mail.ru*

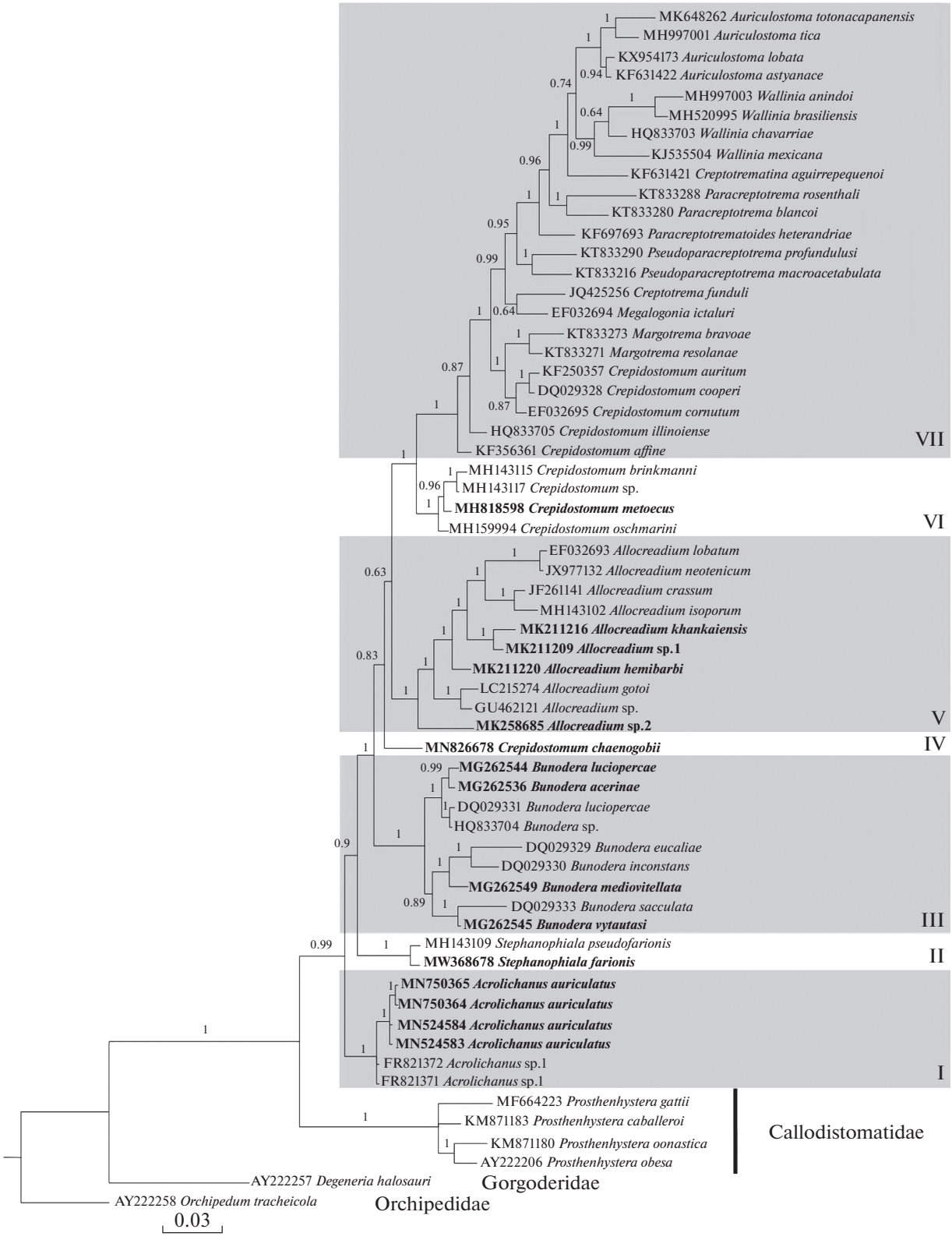

Рис. 1. Филогенетическое древо семейства Allocreadiidae на основе фрагмента гена 28S рДНК. Римскими цифрами отмечены клады, жирным шрифтом – оригинальные данные.

ванию древа расположились, соответственно, роды *Acrolichanus*, *Stephanophiala*, *Bunodera*, *Allocreadium* и *Crepidostomum* (рис. 1, I–VI), причем ближайшим к общему предку исследуемого семейства оказался род *Acrolichanus*, представленный преимущественно паразитами наиболее древних по происхождению осетровых рыб [9]. Среди отдельных видов *Acrolichanus* самое близкое положение к общему предку занимает *Acrolichanus* sp. 1 из реки Амур и Амурского лимана – паразит амурского осетра *Acipenser schrenckii* и калуги *Huso dauricus*.

В настоящее время бассейн Амура является единственным крупным рефугиумом, где на восточном побережье Азии тихоокеанские осетровые сохранились, по-видимому, с древнейших времен. Данный вывод согласуется с биогеографической гипотезой Шульмана [10], который предположил более раннюю изоляцию паразитической фауны тихоокеанских осетровых по сравнению с европейской, сибирской и восточноамериканской фаунами.

Действительно, с позиций исторической геологии южная и центральная части бассейна Амура расположены в пределах Ханкайско-Буреинского массива (Амурского палеомикроконтинента), представлявшего собой древнее устойчивое ядро, вокруг которого разрасталась континентальная кора. Обрамлявшие территорию вулканические дуги и глубоководные желоба последовательно смещались к востоку, формируя складчато-глыбовый фундамент Сихотэ-Алиня, который возник как вулканическая горная страна около 100 млн лет назад [11]. Уже тогда произошло заложение основных структурных зон, развивающихся в последующие геологические периоды и послужившие основой современного ландшафтного разнообразия бассейна Амура. В осевой (ядерной) части Амурского палеомикроконтинента платформенные обстановки продолжают проявляться до настоящего времени в виде Амурско-Зейской, Зейско-Буреинской и Ханкайской равнин [12].

По мнению Берга [13], ихтиофауна современного Амура характеризуется смешением форм, свойственных ледовитоморской провинции с формами сино-индийского происхождения, что позволило Черешневу [14] отнести обсуждаемый регион к Амурской переходной ихтиологической области, границы которой примерно совпадают с бассейном Палеоамура в периоды морских регрессий. Исторически сложилось так, что именно переходный характер данной ихтиологической области обеспечил уникальные условия для сохранения тихоокеанских осетровых, особенно при климатических флуктуациях позднего Кайнозоя. Кроме того, речные экосистемы, входившие в прошлом в состав бассейна Палеоамура, как и сам Амур, и поныне являются южной границей распространения холодолюбивых тихоокеанских лососей, обитающих только в северной части Тихого океана вдоль азиатского и североамериканского побережий.

Учитывая древность происхождения осетровых рыб [9], а также геологическую предысторию Амурского бассейна [10–12, 15], можно предположить, что первые виды давно вымершего рода-предшественника Allocreadiidae могли проникнуть в этот регион из восточных районов Лавразии (территория современной Юго-Восточной Азии) еще в ранний меловой период (рис. 2), или ранее, например, в конце юрского периода, параллельно с расцветом динозавров – одних из возможных окончательных хозяев древних трематод [16], а также с расцветом в тот период насекомых и двустворчатых моллюсков – одних из ключевых промежуточных хозяев современных аллокреадиид. По-видимому, расширению ареала предшественников аллокредиид в сторону Амурского палеомикроконтинента способствовало, с одной стороны – смещение в южном направлении восточной оконечности древнего суперконтинента, с другой – образование ранней континентальной окраины Азии в виде крупного сводового поднятия Амурского геоблока, имевшего южное пологое наклонение на протяжении юры, позднего мела и раннего палеогена [15].

На наличие по крайней мере с мезозойского времени в западной части Амурского геоблока развитой древней речной сети указывают находки в региональных мезозойских и кайнозойских континентальных отложениях раковин пресноводных двустворчатых моллюсков, в том числе представителей семейства Margaritiferidae [17], ранее широко распространенных в Лавразии. Отметим, что в пределах Азиатского континента представители этого древнего семейства и поныне обитают в бассейне Амура, а также в реках Камчатки, Сахалина, Южно-Курильских и Японских островов (Хоккайдо и Хонсю). Обращает на себя внимание, что наиболее ранние ископаемые остатки Margaritiferidae известны из отложений позднего триаса китайской провинции Сычуань [18], расположенной на юге центральной части Китая, что указывает на связность речных бассейнов Восточной Лавразии в процессе их исторического развития.

Напомним, что в меловой период происходило отделение Индии (Индостанской плиты Гондваны) от Африки с последующим ее столкновением с южным краем Евразийской плиты лишь на эоцен-олигоценовом рубеже. Таким образом, говорить об Индостане как одном из центров происхождения Allocreadiidae пока не представляется возможным, поскольку условия для взаимного проникновения древних пресновод-

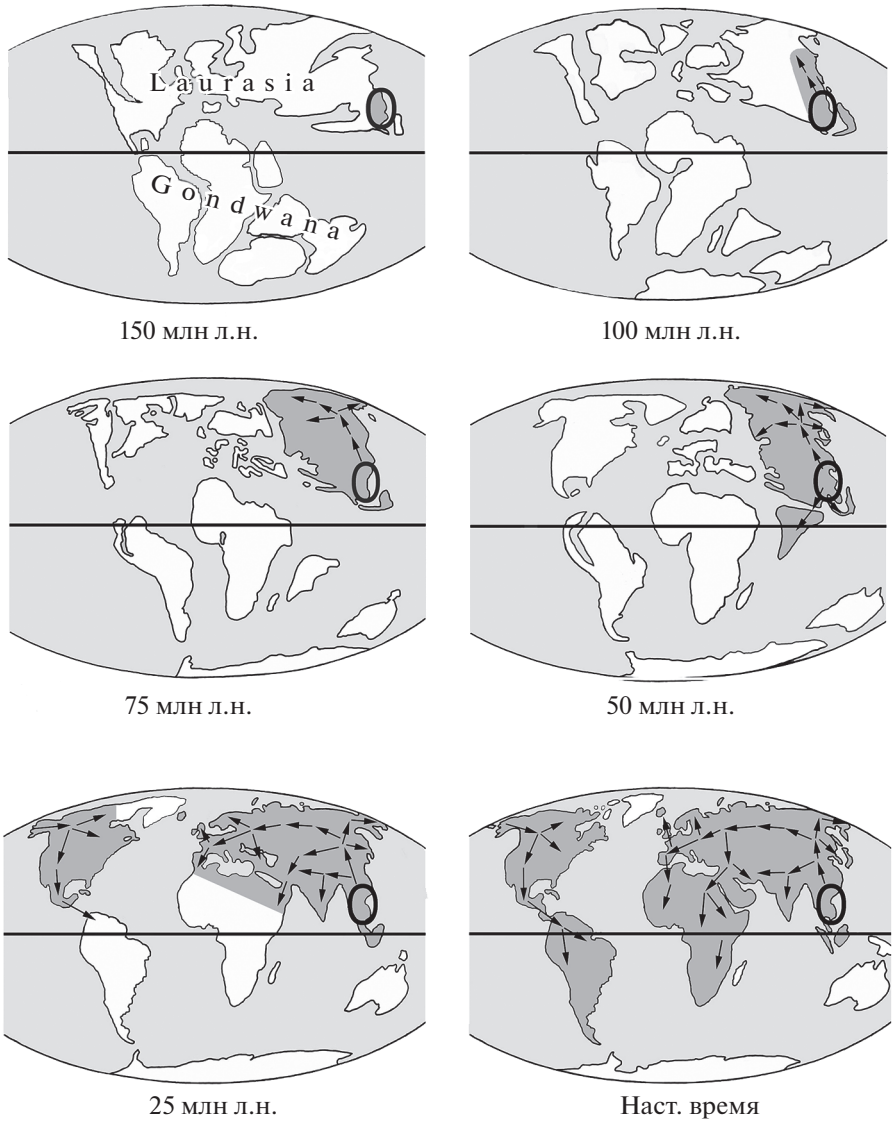

Рис. 2. Схема распространения Allocreadiidae по Земному шару в разные геологические эпохи: 0 – предполагаемый центр происхождения древних Allocreadiidae; стрелками показаны возможные пути распространения Allocreadiidae, серым цветом закрашен ареал Allocreadiidae.

ных организмов между прилегающими районами Евразийского суперконтинента и Индией возникли только после столкновения Индостанской плиты с Азией (рис. 2).

Несомненно, в пределах зоны перекрывания ареалов тихоокеанских осетровых и холодолюбивых тихоокеанских лососей, которая, по-видимому, с древних времен формировалась в зоне Амурского палеомикроконтинента, мог произойти переход древних аллокреадиид из рода *Acrolichanus* на лососёвых рыб. Дальнейшая дивергенция аллокреадиид могла привести к появлению трематод рода *Stephanophiala* (рис. 1, II), паразитирующих исключительно в лососёвых рыбах и занимающих положение наиболее близкое к роду *Acrolichanus*, т.е. также являющихся одними из наиболее древних.

Следующие по степени удаленности от общего предка оказались виды рода *Bunodera*, представленные 3-й кладой (рис. 1, III) и паразитирующие в окунёвых рыбах. Эти трематоды могли сформироваться параллельно с дивергенцией окунеобразных около 75 млн лет назад, что соответствует кампанскому ярусу позднего мелового периода. Напротив, карпообразные рыбы, окончательные хозяева видов рода *Allocreadium*, занимающих по удаленности от общего предка 5-ю кладу, появились раньше окунеобразных, около 95 млн лет назад, в сеноманском ярусе позднего мелового периода. В то же время, учитывая примерно одинаковую длину ветвей *Bunodera* и *Allocreadium* на филогенетическом древе (рис. 1, III, V), можно утверждать, что формирование первых видов обоих родов началось примерно в один времен-

ной промежуток в меловом периоде. По-видимому, в поздний меловой период могла также стартовать экспансия древними Allocreadiidae центральных и западных районов Лавразии через Забайкалье и Якутию, а впоследствии и западных районов Евразии и северной Африки (рис. 2).

По-видимому, в восточной части Амурского палеомикроконтинента от общего предка с родом *Allocreadium* отделился один из видов рода *Crepidostomum – C. chaenogobii*, образовавший на древе отдельную 4-ю кладу (рис. 1, IV). Современный ареал этого вида ограничен водоемами о-ва Хоккайдо (Япония), где он заражает разные виды бычковых и рогатковых рыб, а также сахалинскую колюшку *Pungitius tymensis*. В сравнении с *C. chaenogobii*, род *Crepidostomum sensu stricto*, сформировавший 6-ю кладу (рис. 1, VI), имеет более широкое распространение от Чукотки до запада Евразии, причем космополит *C. metoecus* на Дальнем Востоке России отмечен в различных окончательных хозяевах.

Наиболее удаленная от общего предка клада VII (рис. 1, VII) оказалась образована девятью родами, обитающими исключительно на территории Неоарктики и Неотропиков, куда трематоды проникали из Азии, по-видимому, через район Берингии сначала в Северную Америку, а затем, после соединения 2 американских материков (эпоха плиоцена), в Южную (рис. 2). Причем географически максимально удаленные от юго-восточной Азии неотропические роды *Wallinia* и *Auriculostoma* относятся к эволюционно самым молодым представителям Allocreadiidae.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Choudhury A., León-Règagnon V.* // Canadian J. of Zoology. 2005. V. 83. P. 1540–1546.
2. *Atopkin D.M., Shedko M.B.* // Adv. Biosci. Biotechnol. 2014. V. 5. P. 209–215.
3. *Atopkin D.M., Sokolov S.G., Shedko M.B.*, et al. // Parasitol. Research. 2018. V. 117. Is. 6. P. 1765–1772.
4. *Vainutis K.S.* // Parasitol. Internat. 2020. V. 76. P. 102102.
5. *Atopkin D.M., Sokolov S.G., Vainutis K.S., et al.* // Systematic Parasitology. 2020. V. 97. P. 143–156.
6. *Vainutis K.S., Voronova A.N., Urabe M.* // Parasitol. Internat. 2021. V. 84. P. 102412.
7. *Manter H.W.* // Systematic Biology. 1963. V. 12, Is. 2. P. 45–70.
8. *Caira J.N., Bogéa T.* Family Allocreadiidae Looss, 1902 // In: Eds. *Jones, A., Bray, R.A. & Gibson, D.I.* (Eds) Keys to the Trematoda. V. 2. CABI Publishing and The Natural History Museum, Wallindford. 2005. P. 417–436.
9. *Shen Y., Yang N., Liu Z.*, et al. // Genomics. 2020. V. 112. Is. 5. P. 3511–3517.
10. *Шульман С.С.* Обзор фауны паразитов рыб СССР // Тр. Ленинградского общества натуралистов. 1954. Т. 72. С. 190–254.
11. *Богатов В.В., Вышин И.Б., Жирмунский А.В.*, и др. Система охраняемых природных территорий Приморского края // Долговременная программа охраны природы и рационального использования природных ресурсов Приморского края до 2005 года (Экологическая программа). Ч. 1. Владивосток: Дальнаука, 1993. С. 12–67.
12. *Войнова И.П., Зуенко В.В., Неверов Ю.Л.*, и др. Магматические формации активных окраин континентов (на примере юга Дальнего Востока). М.: Наука, 1980. 170 с.
13. *Берг Л.С.* Разделение территории Палеарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб // Избранные труды. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 5. С. 320–360.
14. *Черешнев И.А.* Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России // Владивосток: Дальнаука. 1998. 131 с.
15. *Сорокин А.П., Махинов А.Н., Воронов Б.А., и др.* // Вестник ДВО РАН (Vestnik FEB RAS). 2010. № 3. С. 72–80.
16. *Barrios-de Pedro S., Osuna A., Buscalioni Á.D.* // Sci. Rep. 2020. V. 10. P. 18747.
17. *Мартинсон Г.Г.* Определитель мезозойских и кайнозойских пресноводных моллюсков Восточной Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 108 с.
18. *Fang Z.-J., Chen J., Chen C., et al.* // Univ. Kansas Paleontol. Contrib. New Ser. 2009. V. 17. P. 1–157.

ABOUT THE ORIGIN OF THE FAMILY ALLOCREADIIDAE (TREMATODA: PLAGIORCHIIDA)

Academician of the RAS V. V. Bogatov[a,#] and K. S. Vainutis[a]

[a] *Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Science, Vladivostok, Russian Federation*

[#] *e-mail: vibogatov@mail.ru*

The phylogenetic relationships established by genetic methods in the family Allocreadiidae suggest that the center of origin, distribution and divergence of the studied family is, apparently, eastern regions of Laurasia (the territory of the modern southern part of East Asia), from where these trematodes penetrated through the Amur paleomicrocontinent and Beringia to North America and further through Central America to South, as well as through Transbaikalia and Yakutia to the western part of Eurasia.

Keywords: trematodes, Allocreadiidae, phylogeny, origin, divergence, Eastern Laurasia, Amur basin