

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
НАУКИ «ЛИМНОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ  
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК»

*На правах рукописи*

Матвеевко Екатерина Юрьевна

**ВИДОВОЙ СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МОЛЕКУЛЯРНО-  
ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ПАСПОРТИЗАЦИЯ ФАУНЫ ПИЯВОК  
СЕМЕЙСТВА PISCICOLIDAE JOHNSTON, 1865 (CLITELLATA,  
HIRUDINEA) БАЙКАЛЬСКОГО РЕГИОНА**

1.5.12. – Зоология

Диссертация

на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:

кандидат биологических наук

Кайгородова Ирина Александровна

Иркутск – 2023

## Оглавление

Список сокращений .....	4
Введение .....	5
<b>ГЛАВА 1. Физико-географическая характеристика Байкальского региона</b>	<b>15</b>
1.1 Физико-географическое положение и рельеф региона .....	15
1.2. Климатические условия .....	22
1.3. Гидрологические и гидрохимические характеристики .....	24
1.4. Природные изменения и антропогенное влияние на водную .....экосистему .....	26
<b>ГЛАВА 2. Обзор литературы</b>	<b>30</b>
<b>2.1. Современное состояние знаний о фауне рыбьих пиявок</b> .....	<b>30</b>
2.1.1. Общая характеристика и история изучения семейства <i>Piscicolidae</i>	30
2.1.2. Анатомо-морфологические особенности .....	35
2.1.3. Зоогеография .....	38
2.1.4. Роль рыбьих пиявок в пресноводных экосистемах .....	40
2.1.5. Проблемы классификации .....	42
<b>2.2. Биоразнообразие и методы делимитации видов</b> .....	<b>43</b>
2.2.1. Биологический вид .....	43
2.2.2. Комплексы криптических видов .....	47
2.2.3. Биоразнообразии .....	50
2.2.4. Филогенетическое разнообразие .....	53
2.2.5. Современные методы делимитации таксонов .....	56
<b>ГЛАВА 3. Материалы и методы исследования</b>	<b>62</b>
3.1. Сбор материала .....	62
3.2. Камеральная обработка и морфологический анализ .....	64
3.3. Молекулярная делимитация видов .....	64
3.4. Паразитологический анализ .....	66
<b>ГЛАВА 4. Видовой состав и молекулярная паспортизация фауны рыбьих пиявок Байкальского региона</b>	<b>67</b>
4.1. Морфологическое разнообразие фауны .....	67
4.2. Филогенетическое разнообразие .....	85
4.3. ДНК-штрихкодирование и молекулярные паспорта видов .....	90
<b>ГЛАВА 5. Пространственное распределение и трофические связи .....рыбьих пиявок</b>	<b>112</b>
5.1. Экология и питание .....	112
5.2. Пространственное распределение видов .....	122
5.2.1. Биогеография байкальских эндемичных видов .....	122
5.2.2. Биогеография новых видов Байкальского региона .....	125
5.2.3. Биогеография видов рода <i>Piscicola</i> , обитающих в Евразии .....	126
Заключение .....	129
Выводы.....	132

Список используемой литературы .....	134
Список иллюстративного материала .....	158
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	162
<b>Приложение 1.</b> Список видов пресноводной фауны Piscicolidae .....	162
<b>Приложение 2.</b> Список образцов рыбьих пиявок Байкальского региона .	164
<b>Приложение 3.</b> Список нуклеотидных последовательностей, используемых в качестве группы сравнения и внешней группы .....	170
<b>Приложение 4.</b> VI-филогения, выведенная на основе каскадно сцепленных <i>cox1</i> , <i>12S</i> , <i>18S</i> и <i>28S</i> .....	172
<b>Приложение 5.</b> Внутри- и межвидовые генетические расстояния в группе пресноводных пиявок семейства Piscicolidae .....	173
<b>Приложение 6.</b> VI-филогения и делимитация методом GMYC внебайкальских видов Piscicolidae .....	174
<b>Приложение 7.</b> Делимитация байкальских видов-эндемиков с помощью ASAP .....	175

## СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота

ДНК-ШК – ДНК-штрихкодирование или ДНК-штрихкод

ИИ – интенсивность инвазии

ИО – индекс обилия

КБВ – концепция биологического вида

КФВ – концепция филогенетического вида

КЭВ – концепция экологического вида

ОКВ – общебиологическая концепция вида

п.н. – пара нуклеотидных оснований

ПЦР – полимеразная цепная реакция

ФР – филогенетическое разнообразие

ЭИ – экстенсивность инвазии

ASAP – сборка видов с помощью автоматического разделения (Assemble Species by Automatic Partitioning)

BI – байесовский метод (Bayesian Inference)

GMYS – метод обобщённой смешанной коалесценции Юла (Generalized Mixed Yule Coalescent)

ML – метод максимального правдоподобия (Maximum Likelihood)

MP – метод максимальной экономии (Maximum Parsimony)

NJ – метод присоединения ближайших соседей (Neighbor Joining)

UPGMA – метод агломерационной иерархической кластеризации (Unweighted Pair Group Mean Average)

## ВВЕДЕНИЕ

### **Актуальность темы исследования и степень её разработанности**

Современный уровень познания природы и одновременно высокая скорость утраты биоразнообразия требуют детальной проработки классификации и таксономии живых организмов [78,90]. Проблема вида была и остается одним из востребованных направлений исследования, имеющих фундаментальное значение, так как всестороннее изучение видовой дифференциации, существующей в природе, служит необходимой основой, на которой строятся все другие исследования биологической направленности [60,130]. Особенно сложной задача точного разграничения видов представляется для водных беспозвоночных [109].

Пиявки (*Annelida*, *Hirudinea*), будучи неотъемлемой частью фауны водных экосистем, являются важным элементом трофических сетей [21,56] и перспективной группой для оценки качества и биологического мониторинга водных сред [23,33,45,50,156,159]. Рыбьи пиявки (сем. *Piscicolidae*), как и любые другие кровососущие паразиты, регулируют численность популяции хозяина и посредством естественного отбора поддерживают её в здоровом состоянии, с одной стороны, элиминируя нежизнеспособных особей, с другой стороны, способствуя усовершенствованию иммунитета уцелевших особей [113,197,219].

На современном этапе аспекты систематики, биологического разнообразия, эволюционной истории и биогеографии пресноводных *Piscicolidae* остаются слабо изученными, поскольку пиявки характеризуются чрезвычайно высокой фенотипической пластичностью и дизъюктивным пространственным распределением морфологических форм, что зачастую приводит к противоречивым оценкам и затрудняет однозначное определение таксономического статуса образцов. Тем не менее изучение видового разнообразия важно для понимания текущего и исторического состояния сообществ и сохранения окружающей среды [67,70,84,161]. Непреходящая

ценность биологического разнообразия была признана на саммите Генеральной Ассамблеи ООН по проблемам Земли (Международная конвенция о биоразнообразии, 1993), где мировое сообщество взяло обязательство по снижению темпов утраты биоты, полагаясь на комплексную оценку функциональных и филогенетических измерений биологического разнообразия [168,179].

Молекулярная таксономия, бурно развивающаяся сегодня, показывает, что номинальные виды могут насчитывать десятки морфологически идентичных, но генетически различных видов [10,54,83,91,99,137,154,183]. Это довольно обычное эволюционное явление, широко распространенное среди всех типов животных [194]. Криптические виды вносят существенный вклад в глобальное видовое богатство [226], однако они редко получают официальный статус, оставаясь неописанными, и потому недоступными для природоохранной практики [186]. Следовательно, формальное наименование криптических видов имеет решающее значение для их включения в списки фауны и, как следствие, в политику их сохранения [91,99,138].

Для повышения эффективности таксономической идентификации образцов востребованы методики, универсальные для всех организмов, не требующие углублённого изучения морфологии видов, позволяющие сохранить редкие образцы коллекции в целостности. Такой подход, сокращая время анализа, расширяет его возможности и делает изучение биоразнообразия более доступным для широкого круга специалистов. Современный уровень развития молекулярно-генетических методов исследования и биоинформационного анализа позволяет получить недостижимый ранее объём данных о филогенетическом разнообразии фауны и значительно повысить достоверность зоологических исследований.

### **Цели и задачи.**

Целью данной работы является выявление общих закономерностей формирования и распределения современного биоразнообразия рыбных пиявок в пресных водоёмах Байкальского региона.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Определить таксономический состав фауны пресноводных рыбьих пиявок Байкальского региона.
2. Реконструировать эволюционную историю фауны пресноводных рыбьих пиявок и её отдельных таксонов на основе анализа молекулярных данных по разным участкам генома.
3. Используя современные методы молекулярной делимитации видов, определить филогенетическое разнообразие фауны рыбьих пиявок Байкальского региона.
4. Изучить экологические особенности и уточнить трофические связи исследуемых видов.
5. Провести реконструкцию пространственного распределения рыбьих пиявок и определить биогеографические границы видов.

**Научная новизна.** Впервые получен обширный фактический материал о фаунистической структуре пресноводных рыбьих пиявок Байкальского региона, проанализированный с применением комплексного подхода, включающего морфологические, молекулярно-генетические и биоинформационные методы. Анализ полученного материала показал присутствие в фауне Байкала и Прибайкалья 15 видов пиявок, 10 из которых найдены впервые и представляют новые для науки виды. Применение техники ДНК-штрихкодирования и биоинформационных методов молекулярной делимитации позволило выявить и диагностировать виды трёх криптических комплексов эндемичных байкальских рыбьих пиявок. Кроме того, обнаружены новые виды, обитающие в пресных водоёмах европейской части России и антарктических морях.

Для всех видов Байкальского региона уточнены паразитологические характеристики, включая распространённость и интенсивность инвазии эктопаразитов, а также особенности экологии и трофических взаимодействий. Впервые паразитические пиявки выявлены на эндемичном байкальском

омуле, который является основным промысловым видом, имеющим важное хозяйственное значение для региона.

В рамках проведённого филогенетического и филогеографического анализа получены новые сведения о пространственном распределении исследуемых видов, что позволило впервые в истории изучения группы выявить викарирующие виды рода *Piscicola*.

По итогам исследования впервые сделаны обобщающие выводы по систематике, эволюции и филогеографии представителей сем. Piscicolidae в пресных водоёмах и водотоках Байкальского региона.

### **Теоретическая и научно-практическая значимость работы.**

Результаты комплексного подхода при изучении морфологии, филогении и биогеографии представителей сем. Piscicolidae, применённого в диссертационном исследовании, вносят ясность в понимание путей и механизмов формирования биоразнообразия фауны и локальных фаунистических комплексов рыбьих пиявок.

Данные, полученные в ходе выполнения диссертационного исследования, внесли вклад в международный банк зоологических данных, а также существенно дополнили международные базы генетических последовательностей (72% от общего количества данных по Piscicolidae), что послужит основой для конструирования идентификационных систем с использованием молекулярных данных. Приведённые в работе морфологические описания и фотоиллюстрации, данные о биологическом разнообразии и распространении видов могут быть использованы для составления определителей, аннотированных таксономических списков и региональных кадастров беспозвоночных животных. Полученные сведения о морфологии видов, их паразитологических и экологических особенностях, включая данные о видовом разнообразии сообществ, могут представлять интерес для фаунистов, гидробиологов, экологов и специалистов, работающих в области рыбного хозяйства, а также могут быть использованы в учебном

процессе при подготовке специалистов по зоологии, экологии и охране природы.

### **Положения, выносимые на защиту**

1. Применение методов молекулярной делимитации видов в комплексе с классическим морфологическим анализом позволяет достоверно определить границы видов и существенно расширить состав фаунистического комплекса рыбьих пиявок Байкальского региона.
2. Бóльшая часть биологического разнообразия пресноводных рыбьих пиявок Байкальского региона представлена криптическими и эндемичными видами, таксономическое определение которых возможно только с помощью комплексного подхода, включающего морфо-экологические и молекулярно-генетические методы анализа.

**Соответствие паспорту специальности.** Диссертационная работа соответствует направлениям исследований, указанным в пп. 1, 4, 5 и 8 Паспорта научной специальности 1.5.12 «Зоология», поскольку посвящена систематике, классификации, морфологии и генетике животных (п. 1); зоогеографии, филогеографии, фаунистике и истории формирования фауны (п. 4); экологии и видовому разнообразию исследуемой группы (п. 5); а также характеристике заболеваний, вызванных паразитическими животными (п. 8).

**Личный вклад соискателя.** Автором выполнены основные этапы исследования: сбор проб рыбьих пиявок (частично), морфологический анализ, экстракция тотальной ДНК, амплификация и очистка фрагментов митохондриального и ядерного геномов, филогенетический анализ, биоинформационный анализ, а также подготовка и публикация полученных результатов. Выводы сделаны на основе собственных данных.

### **Апробация результатов исследований**

Материалы диссертационной работы представлены:

на III-ей Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Развитие физико-химической биологии и биотехнологии на современном этапе», Иркутск, 2013;

на 12-ом Международном симпозиуме по биологии и менеджменту сиговых рыб, Листвянка-Иркутск, 2014;

на Международной научной конференции молодых учёных «Современные вопросы экологического мониторинга водных и наземных экосистем», Ростов-на-Дону, 2015;

на IV-ой Международной конференции «Биоразнообразии, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее», Горно-Алтайск, 2016;

на IV-ой Всероссийской конференции молодых учёных с международным участием «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы», Улан-Удэ, 2016;

на II-ой Всероссийской молодёжной конференции «Рыбохозяйственные исследования на внутренних водоёмах», Санкт-Петербург, 2016;

на V-ой Международной конференции «Водные ресурсы: изучение и управление» (лимнологическая школа-практика), Петрозаводск, 2016;

на XII-ой Международной школе молодых учёных "Системная биология и Биоинформатика (SBB-2020)", Ялта-Севастополь, 2020;

на IV-ой Всероссийской конференции с международным участием «Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии», Улан-Удэ, 2021;

на I-ой Всероссийской научной конференции (с межд. участием) «Чтения памяти В. И. Жадина»: к 125-летию со дня рождения, Санкт-Петербург, 2022.

### **Публикации**

По материалам диссертации опубликовано 16 печатных работ, в том числе 5 статей в рецензируемых научных изданиях, включённых в список ВАК РФ, и приравненных к ним зарубежных и российских журналах системы «Сеть Науки» (Web of Science) и Скопус (Scopus), 1 статья в журнале, входящем в систему РИНЦ, и 10 статей в сборниках научных трудов, опубликованных по материалам конференций:

1. Кайгородова И.А., **Петряева (Матвеевко) Е.Ю.** Молекулярная идентификация байкальских рыбьих пиявок. Известия Иркутского Государственного Университета. Серия «Биология. Экология» 2014, 7: 27-31. (РИНЦ, ВАК)
2. Kaygorodova I.A., Mandzyak N., **Petryaeva (Matveenko) E.**, Pronin N.M. Genetic diversity of leeches in Lake Gusinoe (Eastern Siberia, Russia). The Scientific World Journal 2014, 2014: 619127. (Scopus, ВАК)
3. Bolbat A., **Matveenko E.**, Dzyuba E., Kaygorodova I. The first mitochondrial genome of *Codonobdella* sp. (Hirudinea, Piscicolidae), a new endemic leech species from Lake Baikal, Russia and reassembly of the *Piscicola geometra* data from SRA. Mitochondrial DNA Part B: Resources 2021, 6: 3112-3113. (WoS, ВАК)
4. Kaygorodova I., **Matveenko E.**, Dzyuba E. Unexpected discovery of an ectoparasitic invasion first detected in the Baikal coregonid fish population. Fishes 2022, 7(5): 298. (WoS, ВАК)
5. Kaygorodova I.A., **Matveenko E.** Diversity of the *Piscicola* species (Hirudinea, Piscicolidae) in the Eastern Palaearctic with a description of three new species and notes on their biogeography. Diversity 2023, 15: 98. (WoS, ВАК)
6. **Matveenko E.**, Kaygorodova I. Ecological zonation of the Baikal endemic piscine leeches of the genus *Baicalobdella* (Hirudinea, Piscicolidae). Limnology and Freshwater Biology 2020, 4: 801-802. (РИНЦ)
7. Kaygorodova I.A., **Petryaeva (Matveenko) E.Yu.**, Sorokovikova N.V. An introduction to piscine leech fauna of the Baikal Region // 12th International Symposium on the Biology and Management of Coregonid Fishes; Listvyanka - Irkutsk, 2014. – С. 12.
8. **Петряева (Матвеевко) Е. Ю.**, Кайгородова И. А. Молекулярная экология рыбьих пиявок (Hirudinea: Piscicolidae) озера Байкал // «Современные вопросы экологического мониторинга водных и наземных экосистем» / Бугаев Л.А., Войкина А.В. (ред.), Материалы международной научной конференции молодых учёных (Ростов-на-Дону, 26-29 октября 2015). – Ростов-на-Дону: ФГБНУ «АзНИИРХ», 2015. – С. 183-188. (РИНЦ)

9. Мандзяк Н.Б., **Петряева (Матвеевко) Е.Ю.**, Сороковикова Н.В. Молекулярная верификация таксономической принадлежности хирудиниид Чивыркуйского залива (оз. Байкал) // Биоразнообразии: глобальные и региональные процессы. / Убугунов Л. Л., Бадмаев Н. Б., Балданова Д. Р., Моролдоев И. В. (ред.) / Материалы IV Всероссийской конференции молодых ученых с международным участием (Улан-Удэ, 23-27 июня 2016 г.). – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2016. – С. 30-31. (РИНЦ)
10. Мандзяк Н.Б., Кайгородова И.А., **Петряева (Матвеевко) Е.Ю.**, Сороковикова Н.В. Генетическое разнообразие гирудофауны Чивыркуйского залива озера Байкал // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее / Материалы IV Международной конференции (Горно-Алтайск 26-30 сентября 2016, г.). – Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2016. – С. 130-133. (РИНЦ)
11. **Матвеевко Е.Ю.**, Кайгородова И.А. Молекулярная идентификация эктопаразитов (Hirudinea: Piscicolidae) коттоидных рыб озера Байкал // Рыбохозяйственные исследования на внутренних водоёмах / Лукин А.А. (гл. ред.), Материалы II Всероссийской молодежной конференции (Санкт-Петербург, 19-21 апреля 2016 г.). – Санкт-Петербург: ФГБНУ «ГосНИОРХ», 2016. – С. 236-241.
12. **Матвеевко Е.Ю.**, Кайгородова И.А. Видовая диверсификация байкальских эндемичных пиявок семейства Piscicolidae // «Водные ресурсы: изучение и управление» (лимнологическая школа-практика). Материалы V международной конференции молодых учёных (5-8 сентября 2016 г.) / Отв. ред. Д. А. Субетто, Н. Н. Филатов, Т. И. Регеранд, Л. А. Беличева. Т. 2. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2016. – С. 71-77.
13. **Матвеевко Е.Ю.**, Кайгородова И.А. Применение генетических и биоинформационных подходов к познанию биоразнообразия на примере эндемичных рыбьих пиявок *Baicalobdella* (Hirudinea, Piscicolidae) из озера Байкал // Материалы 12-ой международной школы молодых учёных «Systems

Biology and Bioinformatics (SBB-2020)» (Ялта-Севастополь, 14-20 сентября 2020 г.). Новосибирск: ИЦиГ СО РАН. – С. 89. (РИНЦ)

14. Болбат А.В., Болбат Н.Б., Васильев Г.В., Богданова В.С. **Матвеев Е.Ю.**, Кайгородова И.А. Эффект использования полных митохондриальных геномов и их 13 отдельных фрагментов для делимитации видов // Материалы 12-ой международной школы молодых учёных «Systems Biology and Bioinformatics (SBB-2020)» (Ялта-Севастополь, 14-20 сентября 2020 г.). Новосибирск: ИЦиГ СО РАН – С. 65. (РИНЦ)

15. **Матвеев Е.Ю.**, Кайгородова И.А. Генетическое разнообразие рыбьих пиявок (Hirudinea: Piscicolidae) Байкальского региона // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: материалы IV Всерос. науч. конф. с междунар. участием (Улан-Удэ, 15–18 июня 2021 г.): электронный вариант. – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2021. – С. 303-304. (РИНЦ)

16. **Матвеев Е.Ю.**, Кайгородова И.А. Молекулярная делимитация эндемичных рыбьих пиявок в пределах вида *Baicalobdella cottidarum* (Hirudinea, Piscicolidae) из озера Байкал // I Всероссийская научная конференция (с между. участием) «Чтения памяти В. И. Жадина»: к 125-летию со дня рождения (Санкт-Петербург, 18-22 апреля 2022 г.). – Ярославль: Филигрань, 2022. – С. 51-53. (РИНЦ)

**Объём и структура диссертации.** Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы и 7 приложений. Работа изложена на 175 страницах, включая приложения, содержит 41 рисунок и 15 таблиц. Список цитируемой литературы включает 247 источников, из которых 191 зарубежные.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность научному руководителю к.б.н. Кайгородовой И. А. за чуткое руководство на всех этапах выполнения диссертационной работы. Отдельная признательность к.б.н. Батуриной М. А. (Институт биологии Коми НЦ, Сыктывкар), к.б.н. Федоровой Л. И. (Сургутский государственный университет), д.б.н. Книжину И. Б. (Иркутский госуниверситет); д.б.н. Пронину Н. М. (Институт общей и экспериментальной биологии, Улан-Удэ); к.б.н. Купчинскому А. Б. (Байкальский музей, Листвянка), жителям Иркутска Агееву М. А., Лазареву М. И. и Кирильчик О. Н. за бесценный вклад в коллекцию образцов рыбьих пиявок; а также коллегам из Лимнологического института СО РАН к.б.н. Механиковой И. В. за помощь в идентификации амфипод; к.б.н. Перетолчиной Т. Е. за предоставленный биологический материал байкальских глубоководных образцов; д.б.н. Ситниковой Т. Я., к.б.н. Дзюба Е. В., к.б.н. Сухановой Л. В. и Аношко П. Н. за помощь в получении уникальных пиявок, паразитирующих на рыбах Прибайкалья; Сорокиковой Н. В. за ценные советы по работе с ДНК. Особая благодарность к.б.н. Болбату А. В. (Центр стратегического планирования федерального медико-биологического агентства, Москва) за консультации по использованию методов биоинформационного анализа.

Работа была выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) в рамках пяти грантов №№ 11-04-01394, 12-04-10007, 14-04-00345, 17-2905097 и 20-34-90043.

## ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БАЙКАЛЬСКОГО РЕГИОНА

### 1.1. Физико-географическое положение и рельеф региона

#### 1.1.1. Общая характеристика Ангаро-Байкальского бассейнового округа

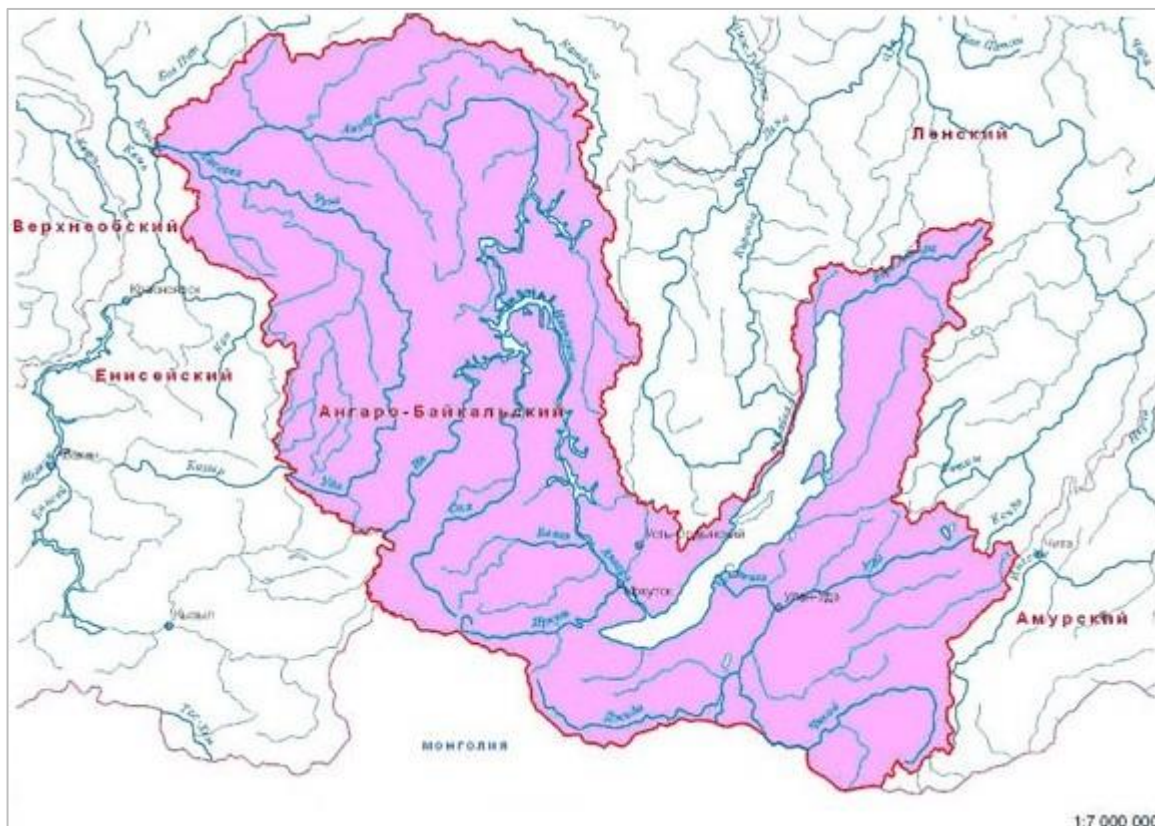
Бассейновые округа являются основной единицей управления в области использования и охраны водных объектов и состоят из речных бассейнов и связанных с ними подземных водных объектов и морей. Согласно ст. 28 Водного кодекса РФ в нашей стране установлен 21 бассейновый округ (рис. 1). Естественные границы между бассейнами отдельных водоёмов проходят по водоразделам, тогда как границы бассейновых округов утверждаются в порядке, установленном Правительством РФ, для более оптимального управления и иногда включают несколько речных бассейнов.



**Рисунок 1** – Бассейновые округа Российской Федерации, включая Крымский (в нижнем левом углу).

Ангаро-Байкальский бассейновый округ (АББО) расположен на юге Восточной Сибири между бассейновыми округами: Енисейским с запада и севера, Ленским с востока и Амурским с юго-востока. Южная граница округа

по границе РФ с Монголией (рис. 1 и 2). Площадь АББО составляет 739,6 тыс. км<sup>2</sup>.



**Рисунок 2** – Карта-схема Ангаро-Байкальского бассейнового округа

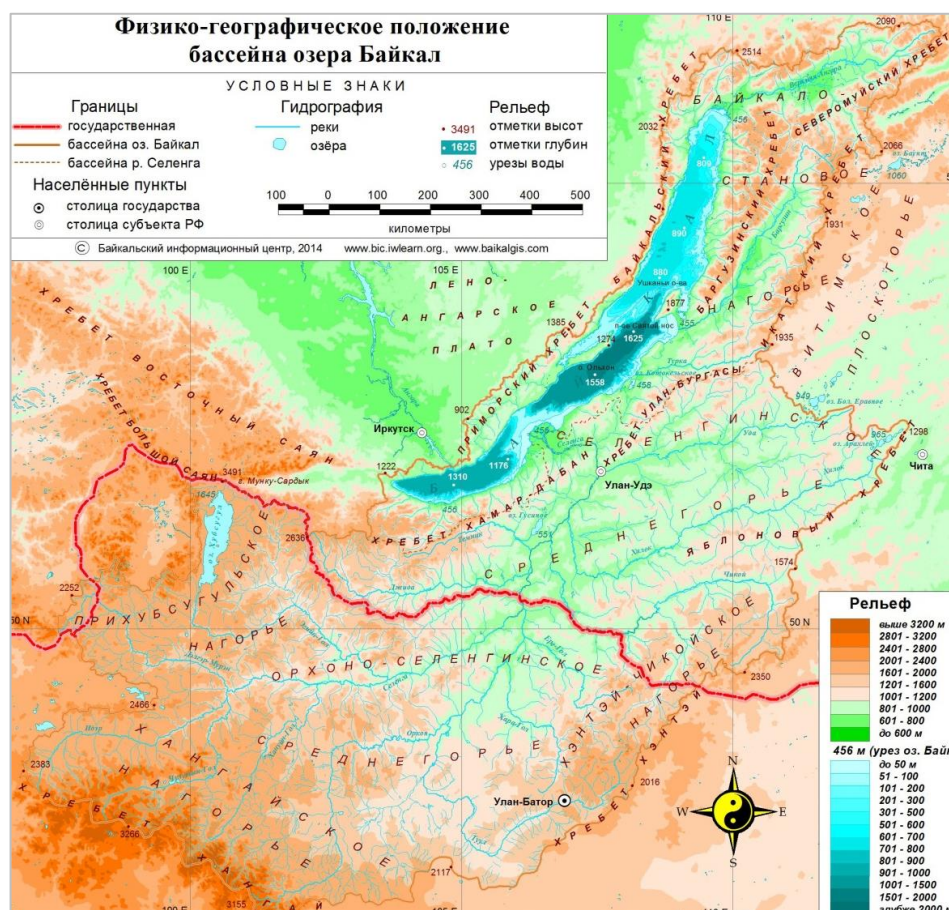
Основными водными объектами, входящими в состав АББО, являются оз. Байкал, бассейны таких крупных рек, как Ангара, Селенга и Баргузин, а также 334 более мелких притоков Байкала (рис. 2).

### 1.1.2. Озеро Байкал

Озеро Байкал расположено в центре Азиатского континента на границе Северной и Центральной Азии между 51°29' и 55°46' параллелями с юга на север и между 103°43' и 109°58' меридианами с запада на восток, на территории Ангаро-Байкальского бассейнового округа (рис. 2 и 3).

Бассейн Байкала граничит с бассейном р. Лена (на севере), с Витимским плоскогорьем (на востоке), с бассейном р. Амур (на юго-востоке), где граница проходит по Яблоневому хребту и совпадает с Мировым водоразделом, который делит поверхностные воды Северного Ледовитого и Тихого океанов,

затем проходит по хребту Хэнтэй [15]. На юге бассейн Байкала ограничен областью внутреннего стока Северной Монголии, его юго-западная граница, проходя по хребту Хангай, совпадает с Мировым водоразделом. На западе граничит с верховьями рек Енисей и Лена (рис. 3).



**Рисунок 3** – Физико-географическое положение бассейна озера Байкал [15].

В административном отношении трансграничный бассейн оз. Байкал расположен на территории двух государств – Российской Федерации (44,6% площади водосбора) и Монголии (55,4% водосбора).

Байкал – одно из древнейших озёр мира, его возраст по геологическим оценкам составляет около 25-30 млн лет. Озеро расположено в глубокой структурной впадине, являющейся центральным звеном Байкальской рифтовой системы, включающей Северную, Центральную и Южную котловины, заполненные водой и образующие единую Байкальскую впадину [15]. Большая часть бассейна оз. Байкал состоит из прерывистой и сплошной области вечной мерзлоты мощностью до 100 м и более [193].

Озеро Байкал имеет серповидную форму и вытянуто с юго-запада на северо-восток. Его протяжённость составляет 636 км (максимальная длина), а ширина колеблется от 25 до 79,5 км [12]. Береговая линия слабоизвилистая, длиной порядка 2100 км. Площадь озера составляет 31,7 тыс. км<sup>2</sup>. Средняя глубина озера равна 758 м, наибольшая – 1642 м [17,55]. Котловина озера вмещает водную массу объёмом 23,6 тыс. км<sup>3</sup>, что составляет 20% всей пресной воды на Земле и более 85% российских запасов.

Байкальская горная область обладает высокой сейсмичностью, что является одной из характерных геологических особенностей этого района. В настоящее время, преобразование Байкала происходит непрерывно, и вследствие постоянных землетрясений котловина озера расширяется со скоростью около 4,5 мм в год [52].

Поперечный профиль байкальской котловины асимметричен [52]. Западный склон озера крутой, из-за чего в подводной части шельф развит слабо. Восточная часть склона более пологая с хорошо развитым шельфом и представлена крупными каньонами. Дно озера расположено почти на 1183 м ниже уровня океана [12].

### **1.1.3. Река Ангара и её водосборный бассейн**

Река Ангара, является крупнейшим многоводным притоком Енисея и одновременно единственной рекой, вытекающей из оз. Байкал, что делает её основным объектом Ангаро-Байкальского бассейнового округа. Ангара протекает по территории Иркутской области и Красноярского края (рис. 4).

Исток Ангары находится южнее п. Листвянка на территории Иркутской области (51°52'00" с. ш. 104°49'10" в. д.) на высоте 456 м над уровнем моря [3]. Устье расположено на высоте 76 м над уровнем моря. Уклон составляет 0,2 м/км [2]. При относительно небольшой длине в 1779 км имеет значительный перепад высот (380 м) [4] и, как следствие, большой гидроэнергетический потенциал.

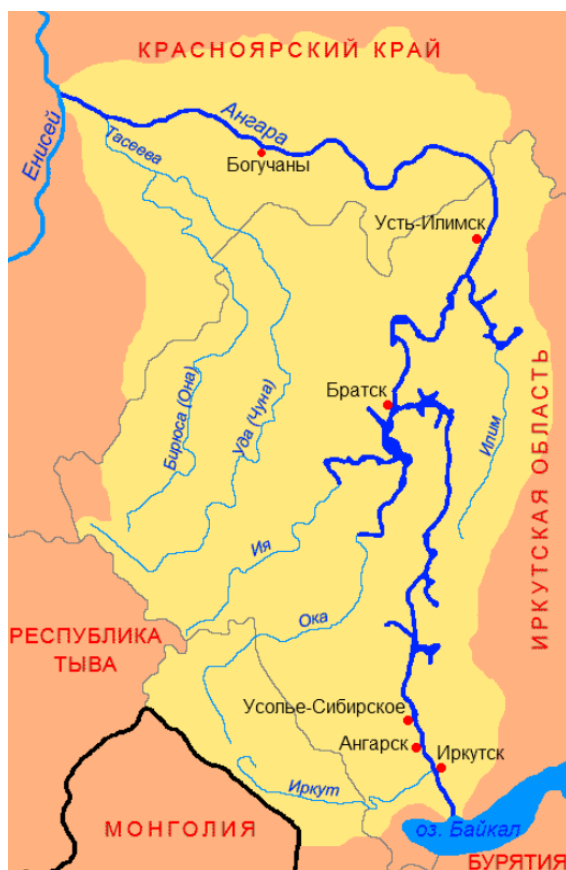


Рисунок 4 – Карта-схема Ангарского бассейна [3].

Ангара течёт по территории Иркутской области с юга на север. Форма долины оказалась благоприятна для создания водохранилищ, а узкие участки удобны для возведения высоконапорных плотин [16], поэтому, начиная с середины 20 века, на реке началось возведение гидроэлектростанций. Сегодня Ангарский каскад ГЭС является крупнейшим комплексом гидравлических электростанций в России.

Каскад состоит из четырёх введённых в строй и трёх проектных станций: **Иркутская ГЭС** построена в 1950-1959 гг. на расстоянии 65 км от истока реки; **Братская ГЭС** (1954-1967 гг.) в 661 км от истока; **Усть-Илимская ГЭС** (1974-1979 гг.) в 959 км от истока; **Богучанская ГЭС** (1974-2017 гг.) в 445 км от устья Ангары. В планах государства находятся разработки по строительству **Нижебогучанской, Мотыгинской и Стрелковской ГЭС** [40].

### 1.1.4. Река Селенга и её водосборный бассейн

Селенга образуется слиянием рек Идэр и Дэлгэр-Мурен (рис. 5). Длина от истока р. Идэр составляет 1024 км, в том числе 409 км нижнего течения по территории России. Площадь водосбора р. Селенга составляет 447 тыс. км<sup>2</sup>, который расположен на территории Монголии (67% площади) и России (33%) [18]. Селенга обеспечивает до половины ежегодного притока воды в Байкал, в том числе около 70% всего терригенного притока [38]. В месте впадения в озеро она образует обширную дельту (рис. 5) площадью 680 км<sup>2</sup>.



**Рисунок 5** – Схема бассейна реки Селенга (автор: Сафронов А.В.). Слева показан снимок дельты реки Селенга из космоса (Landsat GeoCover, Геологическая служба США).

В дельте Селенги расположены так называемые соры, представляющие собой обширные полузамкнутые и мелководные водоёмы типа лиманов, но не полностью изолированные, а связанные проливами с Байкалом. По мнению академика Н. Флоренсова [48], соры образуются за счёт провалов осадочной толщи в результате тектонической деятельности. Дельта отделяется от открытого Байкала песчаным баром или отмелью [7].

В бассейне Селенги насчитывается более 5,5 тыс. небольших озёр общей площадью 616 км<sup>2</sup> [38], а также одно из крупнейших озёр Монголии – Хубсугул (2620 км<sup>2</sup>) [5,37].

*Озеро Хубсугул* (50°27'-51°37' с. ш.; 100°10'-100°47' в. д.) является вторым по площади после Байкала пресноводным озером Центральной Азии (рис. 5). Озеро расположено на высоте 1645 м над уровнем моря у южного

склона Восточных Саян, что на севере Монголии. Хубсугул имеет природное тектоническое происхождение и является частью Байкальского рифта. Его возраст оценивается в пределах от 2 до 6 млн лет [48].

Объём воды в озере равен 381 км<sup>3</sup>, что составляет 0,3% от мировых запасов пресной воды. Эта вода очень чистая: видимость под водой до 50 м. Протяжённость озера составляет 136 км, ширина от 20 до 37 км [37]. Средняя глубина 138 м, максимальная глубина составляет 262 м.

В Хубсугул впадает 96 рек и ручьёв [5]. Площадь водосбора составляет 5300 км<sup>2</sup>. Из озера вытекает единственная река Эгийн-Гол; покидая озеро, река преодолевает 475 км по степям Монголии до впадения в Селенгу. Температура воды колеблется в пределах +10...+14° С, в бухтах вода прогревается до более высоких температур.

*Озеро Гусиное* (51°12'06" с. ш. 106°23'32" в. д.) (рис. 6) – крупнейший пресноводный водоём Селенгинского среднегорья (Забайкалье), расположен в тектонической впадине Гусиноозёрской котловины на высоте 550 м над уровнем моря [11]. Находится к востоку от оз. Байкал на расстоянии 60 км, от г. Улан-Удэ – 108 км.



**Рисунок 6** – Географическое положение озера Гусиное [из 49].

Площадь водоёма составляет 163 км<sup>2</sup>. Максимальная глубина достигает 28 м, длина – 24,5 км, ширина – от 5 до 8,5 км [27]. В озеро впадает 7 водотоков,

наиболее крупные из них р. Цаган-Гол (85 % притока) и р. Загустай. Часть питания озера осуществляется подземными источниками. Водоём имеет единственный сток – р. Баян-Гол, левый приток Селенги.

Озеро образовалось в 1749 г. результате прорыва вод протоки Цаган-Гол из р. Темник. Наполнение котловины продолжалось вплоть до 1783 г., когда появился сток Баян-Гол в реку Селенга [11].

Береговая линия оз. Гусиное имеет длину 65 км, слабо расчленена, местами обрывиста, но в основном имеет низменные и песчаные отмели [198]. Западное, северное и, частично, южное побережья Гусиного озера заболочены, особенно в устьях впадающих в него рек и ручьёв. Прибрежное дно илистое, покрыто водной растительностью. Восточный и южный берега на протяжении около 20 км представляют узкий песчаный пляж [6].

### **1.1.5. Река Баргузин**

Река Баргузин расположена на территории Республики Бурятия и является частью бассейна реки Селенга. Это третий по величине приток оз. Байкал [30,43]. Берёт начало из оз. Балантамур, где сходятся Икатский (2050 м) и Южно-Муйский (3067 м) хребты. Впадает Баргузин в одноимённый, самый крупный и глубокий Баргузинский залив озера Байкал. Протяжённость реки составляет 480 км, площадь водосбора – 21,1 тыс. км<sup>2</sup> [118]. Главные притоки: Гарга, Аргада, Ина (слева) и Улюн (справа). Рельеф реки горно-равнинный. Питание реки преимущественно дождевое. Средний годовой расход воды в устье составляет 130 м<sup>3</sup>/с. [30].

## **1.2. Климатические условия**

Климат Байкальского региона характеризуется как суровый, резко континентальный с длинной холодной, сухой зимой и коротким прохладным летом [15]. Водная масса оз. Байкал оказывает существенное смягчающее и увлажняющее влияние на климат, которое распространяется на расстояние до 30-50 км от берега и до высоты 2-2,5 км над поверхностью озера.

Среднегодовые температуры в котловинах от 0 до  $-1^{\circ}\text{C}$ , в гольцовом поясе от  $-6$  до  $-8^{\circ}\text{C}$ . Температурный минимум достигает  $-53^{\circ}\text{C}$  в котловинах и  $-41^{\circ}\text{C}$  на побережье. Летом, наоборот, теплее в котловинах (средняя температура июля  $17^{\circ}\text{C}$ ) и прохладнее на побережье ( $12-15^{\circ}\text{C}$ ) [36].

Наибольшее количество осадков выпадает на хребте Хамар-Дабан (ок. 1500 мм); на восточном склоне и на о. Ольхон, а также в межгорных котловинах количество осадков резко снижается до 300 мм в год. Продолжительность солнечного сияния превышает среднеширотные значения. Характерны сильные местные ветры, направленные со склонов в сторону Байкала, они вызывают штормы и задерживают замерзание озера.

Годовые суммы осадков в **бассейне р. Ангара** изменяются от 400 до 500 мм. Среднегодовая температура в июле  $+18^{\circ}\text{C}$ , в январе  $-22,5^{\circ}\text{C}$ . В истоке река не замерзает почти никогда, кроме тех случаев, когда лёд нагонялся ветром с Байкала (за последние 250 лет такое явление наблюдалось всего три раза). В зимний период большая часть реки находится подо льдом, ледостав на ней наступает в ноябре-декабре, позднее, чем на других реках Сибири [24].

В **бассейне реки Селенга** уровень осадков составляет в летний сезон 250-400 мм и снижается до 150-200 мм в осенне-зимний период. Основное влияние на климат бассейна Селенги оказывает мощный сибирский антициклон. Он формируется в сентябре и октябре и исчезает в апреле и мае. Из-за антициклона речной бассейн подвержен климату с суровой зимой (температура опускается ниже  $-25^{\circ}\text{C}$ ).

**Климат Прихубсугулья** сугубо континентальный, характеризующийся высокими амплитудами температур в течение года зимой от  $-49^{\circ}\text{C}$  и летом до  $+35^{\circ}\text{C}$ . Количество годовых осадков небольшое и изменяется в пределах 300-430 мм. В летний период выпадает около 80% годовых осадков с максимумом в июле и августе. Сибирский антициклон в зимнее время придаёт ясную и морозную погоду, зима продолжительная, холодная и малоснежная [5].

Отличительной особенностью климата в районе **озера Гусиное** является то, что из-за сбросов прогретой воды с ГРЭС, озеро полностью не замерзает [91].

Климат в районе **р. Баргузин** такой же, как и на сопредельных территориях Бурятии (включая бассейн Селенги) и характеризуется долгой зимой (более 6 мес.) с сильными морозами до  $-50^{\circ}\text{C}$ , сухостью, ясным небом и ветром. Средняя температура в январе  $-22\dots-26^{\circ}\text{C}$ , в июле  $+15\dots+18^{\circ}\text{C}$ . Среднегодовое количество осадков в Усть-Баргузине составляет 453 мм [43].

### **1.3. Гидрологические и гидрохимические характеристики**

Площадь водосборного бассейна оз. Байкал составляет около 576,5 тыс. км<sup>2</sup> (без учёта Ангары и её водосбора). По данным известного геолога И. Д. Черского Байкал имеет в качестве постоянных притоков 336 рек и ручьёв [156], самые крупные из них – Селенга, Верхняя Ангара и Баргузин. Сток осуществляется исключительно через р. Ангара.

В среднем многолетнем водном балансе оз. Байкал приток речных вод составляет 58 км<sup>3</sup> в год (82,4%), атмосферные осадки вносят 9 км<sup>3</sup> в год (13,2%), питание за счёт подземных вод составляет 3 км<sup>3</sup> в год (4,4%) [15]. Из суммарного притока речных вод свыше 1/2 приходится на Селенгу. Поддержку водности рек оказывает деградация вечной мерзлоты на водосборе Байкала [52].

Реки ежегодно вносят в Байкал 6,12 млн т растворённых солей и 590 тыс. т органического вещества, с водами Ангары в среднем выносятся 5,36 млн т растворённых солей и 170 тыс. т органического вещества [52].

По гидрохимической классификации байкальская вода относится к гидрокарбонатно-кальциевым водам, имеет низкую минерализацию (около 100 мг/л) и однородна по ионному составу [158]. Байкальская вода содержит низкие значения железа, марганца и алюминия, а также биогенных элементов (содержание общего фосфора не превышает 9-17 мг/м<sup>3</sup>). В Байкале отмечаются крайне малые концентрации кремния – 1,07 мг/л, в притоках его концентрация

несколько выше – 4,4 мг/л. Понижение концентрации кремния объясняется его активным потреблением диатомеями [19].

Прозрачность байкальской воды достигает 40 м [52]. Воды Байкала отличаются высоким содержанием кислорода, с концентрацией не ниже 9,5 мг/л (70-85% насыщения) даже на максимальных глубинах [19]. Доступность кислорода обеспечивает условия для существования жизни по всей толще воды.

Скорость течения: подо льдом 8-12 см/с, а в безлёдный период 80-90 см/с [52]. Высота ветровых волн может достигать пяти метров. Конвекция охватывает всю толщу вод Байкала и в среднем за 8 лет приводит к замещению глубинных вод поверхностными.

Донные осадки Байкала содержат залежи гидратов метана [55]. Выбросы метана наблюдаются постоянно в южной и средней частях озера. Широко развит грязевой вулканизм (например, напротив дельты реки Селенга, близ острова Ольхон).

Химический состав воды в **р. Ангара** схож с Байкалом. Благодаря высокой прозрачности воды по всему руслу хорошо просматривается дно реки. Максимальная глубина составляет 4-6 м. В верхнем течении Ангары на 55 км протянулось водохранилище Иркутской ГЭС, длина водохранилища Братской ГЭС составляет 570 км, а Усть-Илимского – 12 км [2,3].

Гидрохимический режим **р. Селенга** характеризуется относительно небольшой минерализацией воды: от 180-210 мг/л (период зимней межени) и до 80-210 мг/л (период летне-осенних паводков) [7]. Концентрация кислорода в воде составляет 6,3-12 мг/л. Прозрачность воды в летний период изменяется от 0,3 до 1,2 м, затем освобождение воды от взвесей начинается в середине сентября и окончательное очищение воды наступает в середине ноября после ледостава.

**Озеро Гусиное** относится к слабопроточным. Площадь его водосбора составляет 924 км<sup>2</sup> [27]. Распределение кислорода в озере колеблется в пределах 89-93%, в гипolimнионе, в придонных горизонтах количество

кислорода уменьшается до 60%. По содержанию биогенных веществ оз. Гусиное близко к олиготрофному. Минерализация воды в озере в разные годы менялась от 175 до 338 мг/л [49], что может быть связано с сезонными и многолетними изменениями его водности и воздействием стоков угледобывающих предприятий. Химический состав вод за последние 60 лет показывает стабильность: ни один из показателей солевых и биогенных компонентов не превышал допустимых значений (ПДК<sub>рх</sub>) [22].

**Хубсугул** по гидрологическому режиму и минеральному составу воды очень похож на Байкал и является олиготрофным водоёмом с низким содержанием биогенных веществ. Минерализация низкая (в среднем 220 мг/л) [41]. Более высокая по сравнению с Байкалом концентрация растворённого кислорода (8,1-11,4 мг/л, 83-95% насыщения) мало изменяется в течение года [37]. Прозрачность озёрной воды достигает 22-24 м. Температура воды летом до 11-14°C. В безлёдный период отмечается температурная стратификация до 18°C в верхнем 50-метровом слое, ниже которого наблюдается гомотермия водных масс.

**Река Баргузин** является относительно крупной рекой с площадью водосбора около 21 100 км<sup>2</sup> [118]. Среднегодовой расход воды в устье реки составляет 130 км<sup>3</sup>/год. По своему составу вода р. Баргузин является маломинерализованной и относится к гидрокарбонатно-кальциевому типу [26]. В период открытой воды общая минерализация достигает 150 мг/дм<sup>3</sup>, в подлёдный период увеличивается до 200 мг/дм<sup>3</sup>.

## **1.4. Природные изменения и антропогенное влияние на водную экосистему**

### **1.4.1. Глобальное потепление**

Байкальский регион имеет один из самых высоких темпов наблюдаемого изменения климата в России [52]. Среднегодовые аномалии температуры воздуха с 1976 года составляют +1,28°C (по сравнению с +0,81°C на Земном шаре) [213]. Среднее значение температуры озера повысилось на 1,21°C,

начиная с периода наблюдений, что вдвое превышает среднемировой показатель [123].

Изменение климата может повлиять на количество воды, поступающей в оз. Байкал, и нарушить его уровень. Продолжительность весеннего половодья на основных притоках Байкала сократилась на фоне глобального потепления [214]. Повышение температуры способствует истощению и зачастую полному пересыханию впадающих в Байкал водотоков. Кроме того, изменение климата, безусловно, влияет на уникальную холодолюбивую флору и фауну Байкальского региона. Показано, что температурные сдвиги вызывают клеточный стресс у байкальских эндемичных амфипод [62]. От потепления климата могут пострадать лососевые рыбы Байкала, Ангары и Хубсугула, такие как байкальский омуль *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776), чёрный байкальский хариус *Thymallus baicalensis* (Dybowski, 1874) и острорылый ленок *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773), нерестящиеся в притоках Байкала, поскольку их метаболизм ускоряется с повышением температуры [125]. Поскольку эти виды являются неотъемлемой частью пищевой цепи, последствия изменения климата могут быть катастрофическими.

Изменение климата может усилить эвтрофирующее воздействие [177]. Как и во многих других экосистемах, изменение климата приводит к ощутимым изменениям экосистемного баланса [79], но долгосрочные последствия этих продолжающихся и нарастающих изменений остаются неизвестными. Экосистема Байкальского региона никогда не прекращала своё развитие и непрерывно изменяется под влиянием факторов климата и других естественных воздействий. Вмешательство человека зачастую ставит под угрозу стабильность экосистемы.

#### **1.4.2. Влияние хозяйственной деятельности человека**

Антропогенные загрязнители постоянно угрожают экологии водоёмов Байкальского региона, начиная с середины XX века. Научные исследования

зафиксировали неуклонное ухудшение качества воды, лесного покрова и биоразнообразия [82].

Возведение плотины Иркутской ГЭС привело к затоплению 138,6 тыс. га и повышению уровня воды в Байкале на 1,46 м. Таким образом, 65 км верхней части долины Ангары превратились в залив Байкала, а Иркутская ГЭС стала главным регулятором уровня озера. Возведение Ангарского каскада из четырёх ГЭС существенно влияет на экологию реки, превращая её, по сути, в цепь проточных озёр.

Гусиноозёрская ГРЭС оказывает негативное влияние на оз. Гусиное, используя его в качестве водоёма-охладителя, вызывая периодически нарушения естественного температурного режима и воздействуя на многие природные процессы, состав и структуру биоценозов [49]. Отмечено, что интенсивное антропогенное воздействие вызывает увеличение минерализации воды, содержания сульфатов, натрия и фторидов. Источниками поступления этих компонентов являются сброс шахтных вод, фильтрация из золоотвалов и отвалов вскрышных пород Хольбоьджинского угольного разреза [22].

Дополнительное негативное воздействие на водоёмы и водотоки региона исходит от потери лесов из-за их вырубki и пожаров, происходивших особенно массово в последние десятилетия [209]. Лесные пожары приносят в воздух дымовые загрязнители (азот, аммиак, двуокись и окись углерода), которые затем превращаются в кислотные дожди, что повреждают почву, и стекают в озеро [160].

Из-за добычи различных полезных ископаемых повышенный уровень тяжёлых металлов и других загрязняющих веществ (цианиды, фосфор) обнаружены в воде и донных отложениях р. Селенга и её притоков [142]. Источники загрязнения в российской части – г. Улан-Удэ с развитой промышленностью и населением около 400 тыс. человек, а также г. Закаменск, где особую экологическую опасность представляют хвостохранилища бывшего Джидинского вольфрамомолибденового комбината. В монгольской части бассейна выделяются г. Улан-Батор и крупнейшие промышленные

объекты Монголии – Эрдэнетский горнообогатительный комбинат по добыче и обогащению меди и молибдена; золотые прииски на реках Туул и Хараа [55].

Дельта Селенги испытывает наибольшую антропогенную нагрузку, отфильтровывая большинство загрязняющих веществ, что предотвращает их попадание в оз. Байкал [178]. Биоаккумуляция и токсикологические эффекты, наблюдаемые в водной биоте, свидетельствуют об ухудшении качества воды в речной системе Селенги [142]. Кроме того, повышенные уровни стойких органических загрязнителей (СОЗ) и метилртути (MeHg), опасных для здоровья человека, обнаруживаются вокруг озера и в его обитателях [82,192]. Около 10 лет назад отмечено резкое уменьшение численности амфипод, которые ранее встречались в дельте в огромном количестве. Они являются основной пищей для большинства рыб и важным компонентом экосистемы дельты Селенги. Их популяция до сих пор не восстановилась. Наиболее вероятные загрязнители – алкилбензолсульфонаты, пестициды, гербициды, а также соединения, содержащиеся в составе моющих средств.

К основным действующим угрозам прибрежной экосистеме водоёмов отнесены процессы, связанные с бытовыми стоками и отходами. В Байкальском регионе этот вид загрязнений значительно увеличился с повышением рекреационной нагрузки на оз. Байкал, его притоки и ангарские водохранилища. Начиная с 1991 г., массовый туризм растёт в геометрической прогрессии. В районе прибрежных населённых пунктов и туристических баз в акваторию вместе с грунтовыми водами скрытно поступают азот- и фосфоросодержащие вещества. Без должного внимания остаётся инфраструктура твёрдых отходов, что приводит к загрязнению воды в том числе микропластиком [133,141]. Дополнительный уровень химического и шумового загрязнения вносит водный транспорт с увеличением количества коммерческих и частных плавучих средств.

## ГЛАВА 2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### 2.1. Современное состояние знаний о фауне рыбьих пиявок

#### 2.1.1. Общая характеристика и история изучения семейства *Piscicolidae*

Пиявки (*Hirudinea*) являются узкоспециализированной группой поясковых кольчатых червей (*Annelida*, *Clitellata*) в систематическом отношении разделённых на два отряда Хоботные (*Rhynchobdellida*) и Бесхоботные (*Arhynchobdellida*). Рыбьи пиявки образуют отдельное семейство (*Piscicolidae*) в составе Хоботных пиявок (табл. 1) [21]. Кроме них в этот отряд входят ещё два семейства *Ozobranchidae* и *Glossiphoniidae* [180, 181].

**Таблица 1** – Таксономический список рыбьих пиявок Байкальского региона [по 21,56,158]

Тип <b>ANNELIDA</b> Lamarck, 1809			
Класс <b>CLITELLATA</b> Michaelsen, 1919			
Подкласс <b>HIRUDINEA</b> Lamarck, 1818			
Отряд <b>RHYNCHOBDELLIDA</b> Blanchard, 1894			
Сем. <b>PISCICOLIDAE</b> Johnston, 1865 (syn. <i>Ichthyobdellidae</i> Leuckart, 1863)			
Подсем. <b>PISCICOLINAE</b> Johnston, 1865			
№ п/п	Род	№ п/п	Вид
1.	<i>Acipenserobdella</i> Epstein, 1969	1.	<i>A. volgensis</i> (Zykoff, 1903)
2.	<i>Baicalobdella</i> Dogiel, 1957	2.	<i>B. cottidarum</i> Dogiel, 1957
		3.	<i>B. torquata</i> (Grube, 1871)
3.	<i>Codonobdella</i> Grube, 1873	4.	<i>C. truncata</i> (Grube, 1873)
		5.	<i>C. zelenskiji</i> (Finogenova, 1991)
4.	<i>Cystobranchus</i> Diesing, 1859	6.	<i>C. mammillatus</i> (Malm, 1863)
5.	<i>Piscicola</i> de Blainville, 1818	7.	<i>P. geometra</i> (Linnaeus, 1761)

История изучения семейства рыбьих пиявок (*Piscicolidae*) начинается с описания К. Линнеем морской *Pontobdella muricata* (Linnaeus, 1758) и пресноводной *Piscicola geometra* (1761), хотя всех пиявок в то время относили

к единому роду *Hirudo*. В период с 1822 по 1898 гг. было открыто 52 вида, включая 37 морских и 15 пресноводных видов пиявок (Приложение 1: табл. 2). Наибольший вклад в познание фауны писциколид внесли исследователи XX века, описав 127 видов. Первая четверть XXI века ознаменована открытием 28 новых видов, 17 из которых пресноводные [72, 74, 76, 144, 146, 150, 171, 240, 242] (Приложение 1: табл. 2).

Неарктическая фауна пресных и солоноватых вод насчитывает 18 видов рыбьих пиявок, принадлежащих 5 родам: *Actinobdella* Moore, 1901 (3 вида) и *Piscicolaria* Whitman, 1889 (1 вид), *Calliobdella* van Beneden et Hesse, 1863 (3 северо-американских вида), *Cystobranchnus* Diesing, 1859 (7 северо-американских видов) и *Piscicola* de Blainville, 1818 (4 северо-американских вида) (Приложение 1: табл. 2). Большая часть северо-американских видов были описаны в период 1863-1964 гг., исключение составляют *Calliobdella knightjonesi* Burreson, 1984, *Cystobranchnus meyeri* Hayunga et Grey, 1976, и *Cystobranchnus klemmi* (Williams et Burreson, 2005).

Палеарктическая фауна пиявок представлена 51 видом пресноводных писциколид из 12 родов (Приложение 1: табл. 2): *Acipenserobdella* Epstein, 1969 (1 вид), *Alexandrobdeella* Bolotov, 2020 (1 вид), *Baicalobdella* Dogiel, 1957 (3 байкальских вида), *Calliobdella* van Beneden et Hesse, 1863 (2 европейских вида), *Caspiobdella* Epstein, 1966 (3 вида), *Codonobdella* Grube, 1873 (2 байкальских вида), *Cystobranchnus* Diesing, 1859 (5 европейских видов), *Italobdella* Bielecki, 1993 (2 вида), *Limnotrachelobdella* Epstein, 1973 (4 вида), *Pawlowskiella* Bielecki, 1997 (1 вид), *Piscicola* de Blainville, 1818 (26 видов) и *Taimenobdella* Epstein, 1969 (1 вид).

До 1950 г. было известно 22 вида палеарктических рыбьих пиявок. Со второй половины XX века трудами Харьковской школы исследована гирудофауна практически всех уголков необъятного СССР: река Донец, горные реки Закарпатья, пресные воды Крыма (Украина), озёра Белорусского Полесья, оз. Севан (Армения), оз. Паравани (Грузия), водоёмы Коми и Северного Кавказа, река Волга, река Ока, реки и озёра Западной Сибири,

Иркутское водохранилище (Восточная Сибирь), река Амур (Дальний Восток). Результаты многолетней деятельности школы обобщены в монографии её основателя Е. И. Лукина [21].

Вениамин Миронович Эпштейн, как достойный ученик своего учителя, продолжил дело Е. И. Лукина, сосредоточив своё внимание, главным образом, на исследовании фауны рыбьих пиявок, в том числе эндемичной фауны оз. Байкал. Его авторству принадлежат четыре новых рода пресноводных рыбьих пиявок [56]: *Caspiobdella* Epstein, 1966; *Taimenobdella* Epstein, 1969; *Acipenserobdella* Epstein, 1969 и *Limnotrachelobdella* Epstein, 1973.

В пределах рода *Caspiobdella* были описаны виды *Caspiobdella fadejewi* (Epstein, 1961) и *Caspiobdella tuberculata* Epstein, 1966 (типовой вид). Позже В. М. Эпштейн диагностировал моноспецифический род *Taimenobdella*, до сих пор включающий только редкий дальневосточный вид *T. amurensis* (Epstein, 1964), и установил отдельный род *Acipenserobdella* для вида *A. volgensis* (Zykoff, 1903).

В 1968 году на V Всесоюзном совещании по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных В. М. Эпштейн сделал доклад о ревизии рода *Trachelobdella* Deising, где предложил выделить из него виды, обитающие в пресных водах и морфологически отличные от морских собратьев, в отдельный род, диагноз которого был описан в статье 1973 г. Новый род *Limnotrachelobdella* объединил четыре вида *L. sinensis* (Blanchard, 1896), *L. okae* (Moore, 1924), *L. turkestanica* (Schegolew, 1912) и *L. taimeni* (Epstein, 1957). Тем не менее ошибка с датировкой рода *Limnotrachelobdella* закрепились в научной литературе.

Исследуя рыбьих пиявок антарктических морей из коллекции Зоологического института (Ленинград), В.М. Эпштейн выделил всех известных на тот момент времени морских представителей в отдельное подсемейство *Platybdellinae* Epstein, 1970, а так же описал новый род *Mooreobdellina* Epstein, 1972.

В свою очередь, А. Ю. Утевский и С. Ю. Утевский, принявшие эстафету у В. М. Эпштейна, достойно «несут знамя» Харьковской школы, добившись заметных успехов в исследовании морских писциколид. С. Ю. Утевский приложил усилия к изучению пиявок Арктики и Дальнего Востока [230,234,235], тогда как А. Ю. Утевский, лично участвовавший в экспедициях, прославился новыми видами рыбьих пиявок антарктических морей [229,232,233]. В целом, вклад братьев Утевских в познание морской фауны Piscicolidae выразился в описании 22 новых таксона, включая 7 родов:

Род *Phyllobdellina* Epstein et S. Utevsky, 1993

Вид *P. kozatshenkoi* Epstein et S. Utevsky, 1993

Род *Nototheniobdella* A. Utevsky, 1993

Вид *N. sawyeri* A. Utevsky, 1993

Вид *Cryobdella ljadovi* Epstein et A. Utevsky, 1994

Вид *Heptacyclus albus* (Epstein et S. Utevsky, 1996)

Род *Cottobdella* S. Utevsky, 1997

Вид *C. epshteini* S. Utevsky, 1997

Вид *Mooreobdellina meyeri* A. Utevsky, 1997

Вид *Crangonobdella orientalis* S. Utevsky, 1999

Вид *Crangonobdella maculosa* S. Utevsky, 2005

Род *Lizobdella* A. Utevsky, 2007

Вид *L. africana* A. Utevsky, 2007

Вид *Oceanobdella sakhalinica* S. Utevsky, 2009

Род *Dolichobdella* S. Utevsky, 2013

Вид *D. rubra* S. Utevsky, 2013

Род *Ceratobdella* A. Utevsky, 2015

Вид *C. quadricornuta* A. Utevsky, 2015

Род *Ambulobdella* Utevsky et Utevsky, 2018

Вид *A. shandikovi* Utevsky et Utevsky, 2018

Вид *Johanssonia extrema* S. Utevsky et al., 2019

Вид *Pterobdellina vernadskyi* A. Utevsky, 2021

Не менее внушителен вклад польского зоолога А. Белецкого, изучавшего рыбьих пиявок, обитающих в пресных водоёмах Европы [72-74]. В период 1993-2013 гг. он установил два новых рода *Italobdella* Bielecki, 1993 и *Pawlowskiella* Bielecki, 1997, а также описал 16 новых видов, 13 из которых относятся к роду *Piscicola* (Приложение 1: табл. 2).

Начиная с 2012 г. к исследованиям гирудофауны подключилась группа И. А. Кайгородовой (Иркутск), в результате деятельности которой проведена ревизия фауны пресных вод Восточной Сибири, включая озеро Байкал [144-147,149,150]. С помощью молекулярно-генетических и цитологических методов доказана валидность байкальского эндемичного вида *Baicalobdella cottidarum* (Dogiel, 1957) [17,143]. Впервые обнаружены пиявки, паразитирующие на байкальском омуле, независимый видовой статус которых подтверждён данными современных методов молекулярной делимитации видов [150]. В одной из последних работ уточнён морфологический диагноз типового вида рода *Piscicola* (*P. geometra*), а также выявлены, морфологически дифференцированы и молекулярно верифицированы три новых для науки вида этого рода (*P. nordica* Kaygorodova, 2023, *P. khubsugulensis* Kaygorodova, 2023, *P. sibirica* Kaygorodova, 2023) [146]. Изучены особенности пространственного распределения и уточнены ареалы видов байкальского эндемичного рода *Baicalobdella* Dogiel, 1957 и отдельных видов палеарктических *Piscicolidae* [146,171].

Начиная с 2020 г. к изучению рыбьих пиявок Палеарктики подключилась группа исследователей под руководством И. Болотова (Архангельск), впервые обнаруживших и описавших ассоциированный с моллюсками дальневосточный вид *Alexandrobella makhrovi* Bolotov, 2020 [76], а также исследованы диапазон хозяев и филогенетическое положение редкого палеарктического вида *Acipenserobdella volgensis* (Zykoff, 1903) [77].

В настоящее время мировая фауна *Piscicolidae* насчитывает 213 видов пиявок, принадлежащих 82 родам [72,74,76,144,146,150,215,229,230,232-235,240,242], что составляет порядка 28% от видового разнообразия пиявок

в целом. Из них 147 видов обитают в морской среде и 66 видов – в пресных водоёмах (Приложение 1: табл. 2).

В Байкальском регионе семейство представлено 7 видами (табл. 1), принадлежащими пяти родам: *Acipenserobdella* (Epstein, 1969), *Baicalobdella* (Dogiel, 1957), *Codonobdella* Grube, 1873, *Cystobranchus* (Malm, 1863) и *Piscicola* (de Blainville, 1818) [21,56,158].

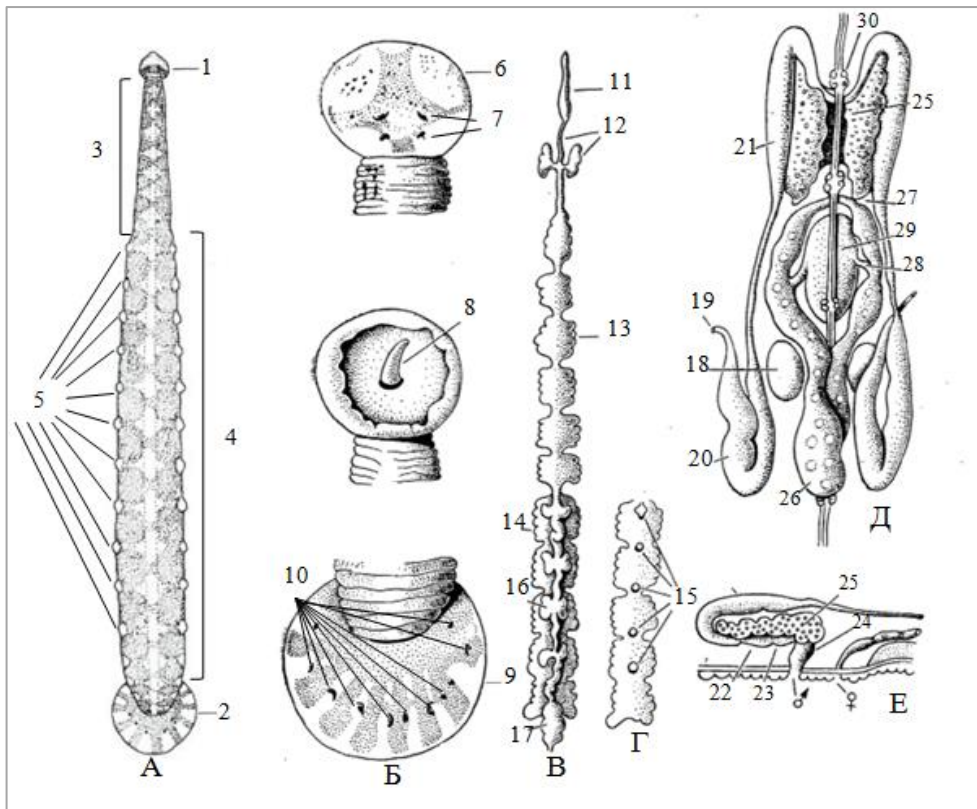
Большинство представителей сем. Piscicolidae являются постоянными или временными эктопаразитами рыб, бесчелюстных (миноги, миксины), ракообразных и коленчатонюгих (морские пауки); кроме того, известен вид, паразитирующий на двустворчатых моллюсках [56].

### 2.1.2. Анатомо-морфологические особенности

**Внешняя морфология.** Это семейство включает пиявок, имеющих вытянутое тело цилиндрической формы. Длина тела от 8 до 200 мм [56]. Тело подразделяется на четыре хорошо выраженные части: большую дисковидную присоску, расположенную на переднем конце тела, трахелосому, уросому и хвостовую присоску (рис. 7). У большинства видов на верхней поверхности хвостовой присоски имеются глазоподобные пятна (*ocelli*). В уросомной области могут просматриваться боковые пульсирующие пузырьки. Количество колец в сомите сильно варьирует (от 3 до 14) и зависит от онтогенетического состояния исследуемых особей, что делает практически невозможной идентификацию ювенильных особей [181].

**Дыхание** у большинства видов происходит через покровы тела, но у некоторых видов есть жабры (или жаберные выросты).

**Пищеварительная система.** На дне передней присоски располагается ротовое отверстие, ведущее в глотку. У всех хоботных пиявок, включая писциколид, глотка способна выдвигаться наружу в виде хоботка. Слепые мешки желудка имеют тенденцию к слиянию. У некоторых видов они редуцированы. Органами выделения служат метанефридии.



**Рисунок 7** – Морфология и анатомия вида *Piscicola geometra* [по 56].

**А** – внешняя морфология пиявки: 1 – область передней присоски; 2 – область задней присоски; 3 – трахелосома; 4 – уросома; 5 – боковые пузыри (11 пар); **Б** – присоски: 6 – передняя присоска; 7 – две пары глаз; 8 – хоботок; 9 – задняя присоска; 10 – глазоподобные пятна; **В** – пищеварительная система: 11 – хоботок; 12 – пищевод с дивертикулами; 13 – желудок с боковыми выростами; 14 – слепые мешки; 16 – усваивающая кишка с боковыми отростками; 17 – прямая кишка; **Г** – часть половой системы, вид со спинной стороны: 15 – отверстия в слепых мешках; **Д** – половая система; **Е** – вид с боку; 18 – семенной мешок первой пары; 19 – семяпровод; 20 – семенной резервуар; 21 – семяизвергательный канал; 22 – концевой отдел семяизвергательного канала; 23 – общий отдел атриума; 24 – копуляционная сумка; 25 – простатические железы; 26 – яйцевой мешок; 27 – яйцевод; 28 – тяж проводящей ткани; 29 – массив проводящей ткани; 30 – пятый ганглий брюшной цепочки, ♂ и ♀ – мужское и женское половые отверстия.

**Кровеносная система** в основном редуцирована, её роль выполняет **лакунарная система** целомических канальцев. Строение лакунарной системы различно – от крайне примитивного до сложной системы каналов, с которой связаны боковые пузыри и жаберные отростки.

**Нервная система** сходна с таковой малощетинковых червей.

**Половая система.** Как и все пиявки, писциколиды – гермафродиты. Поры женских половых органов зачастую очень мелкие и плохо видны. Зона копулятрикса может быть расширена, мала или даже полностью отсутствовать. Она связана со специализированной тканью, которая

транспортирует сперму к яйцевой капсуле (*ovisac*) [220]. Таким образом, сперматофор прикрепляется к копулятриксу, где впоследствии происходит обработка сперматозоидов. Оплодотворённые яйца пиявки откладывают в хитиновые коконы, в количестве до 30 штук [21]. Кокон обычно яйцевидной формы с передним и задним выступами имеют плотную оболочку (рис. 8). В каждом коконе обычно содержится одно яйцо. Кокон всегда прикрепляется к твёрдому субстрату с помощью базальной пластинки [211].



**Рисунок 8** – Кокон рыбных пиявок: слева кокон *Piscicola geometra* [71], справа кокон неидентифицированной байкальской глубоководной пиявки [155].

У большинства рыбных пиявок цикл жизни не изучен. У пресноводных писциколид он предположительно одногодичный [131]. Например, у *C. respirans* выклев пиявок из коконов происходит весной (март) и молодь сразу прикрепляется к хозяевам. Эктопаразиты располагаются группами по 15-20 особей на спинном и хвостовом плавниках рыб. Активный рост сопровождается периодическими линьками. Через 6 недель особь достигает взрослого состояния. В мае находясь на теле хозяина пиявки копулируют, а затем наполненные кровью своего хозяина покидают его в поисках субстрата для откладки коконов. Хитиновые коконы пиявки оставляют, главным образом, в прибрежной полосе, в густой массе водных растений, прикрепляя к различным подводным предметам (камни, обломки древесины и др.). После откладки коконов особь вскоре погибает, это происходит в июне-июле. Пребывание коконов в состоянии покоя длится до марта следующего года.

Следует отметить, что *P. geometra* в лабораторных условиях при комнатной температуре размножалась круглый год [21].

### 2.1.3. Зоогеография

Рыбьи пиявки распространены в континентальных водах северных материков и, за редким исключением, отсутствуют в водоёмах южного полушария. Они являются единственной группой пиявок, освоившей шельф Мирового океана от Полярного бассейна до побережья Антарктиды [56].

Наибольшее разнообразие пиявок (свыше 60%) зарегистрировано в океанической фауне, что связано, по-видимому, с лучшей изученностью этой области биологами, в основном из США. Морские писциколиды наиболее многочисленны в полярных регионах [236]. Ввиду низкой степени разработанности невозможно достоверно оценить обилие и распределение пресноводных пиявок. В Австралии рыбьи пиявки не обнаружены [21]. Отсутствие либо очень низкая численность пресноводных рыбьих пиявок в южных зоогеографических областях интересный факт, но чем это объясняется, так и остаётся невыясненным [21].

Поскольку писциколиды специфичны к ряду хозяев, лимитирующим фактором их распространения служит ареал хозяев, а также индивидуальные предпочтения условий обитания в водоёме: физико-химические свойства воды, гидрологический режим природно-климатические условия, специфика ландшафта [63,169].

Рыбьи пиявки обитают на глубинах от 0,2 м до рекордных глубин, например, на Курило-Камчатском желобе морская пиявка *Johanssonia extrema* Utevsky et al., 2019, эктопаразит макруруса *Albatrossia pectoralis* (Gilbert, 1892), была обнаружена на глубине 8728,8 м [235].

В пресных водах России обнаружено лишь 13 видов рыбьих пиявок [56,144], что свидетельствует о слабой изученности этой группы.

К числу широко распространённых в Палеарктике видов относится *Piscicola geometra* (Linnaeus, 1761) [21]. Этот вид является ярко выраженным

оксифилом. Избегает загрязнённых вод и, как правило, встречается в олигосапробных участках пресноводных водоёмов. Являясь транспалеарктом, тем не менее, не встречается в водоёмах Камчатки и оз. Байкал [21]. Другие представители этого рода в России не были обнаружены.

*Cystobranchus mammilatus* (Malm, 1863) является специфическим паразитом налима *Lota lota* (Linnaeus, 1758). Встречается в пресных водоёмах от Кольского полуострова до Прибайкалья (реки Селенга, Хилок, Верхняя Ангара).

Другой вид этого рода *Cystobranchus fasciatus* (Kollar, 1842), специфический паразит сома *Silurus glanis* (Linnaeus, 1758), ареал его обитания ограничен реками, впадающими в Чёрное, Азовское и Каспийское моря (Днепр, Дон, Волга, Урал и др.) [56,181]. В Байкальском регионе паразит не обнаружен.

Сугубо европейский вид *Cystobranchus respirans* (Troschel, 1850) в России не зарегистрирован [56], тем не менее остаётся высокая вероятность его обнаружения.

*Caspiobdella fadejewi* имеет ареал сходный с *Cystobranchus fasciatus*, однако в отличие от последнего питается за счёт разных видов рыб: стерлядь *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758; жерех *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758); голавль *Squalius cephalus* (Linnaeus, 1758); линь *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758); обыкновенный усач *Barbus barbus* (Linnaeus, 1758); лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758); сазан *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758; щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758, судак *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) и др. [21,56].

*Acipenserobdella volgensis* (Zykoff, 1903) имеет разорванный ареал, встречаясь в реках Волга и Чусовая на западе России и Селенга и Ангара в Прибайкалье. Вид считается специфическим паразитом осетровых рыб.

Род *Limnotrachelobdella* Epstein, 1973 в нашей стране представлен тремя видами, обитающими на Дальнем Востоке: *L. sinensis*, *L. okae* и *L. taimeni*. В этом же регионе России обитает единственный представитель своего рода *Taimenobdella amurensis* Epstein, 1964.

К эндемичной фауне оз. Байкал относятся рыбы пиявки двух родов *Baicalobdella* Dogiel, 1957 и *Codonobdella* Grube, 1872, представленные видами *B. torquata* (Grube, 1871), *B. cottidarum* (Dogiel, 1957), *C. truncata* (Grube, 1873) и *C. zelenskiji* (Finogenova, 1991), из которых только *B. cottidarum* достоверно паразитирует на рыбах. Пиявки *B. torquata* и *C. truncata* являются эктопаразитами амфипод. Пищевые предпочтения *C. zelenskiji* не известны [21,35,56,144,158]. Ареал обитания вида *B. torquata* выходит за пределы оз. Байкал и распространяется на верхнее течение Ангары, единственной реки вытекающей из озера.

Таким образом, фауна рыбных пиявок в Байкальском регионе представлена 7 видами (табл. 1).

#### **2.1.4. Роль рыбных пиявок в пресноводных экосистемах**

Пиявки, как особая группа водных беспозвоночных животных, являются важным элементом экологических сетей межвидовых взаимодействий: участвуют в трансформации вещества и энергии, входят в состав кормовой базы некоторых бентосоядных рыб [21,57]. Будучи паразитами, они выполняют важную в природе функцию регулятора численности популяций вида-хозяина. Регулирование происходит за счёт негативного воздействия эктопаразитов на здоровье рыб: повреждение внешних покровов и жабр, что способствует созданию условий для развития бактериальных и грибковых инфекций [219]. Известно, что рыбы пиявки служат механическими переносчиками вирусов [59,113]. Кроме того, пиявки являются промежуточными хозяевами разного рода паразитов, в том числе нематод, цестод, трипаносом, трематод и других патогенных организмов, вызывающих заболевания, как у человека, так и у водных животных [13,29,110,197]. У рыб, при значительном поражении (от 15-20 экз. эктопаразитов на особи), при вскрытии фиксируют истощение, дерматит, малокровие, атрофию печени и почек, увеличение селезёнки [21]. Несмотря на негативное воздействие пиявок на хозяев, в целом их присутствие производит положительный эффект

на экосистему, поскольку способствует оздоровлению популяции рыб за счёт исключения слабых и больных особей [113,197,219].

Сведения о заражённости эктопаразитами редко встречаются в работах по общей паразитофауне рыб, а те, что имеются, недостаточны для целостного представления о процессе заражения и соотношении паразит-хозяин. Такое положение объясняется влиянием ряда факторов: труднодоступность сбора биоматериала, сезонные и годовые особенности, характер водоёма (глубина, рН, проточность и др.). Например, максимальное значение заражённости рыб (ЭИ) наблюдается, как правило, зимой, поскольку в этот период рыба менее активна и пиявкам легче прикрепиться к хозяину, а минимальное заражение рыб зафиксировано в летний период [20].

Пиявки редко заражают всю популяцию рыб. Однако если пиявки присутствуют на хозяине в большом количестве (особенно в тёплое время года), такое явление может сигнализировать о болезнях или ухудшении среды обитания рыб. Поэтому пиявки могут иметь практическое значение в экологических исследованиях, поскольку являются перспективной группой для оценки качества воды и биологического мониторинга [33,51]. Потенциал группы в качестве биоиндикаторов усиливает тот факт, что пиявки характеризуются стабильной локализацией на определённых местах обитания и относятся к долгоживущим компонентам различных типов водоёмов. Более того, определена способность кровососущих пиявок аккумулировать вредные вещества, в том числе тяжёлые металлы [23,32,50,156,159]. Степень загрязнения воды можно анализировать на основании изучения распределения тех видов, которые относятся к оксифилам, например эндемичные рыбы пиявки Байкала [21].

В связи со слабой изученностью видового разнообразия пиявок, недостаточным количеством опубликованных сведений о взаимоотношениях пиявок с окружающей средой и влиянием на них загрязняющих веществ, широкое использование гирудиной в этих целях, в настоящее время, затруднительно [151]. Учитывая скорость, с которой под воздействием

антропогенных факторов деградируют водные экосистемы, неминуема угроза их биологическому разнообразию. Особенно сложной эта ситуация представляется для беспозвоночных и микроорганизмов [109].

### 2.1.5. Проблемы классификации

Точное определение вида необходимо для оценки биологического разнообразия, экологического контроля, диагностики и профилактики болезней у рыб [70]. В систематике гирудиней существует ряд проблем, которые препятствуют оценке биоразнообразия. В литературе встречается синонимия и разноречия в употреблении названий многих видов. Путаница с названиями происходит ещё из-за того, что исследователям за неимением современных ключей-определителей приходится использовать устаревшие, составленные в прошлом веке [21,56,181,211].

Систематика рыбьих пиявок в последние годы неоднократно подвергалась серьёзным изменениям. Ряд новых видов выделил В. М. Эпштейн [56] и одновременно пересмотрел родовую принадлежность некоторых уже известных видов, что впоследствии привело к множественной синонимии и путанице, поскольку вызвало бурную дискуссию в научной среде. Например, положение рыбьей пиявки *Cystobranchus respirans*, изначально отнесённой к роду *Piscicola*, оставалось спорным в течение 20 лет [56,73,211], пока в 2004 г. анализ, проведённый на основе молекулярных данных не поддержал перенос этого вида в род *Cystobranchus* [236]. В этот период переосмысление таксономического положения коснулось большинства видов пресноводных рыбьих пиявок: *Acipenserobdella volgensis*, *Baicalobdella torquata*, *Baicalobdella cottidarum*, *Codonobdella zelenskiji*, *Cystobranchus mammilatus* и *Cystobranchus fasciatus*.

Нехватка специалистов-зоологов, специализирующихся на исследованиях сибирских пиявок, отразился в слабой изученности фауны этой группы в Байкальском регионе. Цикл работ И. А. Кайгородовой [19,143-150,171] положил начало целенаправленному изучению гирудофауны

Прибайкалья, значительно пополнив сведения о биологическом разнообразии исследуемого региона. Кроме того, в ходе этих исследований вид *Piscicola geometra* не был обнаружен в Восточной Сибири, что подвергает сомнению транспалеарктический характер его распространения.

Современный этап развития методов молекулярной филогении и молекулярной делимитации видов позволяет исследователю определять таксономическое положение новых и корректировать статус уже описанных видов гирудиней, что важно для понимания видовой структуры сообществ этой группы животных, их биологического и филогенетического разнообразия в Байкальском регионе.

## **2.2. Биоразнообразие и методы делимитации видов**

### **2.2.1. Биологический вид**

Понятие вида было введено в биологию благодаря трудам учёных 16-17 веков [68,200], но только после того, как они были применены К. Линнеем [164], составив основу биномиальной номенклатурной системы, вид стал рабочей категорией в биологии.

В течение последних трёх столетий термин «вид» имел разные значения, эволюционируя с накоплением знаний и трансформируясь в зависимости от области его применения. Проблема единого определения заключается «в существовании множества непоследовательных способов разделения биоразнообразия на виды на основе противоречивых представлений о виде» [203]. Тем не менее правильное понимание видов важно по целому ряду причин. Во-первых, виды являются фундаментальными таксономическими единицами биологической классификации, а также элементом структуры биоты и количественной оценки биологического разнообразия [60]. С другой стороны, по Дарвину виды являются единицами эволюции – группами организмов, которые развиваются единым образом. Не менее важно, что законы об окружающей среде сформулированы с точки зрения видов [111]. Таким образом, концепция вида применяется во всех областях биологии:

от анатомии до поведения, в экологии, биологии развития, эволюции, генетике, молекулярной биологии и, конечно, в систематике. Ценность термина во многом связана с его особой значимостью в систематике, на которую опираются все остальные отрасли биологии [100]. Тем не менее обзор научной литературы показывает, что природа вида и наше понимание вида до сих пор представляют собой не устоявшиеся понятия [61].

На сегодняшний день существует более 20 определений термина «вид» [93,130,172,173], основные из них:

**Концепция биологического вида (КБВ)** определяет вид как группу организмов, которые могут успешно скрещиваться и производить плодовитое потомство. КБВ не применима, если организмы размножаются преимущественно бесполом путём, половое размножение неизвестно или эксперименты по спариванию невозможны.

**Концепция экологического вида (КЭВ)** определяет вид как группу организмов, адаптированных к определённым набору ресурсов в окружающей среде, называемому экологической нишей. Так или иначе, КЭВ определяется экологической конкуренцией за ресурс внутри вида [237]. Многочисленные наблюдения показали, что различия между видами в форме и поведении часто связаны с различиями в экологических ресурсах, которые используют виды. К преимуществам КЭВ относится то, что она применима к организмам, размножающимся как половым, так и бесполом путём, тогда как КБВ только к организмам с половым размножением [111].

Согласно **концепции филогенетического вида (КФВ)** вид является наименьшей генеалогической линией, отличающейся уникальным набором генетических или морфологических признаков. Это определение вида не рассматривает напрямую существующие биологические особенности, но обращает внимание на получение определённых свойств в течение эволюции [69,106]. По сравнению с КБВ эта концепция не делает никаких заявлений о репродуктивной изоляции [60]. Тем не менее использование КФВ может привести к признанию гораздо большего числа наименее инклюзивных

единиц [58]. При наличии надёжных и отличительных морфологических признаков морфологические, филогенетические и экологические виды могут совпадать [238].

Проблема концепции вида, а именно текущее разногласие по поводу теоретического концепта вида, тесно связана с проблемой разграничения видов, определения границ и количества видов. Для биологов, изучающих гибридные зоны, центральное значение имеет репродуктивная несовместимость, в то время как для экологов первостепенное значение имеет различие занимаемых видами ниш, а диагностируемость и монофилия важны для систематиков. Морфологические различия являются центральными для палеонтологов и музейных систематиков, тогда как генетические отличия у видов являются ключевыми для популяционных генетиков и молекулярных систематиков. Поиск универсального критерия для разграничения видов не прекращается. Для многих систематиков основной проблемой является не то, как идентифицировать виды, а как их разграничивать особенно в тех случаях, когда виды с трудом поддаются определению по морфологическим признакам [1]. Это порождает плюрализм концепций вида, зависящих от области применения. Однако не все готовы принять видовой плюрализм. Приверженцы единой концепции [например, 103,132,172,202] выдвинули ряд возражений против плюрализма видов. Сторонники КБВ считают, что линии скрещивающихся половых организмов играют более важную роль в эволюции жизни на этой планете [96,163], исключая все бесполое организмы. На самом деле бесполое размножение является наиболее распространённой формой размножения на Земле [223], распространённой среди растений, грибов, бактерий и некоторых животных. Таким образом, применение принципа репродуктивной изоляции исключает большинство организмов из теории видообразования. Это кажется высокой ценой за видовой монизм.

Ещё одним аргументом против плюрализма видов является *общая концепция вида* (ОКВ) [100-103], предполагающая, что, несмотря на различия между разными концепциями видов, все они сходятся в одном: виды являются

«отдельно развивающимися метапопуляционными линиями» [101]. Свойства, по которым другие представления о видах расходятся во мнениях, например, то, что линия занимает уникальную нишу, монофилетична или репродуктивно изолирована, являются контингентными или «вторичными» свойствами видов [101]. Все виды должны быть метапопуляционными линиями, но они могут различаться по своим вторичным свойствам. В то время как необходимое свойство, указанное в ОКВ, отражает фундаментальную природу видов, вторичные свойства видов являются просто «рабочими критериями» [102] для «вывода границ и количества видов» [100,101].

За последние пять лет был выдвинут новый ряд критических замечаний против видового плюрализма [66,107,182].

Биологи, признавая три видовые концепции, имеют в виду разные типы родословных [66]. Таким образом, в аргументе плюралиста есть предположение, что три основных типа генеалогических видов являются базальными родословными. «Базальные» здесь означает, что они являются наименьшими линиями на Древе Жизни, признанными Линнеевской Иерархией биологической классификации, согласно которой виды – это наименьшие единицы классификации, за которыми следуют более инклюзивные единицы, такие как род, семейство, отряд и т.д. [164]. М. Баркер [66] утверждает, что три типа родословных (линии скрещивающихся видов, линии экологических видов и линии филогенетических видов), имеют важное сходство – все они являются базовыми линиями в линнеевской иерархии. Следовательно, генеалогические виды представляют собой метапопуляционные системы обратной связи [66]. В таких системах процессы когезии вызывают дальнейшие процессы когезии. Несмотря на то, что предположение об обратной связи и связности у видов является теоретической гипотезой, требующей эмпирического подтверждения, тем не менее, она предоставляет новый подход к ОКВ.

Есть ещё одна тема, касающаяся причин, по которым биологи принимают или отвергают концепцию вида. Как правило, учёные должны

использовать только стандартные эпистемические ценности, такие как эмпирическая точность или общность, при оценке гипотез [111], такие как простота, общность и единообразие. Тем не менее некоторые биологи предложили включить неэпистемические (моральные или социальные) причины для принятия или отклонения концепции вида [94,166,202]. Известно, что КФВ работает лучше, чем КБВ, при идентификации криптических видов [61].

Эти примеры показывают, что в научных спорах о концепции вида важно не только выработать единственно верное определение. Концепция вида, в первую очередь, должна быть связана с моральными и социальными проблемами и быть применима на практике.

### **2.2.2. Комплексы криптических видов**

В последние десятилетия к дебатам о концепции вида добавилась дискуссия о видовых комплексах, подчёркивающая необходимость разграничения независимо эволюционирующих единиц для понимания эволюционных процессов.

Понятие «видовой комплекс» (или «видовая группа») подразумевает неформальную совокупность близкородственных организмов, сходных по внешнему виду настолько, что границы между ними зачастую бывают нечёткими [104]. Виды, которые морфологически неразличимы, но принадлежат к разным эволюционным линиям, называются *криптическими видами* или *криптическим видовым комплексом* [70,119,174,208,217]. Термины, которые взаимозаменяемо используются как синонимы, но имеют особое значение: «*криптические виды*» используется для двух или более видов, скрытых под одним видовым названием, «*виды-двойники*» (sibling species) – для двух криптических видов, которые являются ближайшими родственниками друг друга, и «*букеты видов*» (species flock) – для группы близкородственных симпатрических (занимающих одну нишу) видов.

Поскольку криптические линии – это генетически отличные группы, которые демонстрируют ограниченную морфологическую дивергенцию, их массовое обнаружение началось лишь с начала 1990-х годов и связано с появлением относительно недорогой технологии секвенирования ДНК, а также возможности использования молекулярно-генетических данных для определения границ видов [70,217].

Криптические комплексы чаще всего обнаруживают в тех группах организмов, где недостаточно морфологических признаков для определения видового статуса, например, у простейших [124]; очень много у беспозвоночных животных, таких как малощетинковые черви [183], пиявки [19] и ракообразные [153]; предполагается, что видов-двойников много у млекопитающих [121,154,187]. У животных криптические виды могут отличаться друг от друга по издаваемому звуку, миграционному поведению, пищевым предпочтениям, у паразитов по специфичности к хозяину и т.д. [54]. Следовательно, криптические виды, скрытые морфологическим единообразием, составляют порой значительную часть разнообразия в отдельных таксономических группах и представляют реальную проблему для планирования природоохранных мероприятий [83,91,99]. Немецкие биологи [190], проанализировав огромный массив данных, обнаружили, что криптические виды практически равномерно встречаются как во всех основных ветвях животного мира, так и биогеографических регионах. Тем не менее отмечается, что криптические таксоны чаще встречаются в пресной воде, чем в наземных или морских биотопах [194]. Эти данные свидетельствуют о том, что неоднородность и фрагментация пресноводных местообитаний могут способствовать более высокому уровню генетической дифференциации среди его обитателей.

Для криптических видов характерен морфологический стазис, когда сохранение предкового состояния признака происходит в течение длительного периода, с этим связана сложность их выявления, выраженная в таксономической недооценённости фауны [91]. В целом, криптические

виды представляют собой упускаемую из виду, но существенную часть биоразнообразия с далеко идущими последствиями для экологических исследований, таких как оценка разнообразия, борьба с вредителями, управление рыболовством и усилия по сохранению природных ресурсов, а также исследования в модельных системах [70,115,186]. С применением более широкой географической выборки, а также молекулярных методов, в первую очередь штрихового кодирования ДНК – инструмента для идентификации и разделения морфологически сходных видов, – возможности учёных по описанию и определению биологического разнообразия изменились, иногда приводя к «таксономической сверхинфляции» [53,134,243].

Во многих работах статус «криптический вид» указывается как временный, однако при более детальном изучении у них всё же удаётся выявить экологические, поведенческие, цитогенетические, молекулярные и многие другие отличные особенности [54,150]. Отсутствие видимых морфологических различий не связано с их генетической идентичностью, так как видообразование не всегда сопровождается морфологическими изменениями, и различные механизмы видообразования могут инициировать диверсификацию новых видов посредством морфологически статичного кладогенеза [70]. Важно, что виды-двойники репродуктивно изолированы и хорошо отличаются по структуре геномов. Морфологическое сходство в большей степени проявляется у близких видов, обитающих (в аллопатрических популяциях) и уменьшается, если виды обитают в совместных популяциях (в симпатрии) [105]. Считается, что усиление морфологических различий между близкими видами из совместных поселений, в эволюционном смысле, повышает их репродуктивную изоляцию и препятствует межвидовой гибридизации. Это явление было обнаружено Ф.Г. Добжанским [105] и получило современное название «усиление» (reinforcement) презиготической изоляции симпатрических видов [85,135,136,184,221], что играет важную роль в процессе видообразования.

Концепция «криптических видов» широко используется в современных исследованиях по биоразнообразию [115,137,138] и подразумевает существование морфологически неразличимых видов, которые можно идентифицировать только молекулярно-генетическими методами [119,157,208]. Разграничение криптического разнообразия является сложной задачей и влияет на эволюционную биологию, биогеографию и природоохранную биологию [117], поэтому адекватное таксономическое знание, основанное на эволюционной истории группы, является ключом к её сохранению [243]. Тем не менее до сих пор криптические виды после их обнаружения, редко получают таксономическую атрибутику, название и полное описание. Описать криптический вид значительно труднее, чем описать морфологически выраженный вид, но возможно практика внесения молекулярно-генетических признаков вида может решить эту проблему. Кроме того, новая перспектива к пониманию проблемы основных биологических видов должна заключаться не только в том, чтобы придерживаться предполагаемого загадочного понятия, но и в развитии методов, которые должны следовать идеи «от загадочных видов к очевидным» с быстрым прогрессом различных молекулярных анализов и способствовать морфологической дифференциации [140,226,244] для выявления огромного скрытого многоуровневого биологического разнообразия.

### **2.2.3. Биоразнообразие**

Разнообразие жизни – один из самых поразительных аспектов нашей планеты; поэтому знание того, сколько видов населяет Землю, является одним из фундаментальных вопросов науки [176].

Словосочетание «биологическое разнообразие» впервые применил Г. Бэйтс в 1892 г. [9]. До середины XX века проблемой разнообразия интересовались, в основном, систематики. Широко использоваться в научном сообществе термин «биоразнообразие» стал после издания одноимённой книги Э. Уилсона [241], где биолог впервые отметил, что биоразнообразие

охватывает разнообразие форм жизни, встречающихся на всех уровнях биологической организации, от генов до видов и экосистем.

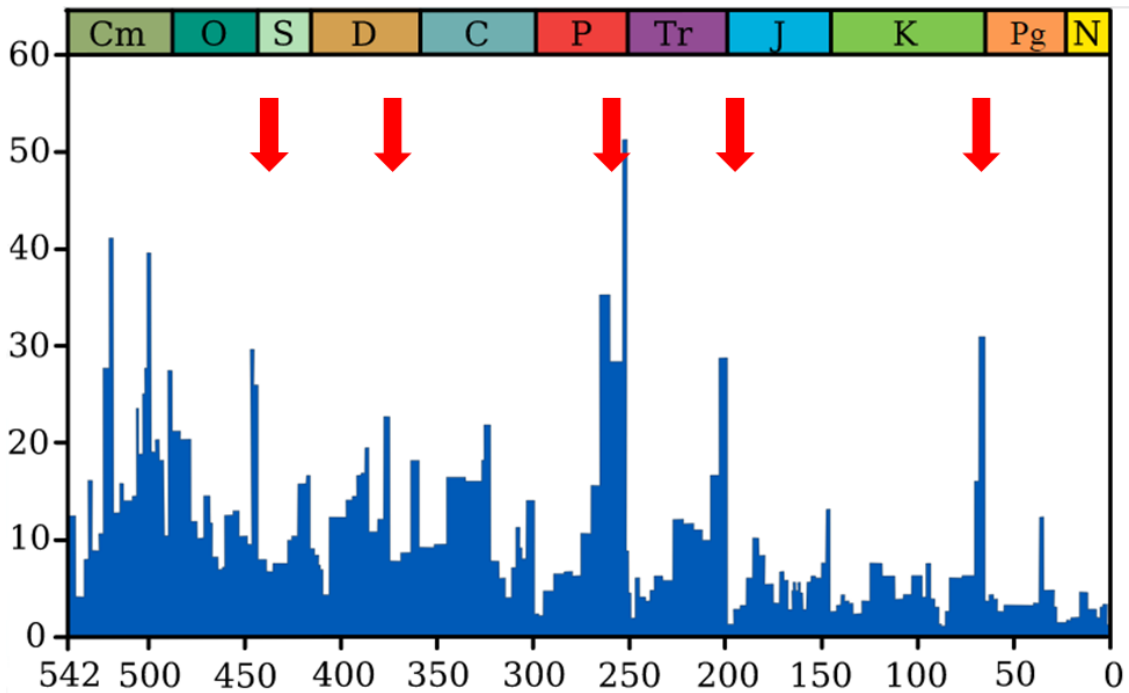
Поскольку видовой уровень разнообразия рассматривается как центральный, а вид является единицей учёта биоразнообразия, термин «биоразнообразие» стал использоваться как синоним терминов «видовое разнообразие» и «видового богатства» для оценки общего числа видов в разных таксономических группах на определённой территории и их количественных взаимоотношений [227] и практически вытеснил эти термины из обихода. Преимущество термина «биоразнообразие» состоит в том, что он объединил воедино представление о ранее выявленных типах естественного разнообразия: *таксономическое, экологическое, морфологическое и функциональное* [80,88,210,224].

Разнообразие территориально распределённых экологических сообществ качественно отличается от точечного разнообразия в отдельных местообитаниях, поскольку представляет коллективный отклик видов на различные условия окружающей среды. Для того чтобы не путать разнообразие внутри одного места обитания или региона, который содержит несколько местообитаний, Р. Уиттекер [239] выделил *инвентаризационное разнообразие*, которое включает в себя четыре уровня: видовой ( $\alpha$ -разнообразие); *ценотический* ( $\beta$ -разнообразие); *ландшафтный* ( $\gamma$ -разнообразие); *региональный* ( $\epsilon$ -разнообразие).

Позднее в дополнение к инвентаризационному было введено понятие *дифференцирующего разнообразия* в качестве оценки разнообразия между экосистемами с точки зрения их видового состава и обилия видов вдоль градиента среды, включающего три уровня [44]: *внутреннее  $\beta$ -разнообразие* местообитаний;  $\Delta$ -разнообразие между географическими территориями;  $\omega$ -разнообразие как разнообразие биомов на территории  $\epsilon$ -пространства.

Исследование биологического разнообразия и решение проблемы сохранения биоразнообразия являются глобальными экологическими проблемами. В последние 500 млн лет зарегистрировано пять периодов

массовых вымираний [199]. Катастрофическая утрата видов происходила в конце ордовикского (450 млн лет), девонского (370 млн лет), пермского (252 млн лет), триасового (200 млн лет) и мелового (65 млн лет) периодов (рис. 9). «Великое вымирание» около 250 млн лет назад, уничтожило 90% существовавшего тогда биоразнообразия [78]. Все экологические связи были разрушены и впоследствии выстраивались заново.



**Рисунок 9** – Историческая интенсивность вымирания морских родов по литературным данным [199, 206]. Пять периодов массовых вымираний выделены красными стрелками.

Некоторые учёные полагают, что Земля в настоящее время переживает очередное массовое вымирание видов и его основная причина – антропогенное воздействие [90]. Из-за экстенсивной деятельности человека по всему миру деградируют природные экосистемы на 75% суши, 40% мирового океана, 50% пресных вод. В настоящее время под угрозой исчезновения находятся 25% всех видов животных и растений. Вымирание угрожает более 40% видов амфибий, более 30% видов морских млекопитающих и рыб [64].

Признание непреходящей ценности биологического разнообразия и его значение для эволюции и сохранения биосферы привело к тому, что в 1992 г. в Рио-де-Жанейро (Бразилия) на саммите Генеральной Ассамблеи ООН по

проблемам Земли была принята «Международная конвенция о биоразнообразии» [228], согласно которой биологическое разнообразие было определено, как «вариабельность живых организмов из всех источников, включая, среди прочего, наземные, морские и иные водные экосистемы и экологические комплексы, частью которых они являются; это понятие включает в себя разнообразие в рамках вида, между видами и разнообразие экосистем» [228]. Активная реализация идей этой Конвенции в России началась после её ратификации Государственной Думой в 1995 году. Именно с принятием 222 странами (исключение США) этой Конвенции проблемы, связанные с глобальным потеплением климата и сохранением биоразнообразия на Земле, получили общемировое политическое признание.

В ходе последующего Всемирного саммита по устойчивому развитию в 2002 г. (Йоханнесбург, Южная Африка) мировое сообщество взяло обязательство по значительному снижению нынешних темпов утраты биоразнообразия на глобальном, региональном и местном уровнях. Рекомендованные мероприятия, направленные на сохранение разнообразия, включают в себя сохранение, поддержание рационального природопользования и улучшения компонентов биологического разнообразия. Кроме того, детальные исследования и мониторинг природных сред должны включать минимальный набор показателей таких, как сведения о таксономических, функциональных и структурных компонентах биоразнообразия [168], в том числе комплексную оценку функциональных и филогенетических измерений биологического разнообразия [179]. Показатель филогенетического разнообразия крайне важен, поскольку он может быть связан с такими процессами как вымирание, биологическая инвазия и функционирование экосистем [98,216].

#### **2.2.4. Филогенетическое разнообразие**

В классическом понимании биоразнообразия измеряется богатством видов или таксонов других рангов, а подавляющее большинство

классификаций производится путём разделения групп с использованием воспринимаемых экспертом морфологических различий. Показатели биоразнообразия, как географические, так и таксономические, почти всегда даются путём указания количества включённых таксонов. В последнее время всё больше убедительных аргументов приводится в пользу использования филогенетического разнообразия (ФР) в качестве ключевой метрики [86-88,96,114,154,175,179,189,212,216,227]. Основное преимущество применения филогенетического критерия состоит в том, что он обеспечивает количественную основу для оценки биоразнообразия на различных таксономических уровнях и пространственных масштабах [212]. «Филогенетическое разнообразие» («ФР») стало широко известным термином, описывающим фундаментальный аспект биоразнообразия, основанный на филогении. Использование филогении как метода количественной оценки видового разнообразия становится всё более распространённым в экологии [227] и расширяет наше понимание биологического разнообразия. Именно поэтому концепция ФР была внедрена в планирование охраны природы, благодаря таким программам, как «EDGE of Existence» (2007), ориентированной на эволюционно отличные виды [212]. Точно так же проект Всемирного фонда дикой природы «Global 200» включил необычные эволюционные явления в свои критерии выбора целевых экорегионов [185].

Количественная оценка разнообразия признаков является одним из основных аргументов в пользу ФР и представляет его как меру ценности выбора – ценности живого разнообразия в сохранении открытых вариантов [212], ещё раз обращая внимание на часто игнорируемые доводы в пользу ценности биотического разнообразия для общества. Эти доводы, в основном, глобального значения вариантов дополняются «страховой» стоимостью ФР в масштабе локальной экосистемы и связаны с заботой о будущих поколениях и их непредсказуемых потребностях в биологических ресурсах.

Показатели ФР, использованные в многочисленных работах по экологии микроорганизмов, доказали зависимость устойчивости микробных сообществ от целого ряда аспектов биотического разнообразия. Известно, что ФР кишечной микробиоты новорождённых увеличивается по мере роста и развития и, в конечном итоге, приводит к сложному и относительно стабильному сообществу микроорганизмов в возрасте 2-3 лет [246]. В настоящее время стало известно, что растущее число заболеваний человека связано со снижением микробного ФР. Изучение различных заболеваний предполагает, что страховая ценность и устойчивость связаны с ФР микроорганизмов [165].

«Макробиальная» экология оказалась менее успешной в интеграции ФР в целостный подход. Здесь ФР, как мера «биоразнообразия», смешивается со множеством индексов разнообразия [188], основанных на филогенезе, описывающих различные экологические факторы. Развитие филогенетических подходов привело к увеличению числа показателей ФР. Избыточность метрик в измерении ФР может сделать выбор среди них несколько произвольным [227]. Использование многих показателей в субдисциплинах затрудняет потенциальный метаанализ, синтез и обобщение существующих результатов. Часть проблемы заключается в том, что экология, даже на уровне видов, остаётся неуверенной в своём определении «биоразнообразия» [212]. Более тесная интеграция между различными областями применения ФР могла бы сделать его основным показателем биоразнообразия, с общим набором инструментов, обеспечивающим ряд расчётов, связанных с ФР [175]. Переход к использованию ФР в качестве основного дескриптора биоразнообразия будет способствовать важному концептуальному сдвигу в исследованиях биоразнообразия как количественной науки.

### 2.2.5. Современные методы делимитации таксонов

Оценка эволюционных взаимоотношений видов в форме филогенеза представляет собой наиболее общий метод количественной оценки разнообразия видов, а метрики ФР количественно определяют разницу. Проблема состоит в том, что величина этих различий чрезвычайно варьирует в зависимости от набора рассматриваемых видов и сильно зависит от выбора измеряемых признаков. Современные филогении основаны на данных о последовательностях ДНК, которые можно получить для всех организмов на древе жизни. Филогенетическое расстояние между двумя видами – это оценка количества времени, прошедшего с момента появления самого последнего общего предка обоих видов, т.е. времени, в течение которого каждый из них эволюционировал независимо от другого. В то время как отдельные признаки могут демонстрировать «конвергенцию», филогенетическая дистанция представляет собой показатель величины фенотипических различий (по большому количеству признаков), ожидаемых между любыми двумя видами [89].

Для быстрого и эффективного анализа биоразнообразия сообществ требуются методики, универсальные для всех организмов без углублённого изучения морфологии видов. Это позволяет сократить время, необходимое для анализа, расширяет его возможности, часто ограниченные сохранением морфологии образца, и делает изучение биоразнообразия более доступным для неспециалистов. До недавних пор единственным методом, применявшимся в спорных ситуациях при классификации образцов, являлась молекулярная филогения.

**Молекулярная филогения.** Задачей филогенетического анализа является реконструкция эволюционной истории – родственных связей организмов – и датирование моментов дивергенции в ходе эволюции. В филогенетических исследованиях эволюционные отношения между различными организмами представляют в виде филогенетического древа, в котором узлы представляют события дивергенции от последнего общего

предка, длины ветвей говорят о времени до этого события или доле различий между предковыми и потомковыми формами, а корень дерева является общим предком для всего набора последовательностей. Для определения положения корня дерева и направления эволюции используют внешнюю группу (outgroup) – одну или несколько последовательностей, дивергировавших заведомо раньше от анализируемых последовательностей. Для построения и визуализации филогенетических деревьев используются как дистантные методы (UPGMA, NJ), так и методы анализа дискретных признаков (MP, ML, BI). Однако сам по себе филогенетический анализ не даёт однозначных данных о границах таксономических клад, поскольку недостаточно стандартизирован и требует подкрепления морфологическими данными.

*ДНК-штрихкодирование* (ДНК-ШК) является стандартизированной техникой молекулярной идентификации с помощью короткого маркерного фрагмента ДНК из определённого участка генома (ДНК штрих-код) [127]. Перед ДНК-ШК стоят две основные цели: определить положение неизвестных образцов в существующей систематике и ускорить открытие новых видов, развив при этом методы идентификации, особенно в случаях трудноразличимой морфологии [128]. В отличие от молекулярной филогении, изначальная цель ДНК-ШК не включает построение филогенетических связей между организмами.

Принцип действия ДНК-ШК прост: ДНК штрих-код неизвестного организма аннотируется по справочной библиотеке последовательностей и по совпадениям делается вывод о его таксономической принадлежности (рис. 10). Сегодня в международной базе данных имеется информация о 11 692 тыс. ДНК-ШК, принадлежащих 808 тыс. видов, включая 243 тыс. видов животных и 71 тыс. видов растений [65].

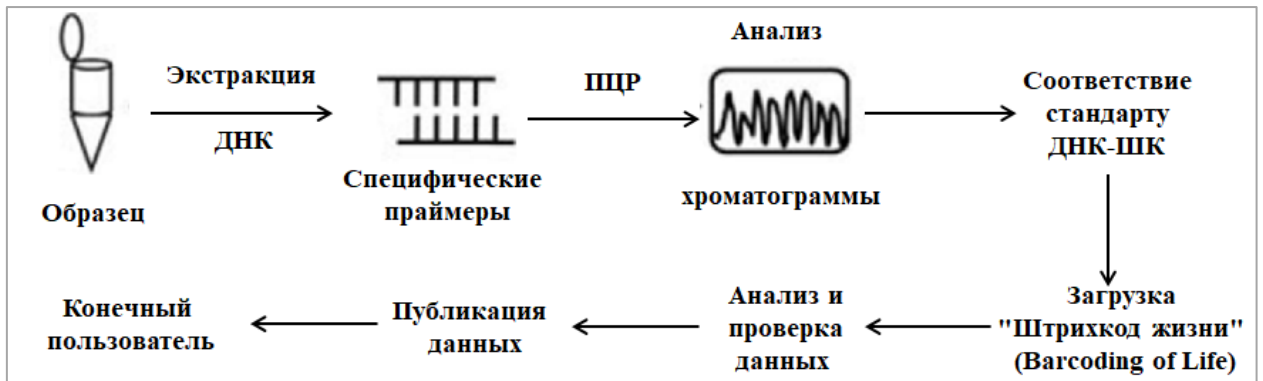


Рисунок 10 – Общая схема процесса ДНК-штрихкодирования [196].

Универсальным ДНК-ШК для всех Metazoa признан фрагмент гена цитохромоксидазы-1 длиной 648 п.н. (регион 58-705 5'-конца) [126]. Этот выбор основывается на постулате, что каждый вид, скорее всего, будет иметь уникальный ДНК-ШК, и что его генетическая вариабельность между видами превосходит вариабельность внутри вида [126,129], то есть имеется так называемый штрих-кодовый разрыв.

В большинстве исследований закономерности, наблюдаемые между различными типами генетических маркеров, обычно совпадают (при условии тщательной выборки образцов). Это утверждение верно как для сравнения между видами, так и для филогеографической структуры, которая возникает внутри вида – участки с глубокими расщеплениями между кладами *cox1* (мтДНК), имеют соответствующие различия при использовании маркеров ядерного генома [247]. Это наблюдение является одной из причин успеха проекта «Штрихкодирование жизни» (Barcoding of Life).

Несмотря на явные преимущества метода ДНК-ШК, стоит отметить некоторые проблемы, которые важно учитывать на стадии формирования библиотек, в противном случае, базы данных никогда не будут универсально релевантны [225].

Ложноположительные ошибки ДНК-ШК появляются в тех случаях, когда разные популяции одного вида имеют чёткие генетические различия. Такое возможно, если имеются барьеры для потока генов [10]. Зачастую это свидетельствует в пользу существования криптических видов. Кроме того,

митохондриальное наследование может быть нарушено инфекцией симбионта. Примерами являются межвидовые переносы митохондриальной ДНК за счёт вертикально передаваемых бактерий рода *Wolbachia* [205], или межцарственный горизонтальный перенос митохондриальных генов, выявленный между губками и их грибными симбионтами [207].

Ложноотрицательный результат возможен, если между чётко различимыми биологическими видами выявляется недостаточная дифференциация по этому маркеру. Причиной может быть реальная эволюционная молодость таксонов [129] или митохондриальная интрогрессия [225], приводящая к тому, что достоверно разные виды имеют идентичные митохондриальные геномы. Эмпирически показано, что митохондриальная интрогрессия, несмотря на то, что выглядит экзотическим явлением, широко распространена в природе [167]. Эволюционно молодые виды могут гибридизировать между собой с образованием видовых комплексов или супервидов. В этом случае разрешение метода ДНК-ШК позволяет определить только границы таких комплексов.

Кроме того, у многих эукариот имеются ядерные копии *cox1* (NUMTs) [204], несмотря на это NUMTs легко вычисляются биоинформатически вследствие определённой кодонной структуры несинонимичных мутаций, преждевременных стоп-кодонов и инсерционно-делеционных мутаций [218]. Ограничения, связанные с использованием *cox1* для некоторых таксонов приводят к необходимости создания мультилокусной системы штрихкодирования там, где это оправдано [126].

**Современный биоинформационный подход** предполагает автоматизированный поиск пороговых значений и штрих-кодовых разрывов для упрощения и стандартизации таксономических исследований. XXI век ознаменовался разработкой множества методов молекулярной делимитации видов, основанных на разных биологически значимых подходах, которые включают в себя: статистический расчёт кластеризации организмов по генетическим дистанциям (MOTU-define.pl, DOTUR, ESPRIT-Tree, ABGD,

CLOTU, jMOTU, UPARSE, RESI, ASAP); популяционно-генетический анализ (PAA, SPN, STRUCTURE, PARTITION, BAPS, SpedeSTEM, Guillot Unifying Model); коалесцентную теорию (CHA, Brownie, GMYC, BPP, PTP, BFD); а также специально разработанные программы для анализа мультилокусных данных (Knowels-Carstens, DISSECCT, Tr2, STACEY) и др. Все вышеуказанные методы позволяют сгруппировать исследуемые образцы в оперативные таксономические единицы (OTE), являющиеся предполагаемыми видами. В сочетании с традиционной морфологической идентификацией данные методы помогают подтвердить или опровергнуть независимый таксономический статус исследуемых образцов.

Несмотря на всё многообразие подходов к делимитации видов, в большинстве современных исследований получила распространение лишь малая их часть. На сегодняшний день самыми востребованными из них являются GMYC [191], PTP [245] и ASAP [195].

Для реализации алгоритма GMYC [206] требуется ультраметрическое филогенетическое дерево. Метод опирается на предположение о монофилии вида и исключает горизонтальный перенос генов. Используя готовую филогенетическую гипотезу, GMYC оценивает скорость событий ветвления для вывода о том, какая часть древа соответствует модели видообразования, а какая – модели коалесцента. Делимитация видов базируется на максимизации вероятности перехода между этими скоростями в абсолютном времени, обнаружив скачок в частоте событий ветвления (пороговое значение). Метод не учитывает различные скорости эволюции в разных филогенетических группах, что создаёт потенциал для ошибок при анализе больших наборов данных, где сравниваются образцы отдалённых таксонов.

PTP [245] так же требует на входе готовое филогенетическое дерево. Метод оценивает скорость ветвления, но не для всего древа, а относительно каждого узла. Изначальный алгоритм bPTP [245] представляет собой байесовскую реализацию модели PTP. В нём используется отбор образцов с применением марковских цепей для получения апостериорных вероятностей

для разграничения видов. В результате это увеличивает точность образования ОТЕ. Тем не менее bPTR не учитывает дивергентные внутривидовые вариации, что было исправлено в другой модификации метода – mPTR [139].

ASAP [194] представляет другую категорию методов, осуществляющих делимитацию набора видов *de novo*, поскольку для них не требуется изначальной гипотезы. В основе метода лежит иерархический алгоритм. Иерархия выражается в постепенной группировке последовательностей в группы, этих групп в следующие, и так далее, пока не будет образована общая для всех последовательностей группа. Полученная группировка последовательностей оценивается на правдоподобность и выводится оценка для этой группировки (asap-score).

При анализе эмпирических данных стоит учитывать, что ввиду большого набора параметров, потенциально важных для определения вида, в каждый из методов заложен ряд упрощающих предположений, и для получения наиболее объективной картины рекомендуется использовать несколько методов, основанных на разных подходах.

## ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

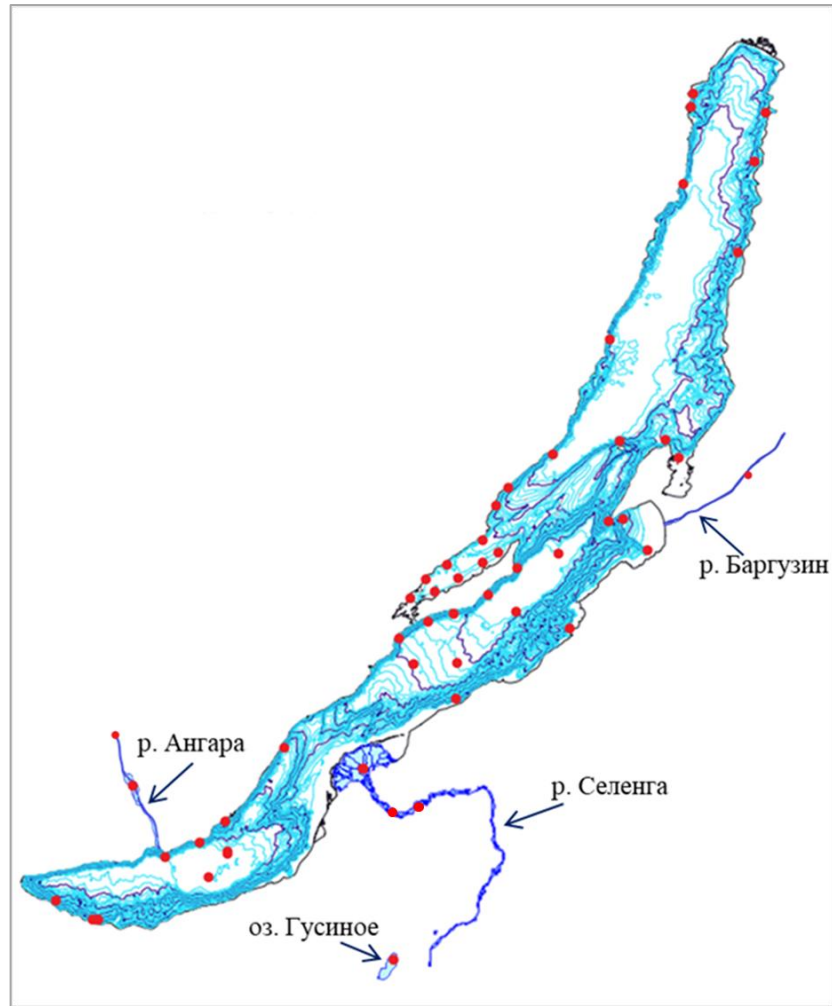
### 3.1. Сбор материала

В работе использовали коллекционный материал, собранный в период 1996-2022 гг. Рыбьи пиявки были отобраны в количестве 2502 экз. в различных водоёмах и водотоках Восточной Сибири (Приложение 2: табл. 3). Образцы пиявок собраны по всему оз. Байкал (рис. 11): Северный Байкал (м. Слюдянский, Онокочанская губа, Богучанская губа, Дагарская губа); Средний Байкал (в районе Ушканьих островов, Чивыркуйский залив, Баргузинский залив, Селенгинское мелководье, Посольский сор, Горевой Утёс); Южный Байкал (бухты Песчаная, Листвяничная, Варначка, в районе населённых пунктов п. Б. Голоустное, п. Выдрино и г. Слюдянка, побережье вдоль Кругобайкальской железной дороги). Наиболее подробно были обследованы пролив Малое Море и Чивыркуйский залив.

За пределами Байкала сборы пиявок проведены в бассейне Ангары (р. Ангара, Иркутское и Братское водохранилища, р. Иркут); в бассейне Селенги (р. Селенга, оз. Гусиное, оз. Хубсугул), в бассейне Баргузина (р. Баргузин, р. Ина) (рис. 11).

Дополнительный материал получен из европейской части России (Ростовская область: р. Дон, р. Темерник, Северное водохранилище; Республика Коми: р. Печора, оз. Головка); Восточного Казахстана (р. Иртыш, Бухтарминское водохранилище) и морей, омывающих берега Антарктиды (Приложение 2: табл. 3).

Сбор материала осуществляли от уреза воды до максимальных глубин водоёма с помощью гидробиологического оборудования (трал, драга, скребок, рыболовные сети), а также вручную с грунта и различных подводных объектов у берега (водная растительность, камни, коряги, полиэтилен и др.). В 2009-2010 гг. были использованы возможности глубоководных обитаемых аппаратов «Мир-1» и «Мир-2».



**Рисунок 11** – Карта-схема отбора проб рыбных пиявок в Байкале и Прибайкалье. Красным отмечены основные географические точки, где производился сбор материала.

В местах отбора проб проводили фотосъёмку биотопов, описание основных характеристик грунта, состав бентоса, водной и прибрежной растительности, оценивали степень загрязнённости твёрдыми бытовыми отходами.

В полевых условиях производили фотодокументацию прижизненной окраски и внешней морфологии пиявок и их хозяев. Для этого использовали фотокамеру Nikon D700, оснащённую макрообъективом.

Весь биологический материал был зафиксирован 80% раствором этанола. Коллекция находится в лаборатории аналитической и биоорганической химии ЛИН СО РАН, Иркутск, Россия и хранится при температуре  $-18-20^{\circ}\text{C}$ .

### 3.2. Камеральная обработка и морфологический анализ

Учёт количества образцов, описание их морфометрических характеристик и морфологических особенностей проводили в лабораторных условиях согласно общепринятым методикам [34].

Для морфологического анализа использовали стереомикроскоп WILD M4C-61, бинокулярный микроскоп Axiostar плюс (Carl Zeiss MicroImaging GMB) и растровый электронный микроскоп Quanta 200 (FEI Company). При помощи штангенциркуля определяли биометрические показатели (размеры тела, и его отдельных частей). Видовую принадлежность пиявок и их хозяев (амфипод и рыб) определяли согласно существующим таксономическими ключам [21,31,42,56,181,211] и отдельным описаниям видов [46] в соответствии с современной классификацией соответствующей группы.

### 3.3. Молекулярная делимитация видов

#### 3.3.1. Выделение и секвенирование ДНК

Геномную ДНК экстрагировали цетавлоном, следуя слегка модифицированной общепринятой методике [108] либо с помощью ионообменных колонок (DiaGene) согласно инструкции производителя. Экстракцию ДНК паразита проводили из мышечной ткани каудальных присосок размером около 0,5 мм<sup>3</sup> для исключения контаминации генетическим материалом хозяина.

#### 3.3.2. Амплификация маркерных фрагментов генома

Фрагменты митохондриального (*cox1* и *12S* рРНК) и ядерного (*18S* рРНК и *28S* рРНК) геномов были выбраны в качестве генетических маркеров для филогенетического анализа.

Для определения границ видов использовали фолмеровский фрагмент митохондриального гена первой субъединицы цитохром *C* оксидазы (*cox1*).

Амплификацию гена *cox1* проводили с использованием праймеров, универсальных для большинства беспозвоночных [116] и набора реактивов, самостоятельно приготовленных на основе taq-полимеразы фирмы «Литех» (Москва). Профиль ПЦР: предварительная денатурация при 94°C в течении 1 мин.; 30 циклов, включающих денатурацию (30 сек. при 94°C), отжиг праймеров (1 мин. при 43°C) и достройку (1 мин. при 72°C); финальная достройка комплементарной цепи при 72 °C в течении 7 мин. Амплификацию *12S*, *18S* и *28S* проводили аналогично, за исключением используемых праймеров, температуры их отжига и времени финальной достройки. ПЦР проводили в термоциклере «БИС М-120» (ООО "БИС-Н", Новосибирск).

Детекция ампликонов проводили с помощью элетрофореза в 1% агарозе в Трис-ЭДТА-боратном буфере (ТВЕ). Для очистки ПЦР-продукта использовали гель-электрофорез в Трис-ацетатном буфере (ТАЕ). Для элюции искомого фрагмента ДНК использовали метод высокоскоростного центрифугирования.

Секвенирование ПЦР-продуктов проводили в ЦКП «Геномика» (Новосибирск) и НПФ «Синтол» (Москва).

### 3.3.3. Биоинформационный анализ

Редактирование автоматически прочитанных нуклеотидных последовательностей осуществляли в программе BioEdit [122].

Для подбора группы сравнения использовали поиск базового локального сходства BLAST (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov>) для каждого маркерного фрагмента. На основе результатов поиска сформировали консенсусную базу нуклеотидных последовательностей, выгруженных из международной базы генетических данных GenBank.

Выравнивание наборов последовательностей проводили с помощью ClustalW [162].

Реконструкцию эволюционной истории выполняли на основе каскадно сцепленных маркерных фрагментов генома (*cox1*, *12S*, *18S*, *28S*)

с использованием байесовского метода, реализованного в пакете BEAST v.1.8.4. [81], и эволюционных моделей предложенных программой jModelTest 2 [96]. Альтернативный филогенетический анализ на основе *cox1* проводили методом NJ (neighbor-joining) из пакета MEGA11 [222].

Делимитацию видов на основе молекулярных данных проводили на основе нуклеотидных последовательностей *cox1* как стандартного фрагмента генома, применяемого для ДНК-штрихкодирования многоклеточных животных [127] с использованием разных биоинформационных подходов: стандартизированная техника ДНК-штрихкодирования [127-129], общий смешанный коалесцентный метод Йоля (GMYC) [191] и сборка видов посредством автоматического разделения (ASAP) [195].

### **3.4. Паразитологический анализ**

Анализ выполняли на основе методики паразитологического осмотра рыб, разработанной Ю. Барской [8]. Для оценки заболеваемости рыб и амфипод писциколёзом и бделлёзом применяли общепринятые паразитологические показатели, такие как экстенсивность инвазии (ЭИ), интенсивность инвазии (ИИ), индекс обилия (ИО) эктопаразитов, которые оценивали с помощью программы QR 3.0 [201].

## ГЛАВА 4. ВИДОВОЙ СОСТАВ И МОЛЕКУЛЯРНАЯ ПАСПОРТИЗАЦИЯ ФАУНЫ РЫБЬИХ ПИЯВОК БАЙКАЛЬСКОГО РЕГИОНА

### 4.1. Морфологическое разнообразие фауны

Морфологическому анализу подверглись 2502 экз. рыбьих пиявок Байкальского региона и 129 экз. из других регионов, включая 3 экз. из прибрежных вод Антарктиды.

В результате анализа пиявки были отнесены к четырём родам: *Baicalobdella* – 1193 экз.; *Codonobdella* – 1129 экз.; *Piscicola* – 138 экз. и *Cystobranchnus* – 3 экз. Морфологическая идентификация пиявок (39 экз.), паразитирующих на лососевых рыбах в реках Ангара, Баргузин и Селенга, оказалась затруднена.

Дополнительно проведён сравнительный морфологический анализ 24 экз. рыбьих пиявок рода *Piscicola* из европейской части Палеарктики и Восточного Казахстана (Приложение 2: табл. 3).

Точное таксономическое положение, основные морфологические характеристики и экологические особенности видов приведены ниже.

Тип: ANNELIDA Lamarck, 1809

Класс: CLITELLATA Michaelsen, 1919

Подкласс: HIRUDINEA Lamarck, 1818

Отряд: RHYNCHOBDELLIDA Blanchard, 1894

Семейство: PISCICOLIDAE Johnston, 1865

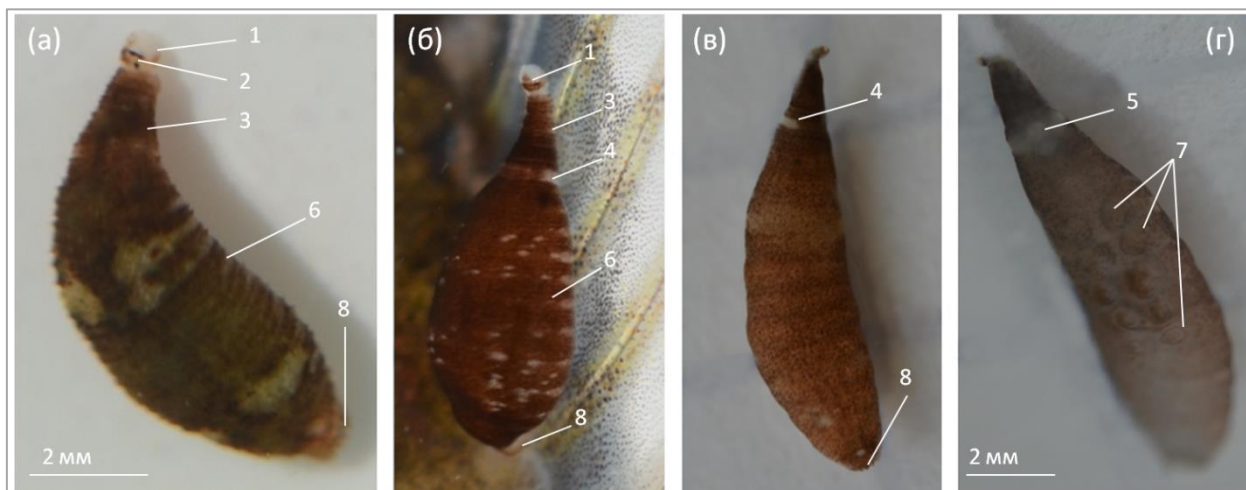
Подсемейство: PISCICOLINAE Johnston, 1865

Род: *Baicalobdella* Dogel et Bogolepova, 1957

Вид: *Baicalobdella cottidarum* Dogiel, 1957 (рис. 12)

**Форма и размеры тела.** Пиявки мелкие, тело в состоянии покоя короткое, от 5 до 12 мм (в массе встречаются особи не более 8 мм) в длину и около 3-4 мм в ширину. Присоски хорошо развиты. Диаметр передней присоски уже прилегающего к ней участка трахелосомы. Задняя присоска

блюдцевидная, её размер меньше прилегающего участка уросомы. Тело в состоянии покоя имеет укороченную трахелосому, слабо отграниченную от уросомы. На спинной стороне имеются многочисленные мелкие сосочки [56].



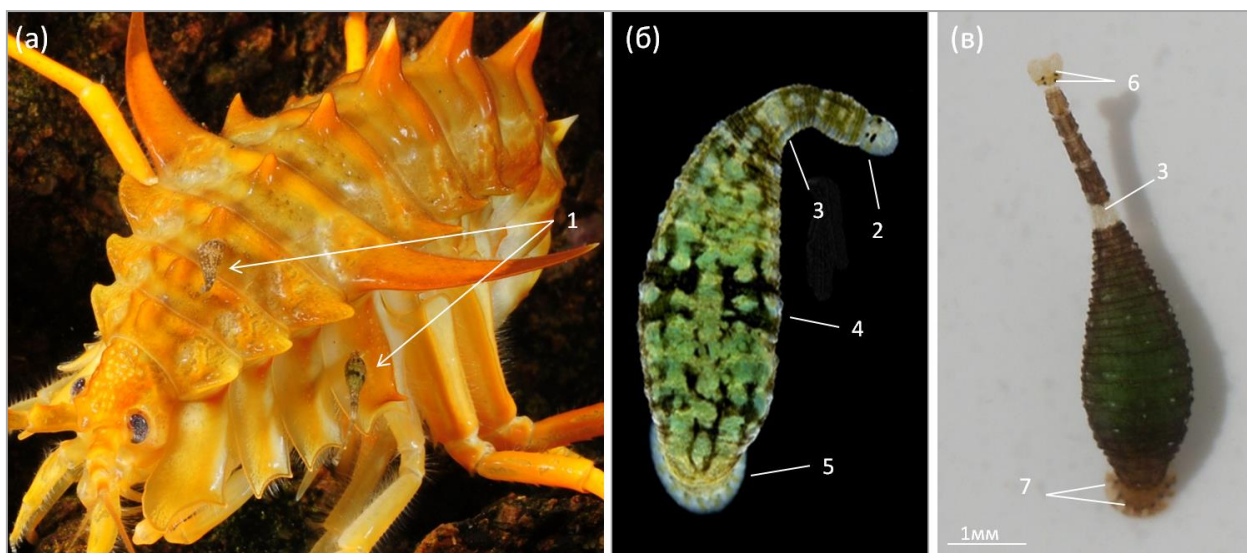
**Рисунок 12** – Пиявки *Baicalobdella cottidarum*: (а, б, в) вариабельность дорзальной пигментации; (б) пиявка на спинном плавнике желтокрылки; (г) вид с вентральной стороны. Числовые обозначения: 1 – передняя присоска, 2 – глаза, 3 – трахелосома, 4 – пояска, 5 – копулятивная область, 6 – уросома, 7 – семенники, 8 – задняя присоска.

**Глаза** крупные, две пары. Верхняя пара глаз имеет серповидную форму, нижняя пара – прямую, палочковидную [14].

**Окраска** тела зависит от количества пигмента, который может варьировать от буро-зелёного до тёмно-коричневого цвета. Пигментация на уросоме может образовывать пятна и узоры разной формы. Пояска белый, в виде полукольца, не замкнутого на спинной поверхности, что является отличительным признаком от сестринского вида *B. torquata* (рис. 12 и 13).

Вид: *Baicalobdella torquata* (Grube, 1871) (рис. 13)

**Форма и размеры тела.** Пиявки относительно малой величины. Длина тела от 2 до 14 мм, при наибольшей ширине 3 мм. Тело в состоянии покоя имеет выраженное разделение на две части: трахелосому и уросому. Уросома по ширине значительно превосходит трахелосому. Диаметр передней присоски равен наибольшей ширине трахелосомы. Задняя присоска крупная, прикреплена к уросоме эксцентрично, её диаметр сравним с шириной уросомы. Поверхность тела гладкая [56].



**Рисунок 13** – Внешняя морфология вида *Baicalobdella torquata*: (а) две особи на хозяине *Acanthogammarus lappaceus* (Tachteev, 2000); (б) особь *B. torquata* с мраморным рисунком на дорзальной стороне; (в) особь *B. torquata* без рисунка на дорзальной стороне. Числовые обозначения: 1 – пиявки *B. torquata*, 2 – передняя присоска, 3 – пояска, 4 – уросома, 5 – задняя присоска, 6 – глаза, 7 – глазоподобные пятна.

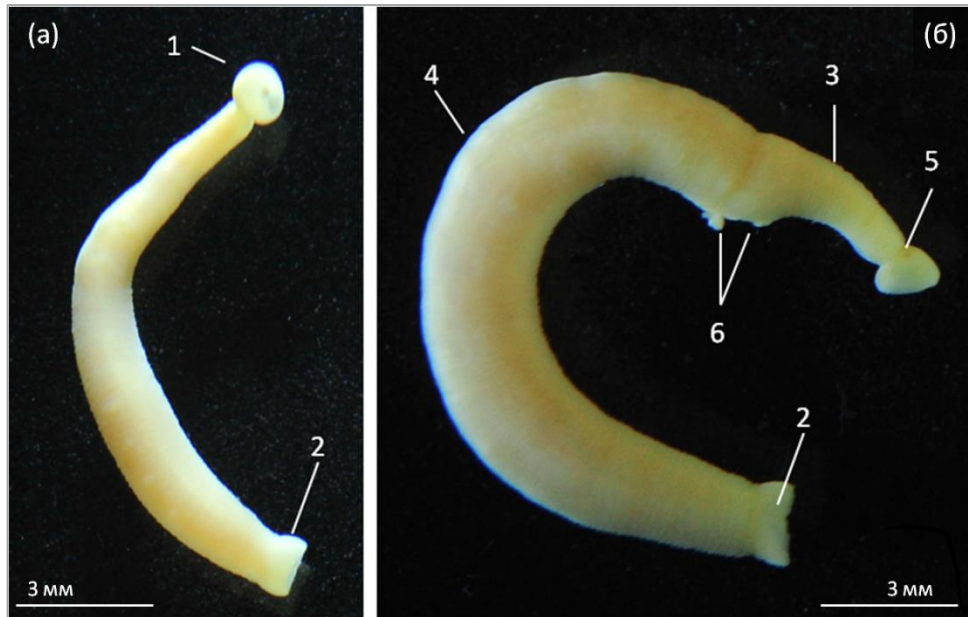
**Глаза** крупные, две пары. Первая пара глаз палочковидной формы, вторая – точковидной (рис. 13б и в).

**Окраска** тела живых пиявок варьирует от светло-зелёного до буро-зелёного. У некоторых особей имеется пигментация в виде мраморного рисунка. Окраска тела подвержена большой изменчивости в зависимости от стадии развития особей. В период размножения сперматофор, просвечивая сквозь покровные ткани, изменяет цвет пиявки. У фиксированных образцов окраска тела приобретает коричневый оттенок. Ключевой морфологический признак – пояска в виде полного белого кольца в отличие от пояска в виде полукольца у *B. cottidarum* (рис. 12б и 13в).

Род: *Codonobdella* Grube, 1873

Вид: *Codonobdella truncata* (Grube, 1873)

**Форма и размеры тела.** Пиявка средней величины. Длина тела от 10 до 25 мм при наибольшей ширине 3,5 мм. Тело цилиндрическое, передняя часть узкая, постепенно расширяется кзади [21]. Граница между трахелосомой и уросомой выражена нерезко [56]. Поверхность тела гладкая (рис. 14).



**Рисунок 14** – Фиксированные особи абиссального вида *Codonobdella truncata*: (а) неполовозрелая особь, (б) половозрелая особь. Числовые обозначения: 1 – передняя присоска; 2 – задняя присоска; 3 – трахелосома; 4 – уросома; 5 – глаза; 6 – половые отверстия.

Передняя присоска относительно больших размеров, глубокая, чашевидная, толстостенная, резко отграничена от трахелосомы [56]. Задняя присоска не резко отграничена от уросомы, их диаметр сопоставим.

**Глаза** мелкие, бледные, две пары, расположены на передней присоске (рис. 14б), во многих образцах глаза редуцированы. На задней присоске имеется ряд глазоподобных пятен.

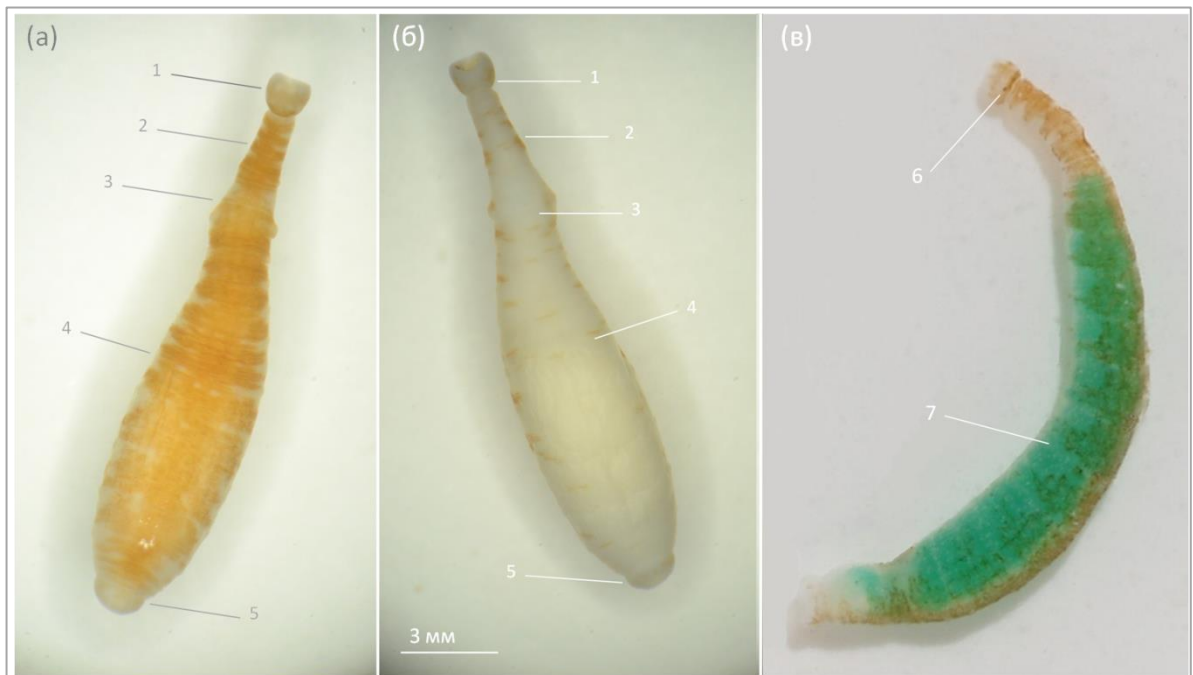
**Окраска тела.** На дорзальной стороне тела пиявок имеются пигментные клетки, придающие тёмно-оранжевую окраску. С брюшной стороны тело белое, без пигмента. На боковых сторонах тела расположены поперечные белые полосы. У фиксированных образцов пигментация исчезает.

**Вид:** *Codonobdella rufulus* sp. nov. (рис. 15)

**Голотип.** Россия, оз. Байкал, Баргузинский залив, 300 м, leg. И. А. Кайгородова (02-VIII-2012).

**Паратипы.** Россия, оз. Байкал, 619 экз. (Приложение 2: табл. 3): Чивыркуйский залив, 53 экз. сняты с амфипод *Propachygammarus maximus* (Garjajew, 1901), *Acanthogammarus grewingkii* (Dybowsky, 1874), leg. И. А. Кайгородова (04-VIII-2012.); пролив Малом Море, 129 экз. собраны

с водной растительности и с амфипод *A. flavus* (Garajew, 1901), *Parapallasea puzyllii* (Dybowsky, 1874), leg. И. А. Кайгородова (10-VIII-2012.); губа Ая, 30 экз. сняты с *A. grewingkii*, leg. И. А. Кайгородова (08-VIII-2012); губа Нюрганская, 45 экз. найдены в свободном состоянии, leg. И. А. Кайгородова (25-VIII-2012); Селенгинское мелководье, 82 экз. собраны с *A. grewingkii*, *A. reichertii* (Dybowsky, 1874), leg. Н. Н. Деникина (03-IX-2019); близ Ушканьих островов, 40 экз. собраны с амфипод *P. maximus*, leg. И. А. Кайгородова (03-VIII-2012); губа Богучанская, 120 экз. найдены в свободном состоянии, leg. И. А. Кайгородова (07-VIII-2012); бухта Кедровая, 27 экз. найдены в свободном состоянии, leg. И. А. Кайгородова (01-VIII-2012); Баргузинский залив, 45 экз. найдены в свободном состоянии, leg. И. А. Кайгородова (02-VIII-2012); у мыса Слюдянский, 48 экз. найдены в свободном состоянии, leg. И. А. Кайгородова (07-VIII-2012).



**Рисунок 15** – Внешняя морфология вида *Codonobdella rufulus* sp. nov.: (а) с дорзальной стороны; (б) с вентральной стороны; (в) вид сбоку особи со сперматофором. Числовые обозначения: 1 – передняя присоска; 2 – трахелосома; 3 – область пояска; 4 – уросома; 5 – задняя присоска; 6 – две пары глаз; 7 - просвечивающий сквозь стенки тела сперматофор.

**Этимология.** Видовое название отражает окраску тела.

**Форма и размеры тела.** Пиявка средней величины. Максимальный размер особей до 28 мм. Форма тела веретенообразная. Граница между

трахелосомой и уросомой выражена не резко. Поверхность тела гладкая (рис. 15).

Передняя присоска небольших размеров, глубокая, чашевидная, тонкостенная, её размер сопоставим с наибольшей шириной трахелосомы. Задняя присоска нерезко отграничена от уросомы, её диаметр значительно меньше  $\frac{1}{2}$  наибольшей ширины тела, отчего задний конец тела выглядит обрубленным.

**Глаза** небольшие, две пары, склонны к редукции (рис. 15в).

**Окраска тела** с дорзальной стороны желтоватого или оранжевого цвета (рис. 15а), с вентральной – белая, без пигментации (рис. 15б). Половозрелая особь в период размножения может приобретать бирюзовый цвет из-за просвечивающего сквозь стенки тела сперматофора (рис. 15в).

Вид: *Codonobdella tenebris* sp. nov. (рис. 16)

**Голотип.** Россия, оз. Байкал, Северный створ пролива Малое Море, 120-140 м, leg. Н. В. Сорокиной (22-V-2010).

**Паратипы.** Россия, оз. Байкал 497 экз. (Приложение 2: табл. 3): Чивыркуйский залив, 47 экз. сняты с амфипод *P. maximus* и *A. grewingkii*, leg. И. А. Кайгородова (04-VIII-2012.); пролив Малое Море, 100 экз. собраны с водной растительности и с *A. flavus* (Garjajew, 1901) и *P. puzyllii*, leg. И. А. Кайгородова (10-VIII-2012.); губа Ая, 65 экз. сняты с *A. grewingkii* leg. И. А. Кайгородова (08-VIII-2012); губа Нюрганская, 25 экз. собраны с грунта, leg. И. А. Кайгородова (25-VIII-2012); Селенгинское мелководье, 44 экз. сняты с *A. grewingkii* и *A. reichertii*, leg. И. А. Кайгородова (03-IX-2019); близ Ушканьих островов, 63 экз. сняты *P. maximus*, leg. И. А. Кайгородова (13-VIII-2012); губа Богучанская, 71 экз. собраны с грунта, leg. И. А. Кайгородова (07-VIII-12); бухта Кедровая, 34 экз. собраны с грунта, leg. И. А. Кайгородова (01-VIII-12); Баргузинский залив, 30 экз. собраны с грунта, leg. И. А. Кайгородова (02-VIII-2012); губа Слюдянская, 19 экз. сняты с *A. maculosus* Dorogostaisky, 1830, leg. И. А. Кайгородова (07-VIII-2012).

**Этимология.** Видовое название отражает окраску тела.



**Рисунок 16** – Внешняя морфология *Codonobdella tenebris* sp. nov.: (а) пиявка на рачке-хозяине; (б) характер пигментации живой особи (вид сверху); (в) вид пиявки с брюшной стороны. Числовые обозначения: 1 – передняя присоска, 2 – две пары глаз, 3 – трахелосома, 4 – пояска, 5 – уросома, 6 – задняя присоска, 7 – копулятивная область.

**Форма и размеры тела.** Пиявки средних размеров. Длина тела от 7 до 30 мм, наибольшая ширина до 3 мм. Форма тела схожа с сестринскими видами. Поверхность тела гладкая (рис. 16).

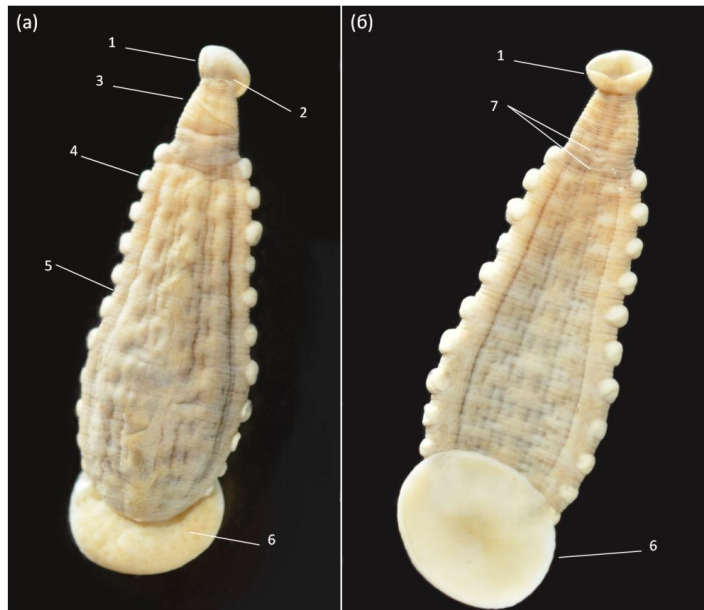
Передняя присоска чашевидная, тонкостенная, расположена эксцентрично, её размер сопоставим с наибольшей шириной трахелосомы (рис. 16а и б). Задняя присоска не резко отграничена от уросомы, её диаметр сопоставим с наибольшей шириной тела (рис. 16б и в).

**Глаза** яркие, хорошо выраженные, две пары (рис. 16б). Первая пара глаз представлена в виде тонких палочек, вторая – в форме точек.

**Окраска тела.** Представители этого морфотипа имеют на спинной стороне тела пигментацию тёмно-коричневого цвета, пигментация брюшной стороны значительно меньше выражена. На боках имеются сегментально расположенные пигментированные полосы, заходящие на брюшную сторону (рис. 16).

Род: *Cystobranchus* Deising, 1859

Вид: *Cystobranchus mammilatus* (Malm, 1863) (рис. 17)



**Рисунок 17** – Внешняя морфология *Cystobranchus mammilatus*: вид пиявки со спинной (а) и брюшной стороны (б). Числовые обозначения: 1 – передняя присоска, 2 – глаза, 3 – трахелосома, 4 – боковые пузыри, 5 – уросома, 6 – задняя присоска, 7 – половые отверстия.

**Форма и размеры тела.** Пиявки средней величины, длина тела до 35 мм при наибольшей ширине 6,5 мм [56]. Длина тела пиявок, имеющих в нашем коллекционном материале, составляет 7-14 мм. У всех образцов хорошо прослеживается разделение на трахелосому и уросому. Тело уплощённое, постепенно расширяется кзади [152,181]. У молодых особей наибольшая ширина уросомы не превышает ширину трахелосомы; уросома половозрелых пиявок значительно шире трахелосомы. Передняя присоска маленькая, отделена от «области шеи» [152], отношение её диаметра к наибольшей ширине трахелосомы составляет 0,6-2,5 мм [56]. Задняя присоска большая, в 2,5-3 раза больше передней присоски [21,56]. Передняя и задняя присоски прикреплены к телу по центру. Поверхность тела гладкая. Боковых пузырей 11 пар, они крупные и очень хорошо заметны у живых особей (рис. 17).

**Глаза.** Вблизи трахелосомы расположены нечетко отграниченные две пары маленьких глаз палочковидной формы [21,56], которые быстро

обесцвечиваются и становятся незаметными после фиксации. Глазоподобные пятна на задней присоске отсутствуют [152,181].

**Окраска тела** фиксированных особей равномерно серого цвета. Брюшная поверхность тела светлее спинной. У живых пиявок на передней присоске расположена коричневато-серая пигментная полоска, в пределах которой находятся глаза. На трахелосоме имеются 6 отчётливых поперечных полос коричневато-серого цвета [56,152]. Подобные поперечные полосы иногда просматриваются по всему телу, тогда как пигментация уросомы выражена слабее. Покровы прозрачны, «обсыпаны звездчатыми крапинками» [152], если кишечник наполнен кровью, то тело выглядит розовым [56].

Род: *Piscicola* Blanville, 1818

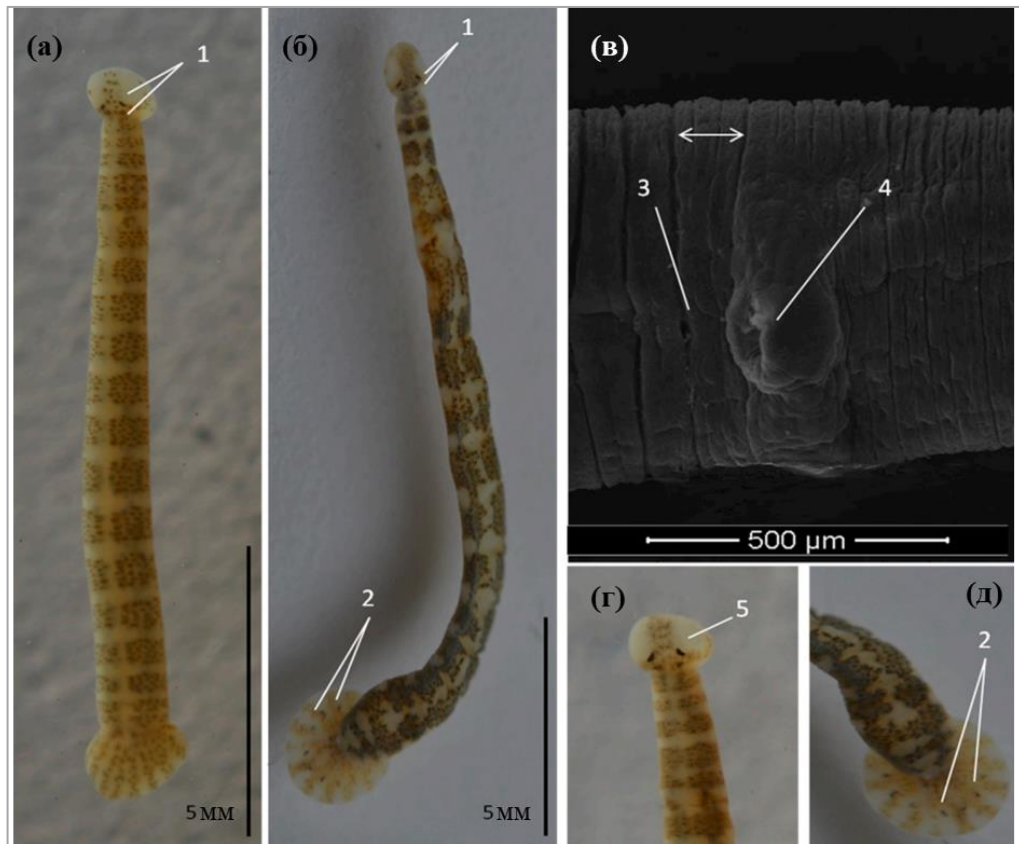
Вид: *Piscicola geometra* (Linnaeus, 1761) – типовой вид рода.

**Неотип** [145]: Россия, река Темерник в Ростовской области, правый приток Дона, собран с водной растительности, leg. Е. Ю. Матвеевко (28-X-2015).

**Паратипы.** Россия, Ростовская область, р. Темерник, 11 экз. собраны с водной растительности, leg. Е. Ю. Матвеевко (28-X-2015); Казахстан, Бухтарминское водохранилище р. Иртыш, 12 экз. из бентосной пробы, leg. Л. И. Федорова (11-IX-2015).

**Форма и размеры тела.** Максимальная длина европейских экземпляров составляет около 33 мм [56]. Пиявки из нашей коллекции были небольшого размера длиной 10-15 мм при наибольшей ширине до 1,3 мм (рис. 18). Тело гладкое, тонкостенное, равномерно удлинённое, округлое в поперечном сечении и нечетко дифференцированное на трахелосому и уросому. Боковые края уросомы содержат 11 пар мелких пульсирующих везикул. Пульсирующие везикулы мелкие и неясные, каждая покрывает не менее двух колец; трудно различимые после фиксации. Присоски относительно большие и округлые; передняя присоска до 1 мм в диаметре, задняя присоска до 2 мм. Задняя

присоска в два раза превышает наибольшую ширину тела и прикреплена к каудальному концу уросомы эксцентрично.



**Рисунок 18** – Морфология *P. geometra* [146]: (а, б) пропорции тела и пигментация фиксированных этанолом экземпляров из Европейской части России (слева) и Западной Сибири (справа); (в) фрагмент тела с гонопорами (СЭМ); (г) передняя присоска и часть трахелосомы; (д) часть уросомы с задней присоской. Числовые обозначения: 1 – глаза, 2 – глазоподобные пятна, 3 – женское половое отверстие, 4 – мужское половое отверстие, 5 – депигментированная зона.

**Глаза.** На передней присоске имеются две пары глаз; форма глаз типичная для представителей рода *Piscicola* (по одной паре серповидных и палочковидных глаз), в то время как пигментация передней присоски формирует определенный рисунок (рис. 18г). Пара серповидных глаз расположена на нижней границе депигментированного участка передней присоски; пара палочковидных глаз находится близко к основанию присоски. На хвостовой присоске имеется 12–14 глазоподобных пятен, разделённых тёмными пигментированными лучами.

**Окраска тела** живых и фиксированных пиявок коричневато-оливковая. На дорзальной стороне расположен характерный для этого вида

геометрический рисунок, образованный одной медиальной полосой и несколькими поперечными светлыми полосами, равномерно распределёнными по телу от головной до каудальной присоски (рис. 18а, б). У некоторых образцов узор нецельный и состоит из повторяющихся крестообразных пятен (рис. 18б). Количество сегментных полос или пятен составляет 19-20 в зависимости от того, насколько заметна последняя полоска возле каудальной присоски. Брюшная сторона тела пиявки более светлая.

Вид: *Piscicola sibirica* Kaygorodova, 2023 [146] (рис. 19)

**Голотип.** Россия, Иркутское водохранилище на р. Ангара в районе п. Тальцы, собраны с щуки, leg. П. Н. Аношко (15-V-2020).

**Паратипы.** Россия, пресные водоёмы Восточной Сибири, 97 экз. (Приложение 2: табл. 3): Республика Саха-Якутия, р. Яна, 4 экз. собраны с грунта, leg. В.П. Самусенок (17-VIII-2002); Иркутская область (ИО), р. Белая (левый приток Ангары), 1 экз. из пробы бентоса, leg. Т. Я. Ситникова (26-VIII-2011); ИО, Братское водохранилище на р. Ангара под г. Свирском, 5 экз. собраны с грунта, leg. А. Б. Купчинский (03-VIII-2012); ИО, р. Иркут, 2 экз. собраны с грунта, leg. И.Б. Книжин (20-VI-2014); ИО, р. Ангара, 1 экз. снят с чёрного байкальского хариуса, leg. М.А. Агеев (11-IX-2016); ИО, р. Олха (правый приток Иркуты), 1 экз. из пробы бентоса, leg. Е. Ю. Матвеев (09-I-2016); ИО, р. Ангара в районе г. Ангарск, 25 экз. сняты с щуки, leg. Е. В. Дзюба (01-V-2018); ИО, Иркутское водохранилище на р. Ангара, 11 экз., leg. Е. В. Дзюба (02-V-2018); ИО, р. Ангара в районе п. Большая Речка, 2 экз. сняты с щуки и 8 экз. были отобраны с *Elodea canadensis* (Michx, 1803), leg. П. Н. Аношко (10-IV-2019); Республика Бурятия (РБ), Чивыркуйский залив озера Байкал, 7 экз. собраны с окуня, leg. Н.М. Пронин (дата не известна); РБ, оз. Гусиное, 1 экз. снят с окуня и 3 экз. с водной растительности, leg. И. А. Кайгородова (28-VII-2013); РБ, оз. Цайдам, 1 экз. снят с щуки, leg. И.А. Кайгородова (27-VII-2013); РБ, Посольский сор озера Байкал, 4 экз. собраны с водной растительности, leg. И. А. Кайгородова (01. VIII.2012); РБ,

р. Ина (левый приток Баргузина), 3 экз. сняты с макрофитов, leg. Л. В. Суханова (03-X-2012).



**Рисунок 19** – Внешний вид *Piscicola sibirica* [146]: (а) прижизненная морфология молодой особи из оз. Байкал; (б) область головного конца с трахелосомой и передней присоской; (в) фрагмент уросомы с хвостовой присоской, (г) внешний вид фиксированной взрослой пиявки из р. Ангара; (д) передний конец фиксированного экземпляра из Иркутского водохранилища и (е) его внешняя морфология. Числовые обозначения: 1 – головной конец, 2 – глаза, 3 – хвостовая присоска, 4 – глазоподобные пятна, 5 – депигментированная зона, 6 – срединная полоса и 7 – пульсирующие пузырьки.

**Этимология.** Видовое название отражает географический ареал вида и подчёркивает его широкое распространение в Сибири.

**Форма и размеры тела.** Пиявки средней величины. Максимальный размер тела без присосок достигает 31 мм. Форма тела цилиндрическая, деление на трахелосому и уросому выражено слабо и практически незаметно. Обе присоски значительно больше диаметра места крепления (рис. 19).

**Глаза.** На головном конце тела расположены две пары глаз типичной для большинства рыбьих пиявок формы. Пигментация ротовой присоски формирует видоспецифичный рисунок (рис. 19а, б, д). На хвостовой присоске

имеется 8-10 глазоподобных пятен, разделённых тёмными пигментированными лучами (рис. 19в, г, е).

**Окраска тела** живых особей характерного оливкового цвета, после фиксации изменяется на светло- или тёмно-коричневый. Вдоль тела проходят три яркие светлые полосы: срединная на дорсальной поверхности тела и по одной на каждой из боковых сторон (рис. 19а, г, е). Латеральные светлые полосы соединяют пульсирующие пузырьки, расположенные на уросоме, и продолжаются вдоль трахелосомы вплоть до передней присоски. Вентральная сторона тела светлее за счёт менее пигментированной широкой медиальной полосы, в то время как трахелосома и края уросомы с более тёмным пигментом.

Внешняя **репродуктивная система** *Piscicola sibirica* имеет типичное для рода строение и состоит из половых (мужского и женского) отверстий и копулятивной области (*copulatorix*), внутри которой открывается копулятивная железа. Копулятивная зона хорошо развита. Гонопоры разделены тремя кольцами; между женской порой и отверстием копулятивной железы имеется только одно кольцо.

Вид: *Piscicola khubsugulensis* Kaygorodova, 2023 [146] (рис. 20)

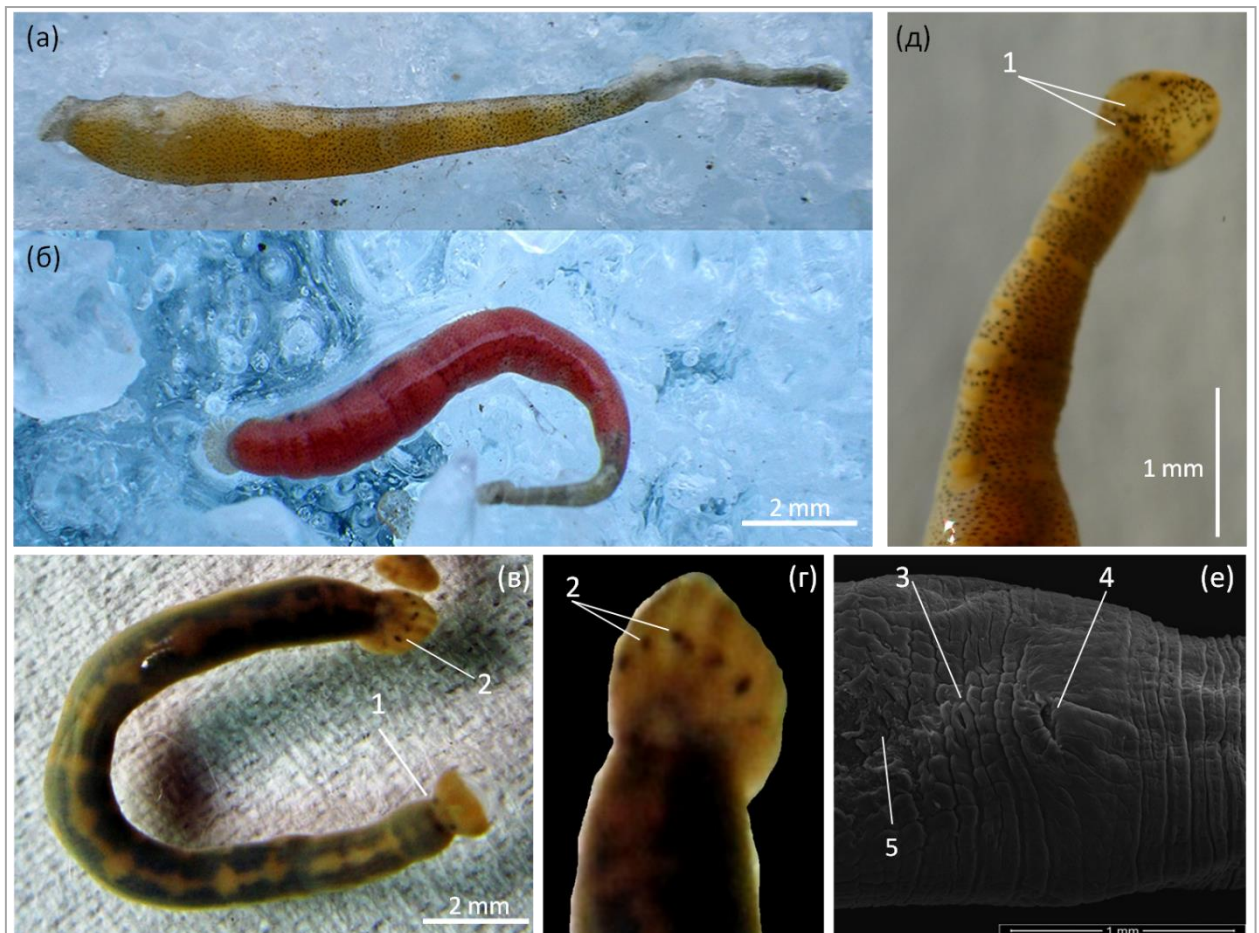
**Голотип.** Монголия, оз. Хубсугул, обнаружены на косокольском хариусе *Thymallus nigrescens* Dorogostaisky, 1923, leg. М. И. Лазарев и О. В. Кирильчик (24-III-2012).

**Паратипы.** Монголия, оз. Хубсугул, 3 экз. обнаружены на косокольском хариусе, leg. А. А. Мамонтов (04-I-2002) и 5 экз. сняты с косокольского хариуса, leg. М. И. Лазарев и О. В. Кирильчик (24-III-2012).

**Этимология.** Название подчёркивает эндемичность вида к уникальному монгольскому озеру [146].

**Форма и размеры тела.** Пиявки средней величины. Размер тела без присосок варьирует в пределах 15-22 мм. В среднем пиявки имеют длину 18 мм и максимальную ширину 1,9 мм. Тело пиявок удлинённое, равномерно

расширяющееся кзади, округлое в поперечном сечении и нечётко дифференцированное на трахелосому и уросому (рис. 20а, б); поверхность тела гладкая и тонкостенная. Пульсирующие везикулы маленькие, каждая покрывает не менее двух колец; они хорошо видны как у живых, так и у фиксированных этанолом пиявок (рис. 20б, в). Присоски относительно небольшие, круглые и примерно одинакового размера, обе до 2,5 мм в диаметре.



**Рисунок 20** – Внешняя морфология *Piscicola khubsugulensis* [146]: (а, б) пропорции тела и пигментация живых особей, сфотографированных на льду оз. Хубсугул; (б) свечение сперматофора; (в) фиксированный экземпляр; (г) задняя присоска; (д) передняя присоска и трахелосома и (е) фрагмент тела с половыми отверстиями. Числовое обозначение: 1 – глаза; 2 – глазоподобные пятна; 3 – женское половое отверстие; 4 – мужское половое отверстие и 5 – копулятивная железа.

**Глаза.** На передней присоске расположены две пары глаз типичной формы для представителей рода (рис. 20д). На хвостовой присоске имеется 6-8 толстых глазоподобных пятен, расположенных у основания тёмных пигментированных лучей (рис. 20г).

**Окраска тела** живых особей варьирует в пределах желтовато-коричневых оттенков; после фиксации цвет пигментации изменяется на светло-коричневый или тёмно-зелёный. На поверхности тела проходят три ряда ярких светлых пятен: один ряд медиально расположенных пятен на спинной стороне и (рис. 20в) и по одному ряду пятен на каждой из боковых сторон. Латеральные светлые пятна совпадают с пульсирующими пузырьками уросомы и продолжаются вдоль трахелосомы по направлению к головной присоске. Кроме того, в средней части спинной поверхности имеется депигментированная полоска, на которой как бусы нанизаны медиальные светлые пятна (рис. 20в). Спинной рисунок не всегда чётко виден, особенно у живых пиявок (рис. 20а, б). Ширина и степень депигментации срединной дорсальной светлой полосы различается у разных особей: от очень тонкой и едва заметной (рис. 20а, б) до хорошо выраженной (рис. 20в). Пигментация брюшной стороны тела аналогична пигментации дорсальной стороны, но без ярких светлых пятен.

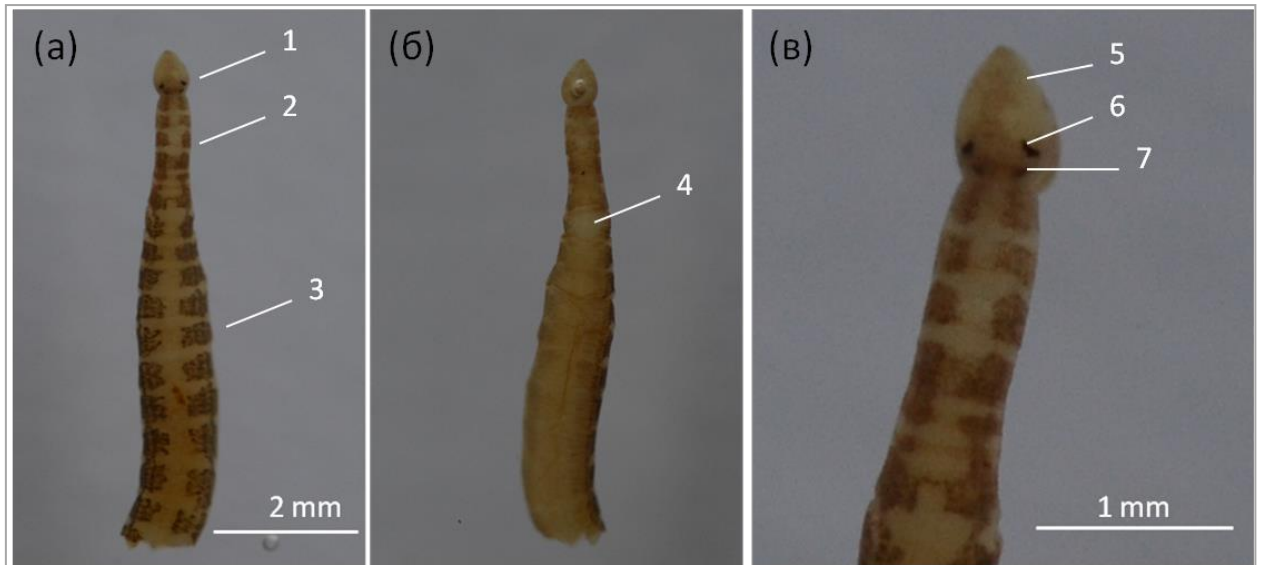
Вид: *Piscicola nordica* Kaygorodova, 2023 [146] (рис. 21)

**Голотип:** Россия, оз. Головка, входящее в Харбейскую озёрную систему, с сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758), leg. М. А. Батурина (01-VIII-2012).

**Этимология.** Название вида подчёркивает географическую приуроченность миниатюрной пиявки к суровым условиям Русского Севера.

**Форма и размеры тела.** В нашем распоряжении имеется только один неполовозрелый экземпляр. Длина тела без учёта присосок составляет 6 мм. Длина трахелосомы 2 мм, ширина 0,2-0,4 мм. Максимальный диаметр уросомы составляет 1,0 мм. Тело удлинённое, округлое в поперечном сечении *in vivo*, нечётко дифференцировано на трахелосому и уросому; поверхность гладкая и тонкостенная. Форма тела фиксированного образца изменяется на уплощённую. Пульсирующие пузырьки очень мелкие.

Передняя присоска заострённая, копьевидная, длиной до 0,6 мм. Хвостовая присоска утеряна, поэтому её размер неизвестен (рис. 21).



**Рисунок 21** – Внешняя морфология *Piscicola nordica* [146]: (а) вид со спинной стороны; (б) вид с брюшной стороны; (в) передняя часть тела. Числовые обозначения: 1 – ротовая присоска, 2 – трахелосома, 3 – уросома, 4 – копулятивная область, 5 – депигментированная область, 6 – серповидный глаз, 7 – палочковидный глаз.

**Глаза.** На головном конце расположены две пары глаз и имеется специфическая пигментация (рис. 21с).

**Окраска тела** живой особи зеленовато-оливковая, после фиксации изменяется на коричневатую. На спинной стороне тела имеется геометрический рисунок, образованный медиальной светлой полосой и пересекающими её поперечными полосами (рис. 21а). Поперечные светлые полосы находятся на одном уровне с пульсирующими пузырьками, расположенным латерально на уросоме. Брюшная сторона тела менее пигментирована и поэтому светлее спинной.

**Половая система** была не полностью развита, но имела типичное расположение генитальных отверстий (мужского и женского) и копулятивной области (рис. 21б). Гонопоры разделены четырьмя кольцами.

Род: *Acipenserobdella* Epstein, 1969

Вид: *Acipenserobdella sibirica* sp. nov. (рис. 22)

**Голотип.** Россия, Иркутская область, р. Ангара, сняты с чёрного байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874, leg. М. А. Агеев (03-VII-2016).

**Паратипы.** Россия, Республика Бурятия, р. Селенга, 27 экз. собраны с байкальского омуля, leg. Е. В. Дзюба (X-2013); р. Баргузин, 1 экз. снят с сига-пыжьяна *Coregonus pidschian* (Gmelin, 1789) и 2 экз. с осторылового ленка *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773), leg. Л. В. Суханова (05-X-2012); р. Баргузин, 2 экз. сняты с чёрного байкальского хариуса и 1 экз. с байкальского омуля, leg. Л. В. Суханова (11-X-2015); Иркутская область, р. Ия (бассейн Ангары), 1 экз. найдены в свободном состоянии, гл. 2-3 м, leg. А. Л. Матвеевко (7-IX-2022); Иркутская область, р. Ангара, 2 экз. сняты с чёрного байкальского хариуса, leg. М. А. Агеев (13-IX-2016), 3 экз. сняты с осторылового ленка, leg. М. А. Агеев (10-V-2017).



**Рисунок 22** – Внешняя морфология *Acipenserobdella sibirica* sp. nov.: (а) замороженный образец с байкальского омуля, нерестящегося в р. Селенга [150]; (б и в) фиксированный спиртом образец с сига из р. Баргузин; (в) брюшная сторона того же образца. Красными стрелками указана пара хорошо выраженных палочковидных глаз. Числовые обозначения: 1 – передняя присоска, 2 – трахелосома, 3 – поясок, 4 – мужское половое отверстие; 5 – женское половое отверстие, 6 – уросома, 7 – задняя присоска.

**Форма и размеры тела.** Длина тела от 6-22 мм, при наибольшей ширине тела 2,8 мм. Тело цилиндрическое: передняя часть тела узкая, постепенно расширяется к задней части уросомы. У фиксированных образцов тело уплощается. Присоски небольшие, прикреплены к телу практически по центру присоски. Размер передней присоски сопоставим с наибольшей шириной

трахелосомы. Задние присоски хорошо отделены от уросомы, их диаметр чуть меньше наибольшей ширины тела (рис. 22).

**Глаза** крупные, две пары типичной для большинства представителей семейства формы. На задней присоске имеются глазоподобные пятна.

**Окраска тела** фиксированных образцов равномерно коричневатозелёного цвета с зернистой пигментацией по всему телу (рис. 22). Непосредственно после фиксации у образцов сохраняется слабый фиолетовый оттенок тела, который может со временем исчезнуть.

Резюмируя полученный массив данных можно отметить, что в результате проведённого анализа в обширном материале из пресных водоёмов Байкальского региона идентифицировано 9 морфологически различимых видов рыбьих пиявок, из них пять видов эндемичных для оз. Байкал (*Baicalobdella cottidarum*, *B. torquata*, *Codonobdella truncata*, *C. rufulus* sp. nov. и *C. tenebris* sp. nov.), один вид-эндемик оз. Хубсугул (*Piscicola khubsugulensis*) и три вида палеарктических пиявок, обитающих в Прибайкалье (*Acipenserobdella sibirica* sp. nov., *Piscicola sibirica* и *Cystobranchnus mammilatus*).

На основе выявленных морфологических отличий описаны пять новых для науки видов – *Piscicola khubsugulensis* и *P. sibirica* [146], *Codonobdella rufulus* sp. nov., *C. tenebris* sp. nov. и *Acipenserobdella sibirica* sp. nov.

Два вида *Codonobdella zelenskiji* и *Acipenserobdella volgensis*, указанные в фаунистических списках Байкала и Прибайкалья [158], в нашей коллекции отсутствуют, что не отрицает факта их обитания в водоёмах исследуемого региона.

Однако вид *Codonobdella zelenskiji*, скорее всего, является *nominum nudum*, поскольку в его описании [46] отсутствует информация о диагностических признаках вида, что препятствует дифференциации данного таксона. Согласно требованиям Международного кодекса зоологической номенклатуры (ст. 13) необходимым условием для признания

названия вида действительным является такое описание или диагноз, которые дают возможность дифференцировать данный таксон.

Что касается пиявок рода *Acipenserobdella*, в реках Прибайкалья (Ангара, Ия, Селенга, Баргузин,) на нерестовых популяциях лососевых рыб обнаружены пиявки *Acipenserobdella sibirica* sp. nov., морфологически наиболее близкие к сестринскому виду *A. volgensis* [150], в отличие от которого имеют меньшие размеры, чётко выраженные глаза и не имеют ни белого пояса, ни светлых полос, ни белой пигментации на брюшной поверхности. Типовой вид *A. volgensis*, паразитирующий на осетровых рыбах [56], в нашей коллекции не выявлен, возможно по причине недоступности рыбы-хозяина.

В ходе морфологического анализа не подтвердилось присутствие в Восточной Сибири пиявок вида *Piscicola geometra*, однако этот вид был выявлен в коллекции из Ростовской области (р. Темерник и Северного вдхр.) и Восточного Казахстана (Бухтарминского вдхр.). Исследование морфологии этих образцов привело к уточнению диагноза и переописанию вида *Piscicola geometra* [146].

В ходе морфологического анализа образец из Харбейских озёр отнесён к новому виду *Piscicola nordica* [146], тогда как морскую рыбу пиявку из Антарктики определить не удалось. Вероятно, она принадлежит к новому для науки виду.

## 4.2. Филогенетическое разнообразие

### 4.2.1. Молекулярно-генетические данные

Для определения филогенетического разнообразия фауны рыбьих пиявок (сем. Piscicolidae) Байкальского региона расшифрованы нуклеотидные последовательности четырёх фрагментов генома: митохондриальный ген первой субъединицы цитохром *c* оксидазы (*cox1*) 245 особей, митохондриальный ген малой субъединицы рибосомальной РНК (12S рРНК) 30 особей, ядерный ген малой субъединицы рибосомальной РНК (18S рРНК)

44 особи и ядерный ген большой субъединицы рибосомальной РНК (28S рРНК) 57 особей (Приложение 2: табл. 3).

Для подбора группы сравнения и вычисления статистической значимости совпадений был использован поиск базового локального сходства (BLAST, <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov>). В результате отобраена группа, состоящая из 65 генетически наиболее близких последовательностей (генетическое сходство с исследуемыми образцами не менее 80%). В состав группы сравнения вошли гомологичные для каждого участка генома нуклеотидные последовательности пресноводных и морских представителей семейства Piscicolidae (Приложение 3: табл. 4). В качестве внешней группы выбраны 7 последовательностей плоских пиявок (Приложение 3: табл. 4), наравне с рыбьими пиявками входящими в состав отряда Rhynchodellida.

#### 4.2.1.1. Характеристика набора последовательностей *cox1*

Статистический анализ набора, состоящего из 245 нуклеотидных последовательностей рыбьих пиявок, полученных в ходе исследования, показал, что последовательности *cox1* содержат 246 консервативных, 411 переменных и 354 филогенетически информативных сайтов. Общий набор последовательностей в выравнивании содержит 57 уникальных единичных замен (singleton sites). Нуклеотидные последовательности исследуемых пиявок имеют длину 648-657 п.н. и состоят на 54,8% из пиримидинов, что свидетельствует об их принадлежности к L-цепи («легкая» цепь), а ген соответственно расположен на H-цепи («тяжелая» цепь) митохондриальной ДНК, как и у большинства исследованных организмов [25].

#### 4.2.1.2. Характеристика набора последовательностей *18S*

Статистический анализ набора, состоящего из 87 нуклеотидных последовательностей рыбьих пиявок, полученных в ходе исследования, показал, что последовательности *18S* содержат 1402 консервативных, 420 переменных и 313 филогенетически информативных сайтов. Общий набор последовательностей в выравнивании содержит 106 уникальных

единичных замен (singleton sites). Выровненный набор нуклеотидных последовательностей исследуемых пиявок имеет длину 1832 п.н. и состоит на 46,7% из пиримидинов.

В группу сравнения отобраны 43 нуклеотидных последовательностей доступных в международной базе генетических данных тех образцов рыбьих пиявок, для которых имеются данные по *cox1* (Приложение 3: табл. 4). В качестве внешней группы выбраны 6 последовательностей плоских пиявок (Приложение 3: табл. 4).

#### 4.2.1.3. Характеристика набора последовательностей 28S

Статистический анализ набора из 74 нуклеотидных последовательностей рыбьих пиявок, полученных в ходе исследования, показал, что амплифицированный фрагмент гена 28S содержат 375 консервативных, 722 переменных и 463 филогенетически информативных сайтов. Общий набор последовательностей в выравнивании содержит 251 уникальных единичных замен (singleton sites). Выровненный набор нуклеотидных последовательностей исследуемых пиявок имеет длину 1105 п.н. и состоит на 44,4% из пиримидинов.

Группа сравнения состоит из 17 нуклеотидных последовательностей, загруженных из международной базы генетических данных для тех образцов рыбьих пиявок, для которых имеются данные по *cox1* и *18S* (Приложение 3: табл. 4). В качестве внешней группы выбраны 6 последовательностей плоских пиявок (Приложение 3: табл. 4).

#### 4.2.1.4. Характеристика набора последовательностей 12S

Статистический анализ набора, состоящего из 47 нуклеотидных последовательностей рыбьих пиявок, полученных в ходе исследования, показал, что последовательности маркерного фрагмента гена *12S* содержат 135 консервативных, 248 переменных и 194 филогенетически информативных сайтов. Общий набор последовательностей в выравнивании содержит 53 уникальных единичных замен (singleton sites). Выровненный

набор нуклеотидных последовательностей имеет длину 387 п.н. и состоит на 45,5% из пиримидинов.

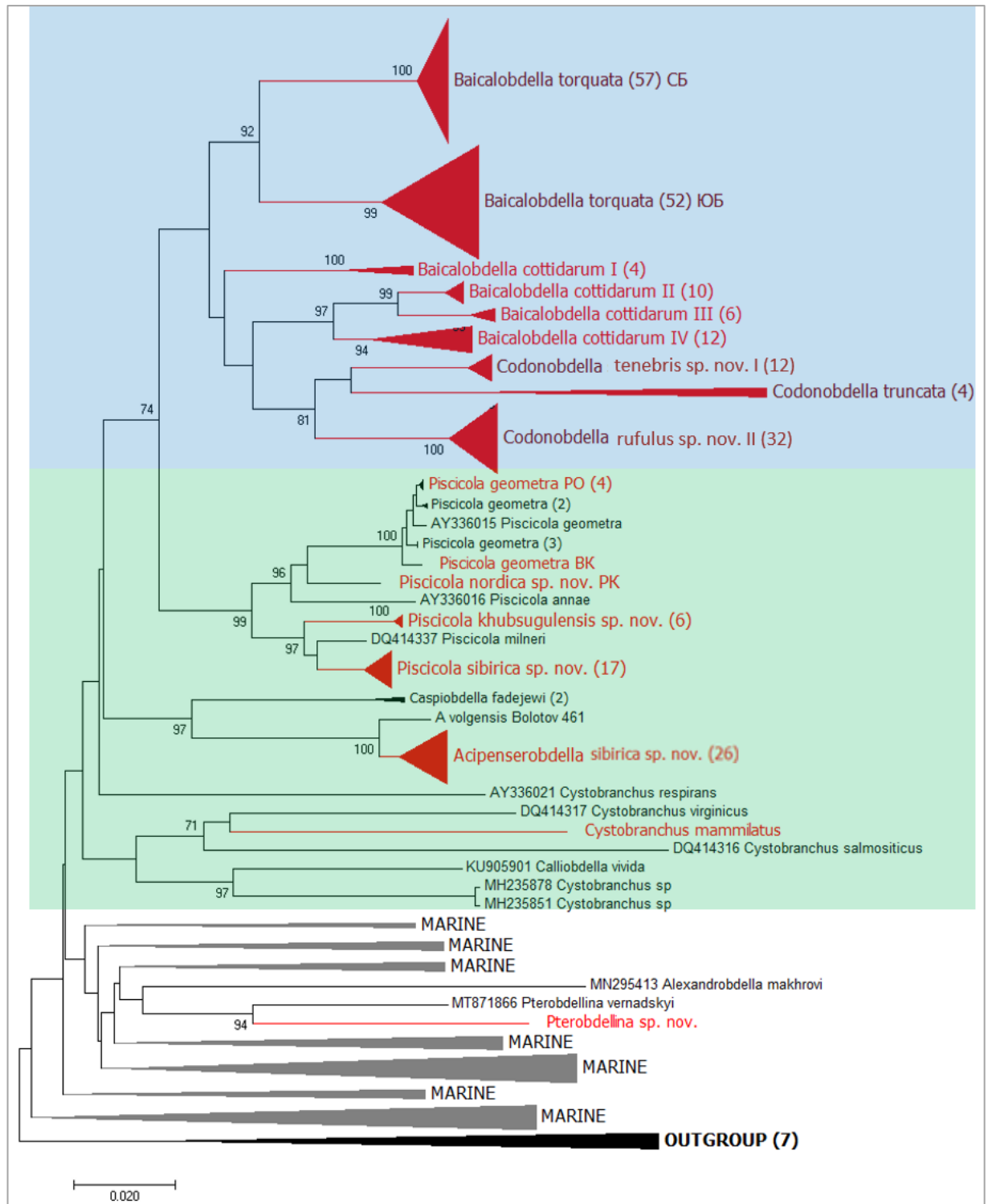
Группа сравнения состоит из 17 нуклеотидных последовательностей, загруженных из международной базы генетических данных тех образцов рыбьих пиявок, для которых имеются данные по *cox1*, 18S рРНК и 28S рРНК (Приложение 3: табл. 4). В качестве внешней группы выбраны 6 последовательностей плоских пиявок (Приложение 3: табл. 4).

#### 4.2.2. Филогения рыбьих пиявок Байкальского региона

Для определения эволюционного положения пиявок Байкальского региона реконструированы филогенетические деревья на основе набора, включающего расшифрованные нуклеотидные последовательности четырёх независимых участков генома рыбьих пиявок: фрагменты митохондриальных генов *cox1*, 12S рРНК [включая 17,75,146,150,171] и ядерных генов 18S рРНК и 28S рРНК. Общая длина последовательно соединённых в единый набор (конкатенированных) и выравненных последовательностей составила 3324 н.п. Филогенетическая схема выведена с использованием Байесовского метода, реализованного в пакете BEAST [81], на основе эволюционных моделей, оптимальных для каждого фрагмента генома (GTR+G+I для *cox1*, GTR+G для 12S, K2+G+I для 18S и 28S). Полученное древо представлено на Рисунке 23 (Приложение 4).

Филогенетические линии рыбьих пиявок Байкала и Прибайкалья формируют четыре больших кластера (Приложение 4: рис. 23) в пределах монофилетической группы пресноводных пиявок, соответствующих, по-видимому, родам *Acipenserobdella*, *Baicalobdella*, *Codonobdella* и *Piscicola*.

NJ-древо на основе 316 отдельно взятых нуклеотидных последовательностей фрагмента *cox1* (647 п.н.) рыбьих пиявок (рис. 24) демонстрирует характер кластеризации байкальских образцов полностью идентичный тому, что получен при анализе конкатенированного набора, состоящего из четырёх генов (3324 п.н.).



**Рисунок 24** – NJ-дерево на основе последовательностей *cox1* рыбных пиявок Байкальского региона. В узлах дерева показаны бутстреп-поддержки. Голубым фоном выделены эндемики оз. Байкал, светло-зелёным – группа образцов из других пресных водоёмов.

Нахождение в международной базе генетических данных более разнообразной группы сравнения для *cox1* (72 последовательности) по сравнению с *12S* (18), *18S* (43) и *28S* (17) позволило провести более достоверный анализ филогенетических взаимоотношений видов в пределах

Piscicolidae (рис. 24) и, как следствие, предположить таксономическую принадлежность пиявок, трудно идентифицируемых морфологически. Подтвердилась принадлежность пиявок, паразитирующих на лососевых рыбах в реках Ангара, Баргузин и Селенга, к роду *Acipenserobdella*, а также показана их близкая филогенетическая связь с образцами *Acipenserobdella volgensis* из Москва-реки [77]. Морская пиявка, обитающая в водах Антарктики, наиболее близка к виду *Pterobdella vernadskyi*, недавно найденном в этом же регионе [232].

### 4.3. ДНК-штрихкодирование и молекулярные паспорта видов

#### 4.3.1. Разграничение видов на основе молекулярных данных

Стандартизированная техника ДНК-штрихкодирования (ДНК-ШК), применяемая для идентификации большинства видов многоклеточных животных, базируется на использовании нуклеотидных последовательностей фрагмента гена *cox1* длиной 648 п.н. и предполагает порог внутривидового полиморфизма, не превышающий 2-3% нуклеотидных замен в этом фрагменте генома [126-129]. Анализируя генетические дистанции ( $p$ ) с учётом вышеперечисленных постулатов теории ДНК-штрихкодирования, выяснили, что в группе пресноводных рыбьих пиявок, куда входят все виды Байкальского региона, внутривидовой генетический полиморфизм варьирует в установленных ДНК-ШК пределах (0,22-2,06%), за исключением четырёх байкальских эндемичных видов (Приложение 5: табл. 5). Показатель генетической вариабельности у *Baicalobdella torquata* ( $p=5,01 \pm 0,55\%$ ), *Baicalobdella cottidarum* ( $p=4,68 \pm 0,49\%$ ) и *Codonobdella truncata* ( $p=7,58 \pm 0,80\%$ ) значительно превышает уровень, допустимый для внутривидовых значений ( $p$ ), что свидетельствует о генетической неоднородности этих групп и наличии внутри каждой из них нескольких криптических (морфологически неразличимых) видов, что подтверждает порядок кластеризации образцов на филогенетическом древе. Представленная на Рисунке 24 филограмма демонстрирует по две ветви в пределах

морфовидов *B. torquata*, и *C. truncata*, тогда как в пределах морфовида *B. cottidarum* чётко просматриваются четыре филогенетические линии. Остальные представители фауны пресноводных пиявок образуют генетически однородные видовые группы.

Генетические расстояния между группами видового ранга варьируют в пределах 1,7-21,1% (Приложение 5: табл. 5). Минимальное значение генетической дистанции выявлено между европейской *A. volgensis* и восточно-сибирскими пиявками *Acipenserobdella sibirica* sp. nov., паразитирующими на лососевых рыбах в реках Ангара, Баргузин и Селенга. Несмотря на близкое филогенетическое положение и низкий уровень генетических различий, эти пиявки отличаются друг от друга морфологически. Слабая генетическая разделённость этих видов может быть обусловлена эффектом возвратных мутаций при перенасыщении замен нуклеотидов у видов с высокой скоростью эволюции. Виды рода *Acipenserobdella* на 8,7-9,1% генетически отличаются от ближайшего эволюционного соседа *Caspiobdella fadejewi* (рис. 23 и 24, Приложение 5: табл. 5).

В монофилетической группе рода *Piscicola* межвидовые генетические дистанции составляют 2,6-6,4% (Приложение 5: табл. 5). Пиявки *Piscicola khubsugulensis* из монгольского оз. Хубсугул и *Piscicola sibirica* из разных водоёмов Байкальского региона имеют генетические отличия с типовым видом рода на 5,6 и 6,4% нуклеотидных замен соответственно. В парах *P. sibirica* / *P. milneri* (Verrill, 1871) и *P. khubsugulensis* / *P. milneri* наблюдаются генетические расстояния в пределах 3%, что не позволяет с уверенностью различить эти виды, хотя морфологические признаки свидетельствуют об их независимом видовом статусе.

Генетические расстояния между 8 филогенетическими линиями трёх эндемичных криптических комплексов байкальских видов («*Baicalobdella torquata*», «*Baicalobdella cottidarum*» и «*Codonobdella truncata*») варьируют в пределах 9,5-17,2% (Приложение 5: табл. 5), что позволяет идентифицировать каждую линию как истинный вид, не различимый

морфологически от других представителей своего комплекса, однако накопивший достаточное количество нуклеотидных замен для признания видового статуса.

Образцы *Piscicola geometra* из бассейнов рек Дон и Иртыш демонстрируют близкое генетическое родство с другими представителями вида ( $p=0,39-0,79\%$ ) (Приложение 4: табл. 5). Обитающая на Русском Севере небольшая рыба-пиявка *Piscicola nordica* генетически отличается от других представителей рода на 3,9-6,1% (Приложение 5: табл. 5), что, согласно ДНК-ШК, подтверждает её видовую аутентичность.

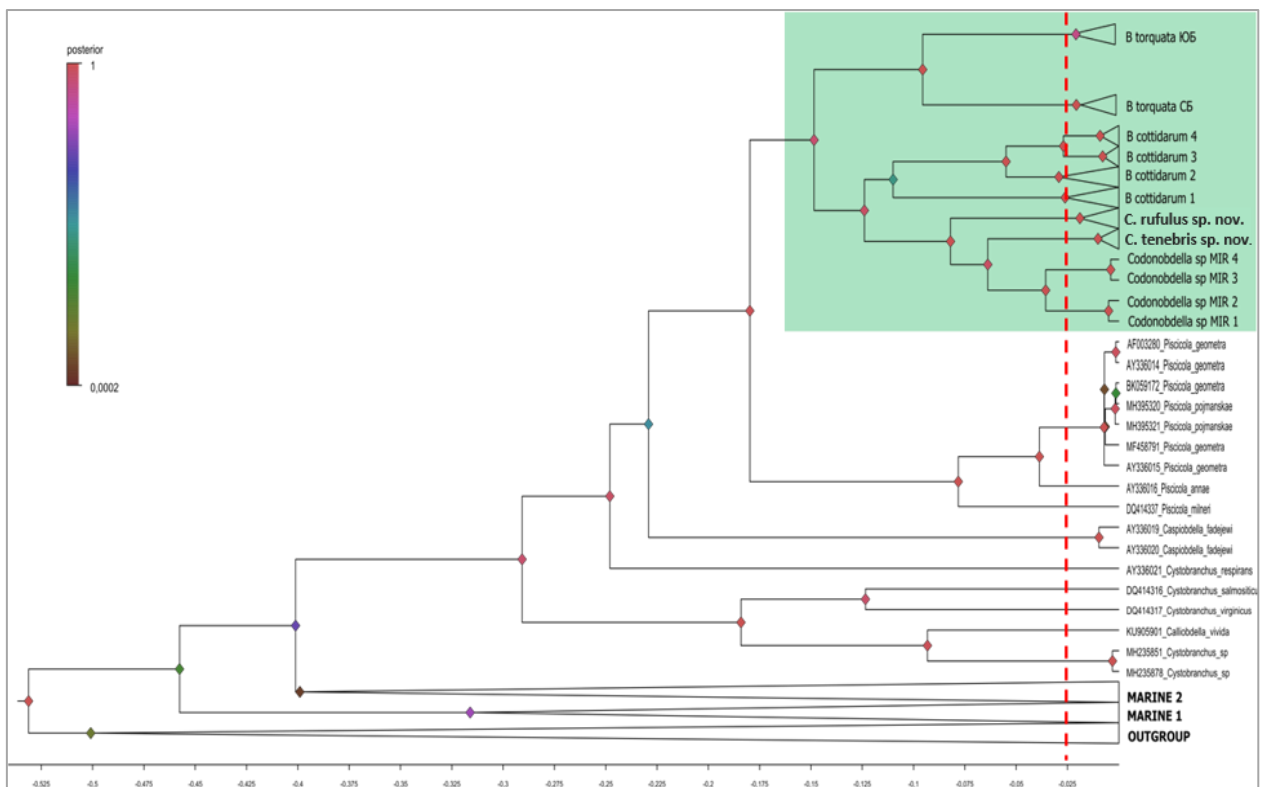
Пиявка из Антарктики имеет наименьшие генетические различия с видом *Pterobdellina vernadskyi* ( $p=9,18\%$ ), что может свидетельствовать о принадлежности обоих образцов к одному роду, но не виду.

#### 4.3.2. Биоинформационное разграничение видов

В настоящее время появились методики автоматизации поиска пороговых значений и штрих-кодовых разрывов. Наиболее популярными из них являются GMYC [191] и ASAP [195], использующие разный подход к делимитации видов.

Метод GMYC позволяет разделить независимо эволюционирующие виды, полагаясь на предположение, что новые мутации, возникающие в одном виде, не могут распространяться на другие виды, и это ведёт к появлению чётких генетических кластеров, разделённых длинными внутривидовыми ветвями, что позволяет обнаружить статистически наиболее вероятный порог между внутри- и межвидовыми процессами, выражающийся как скачок в частоте событий ветвления на древе. Достоинство метода состоит в том, что он не опирается на дополнительные доказательства для формулировки гипотез предполагаемых видов и может быть применён в случаях нехватки данных, которыми определяются границы вероятных видов. В наборе наших данных это касается тех случаев, когда генетические межвидовые дистанции близки к принятым в качестве пороговых в теории ДНК-ШК.

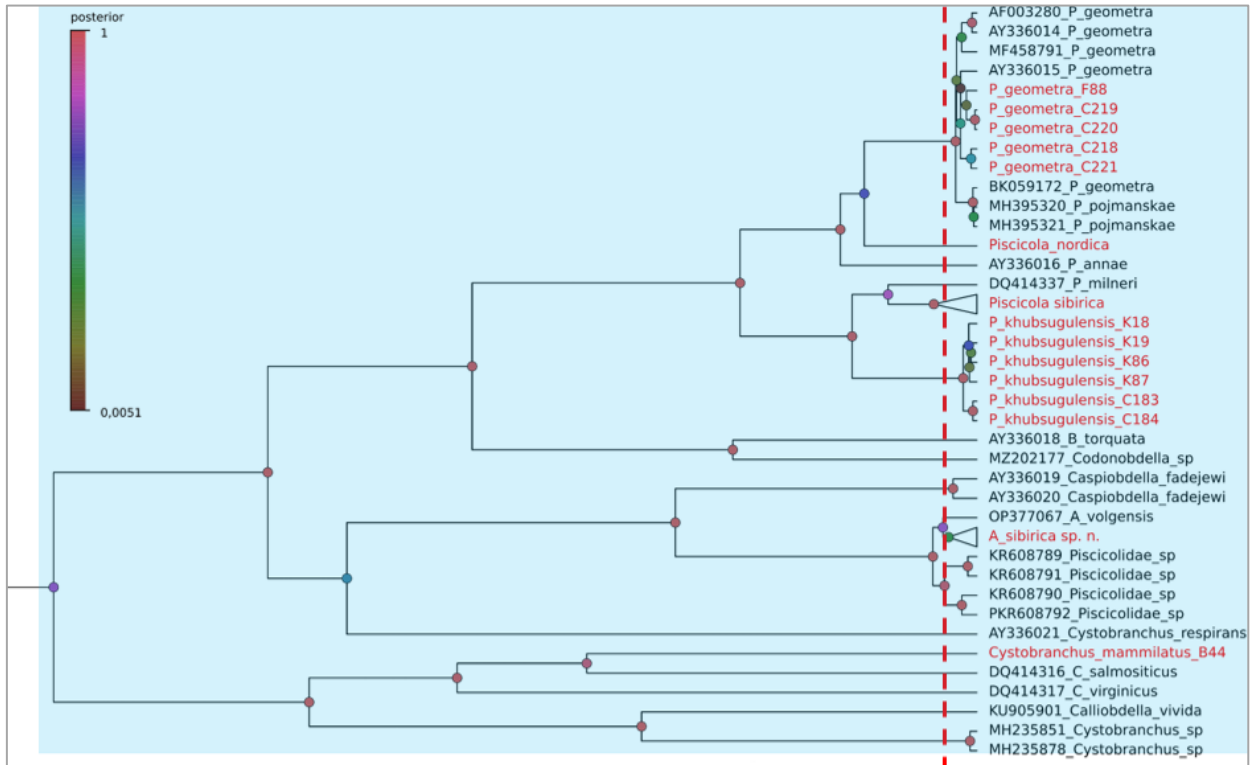
Применительно к набору байкальских эндемичных видов рыбьих пиявок методом GMYC выявлено 10 видов (рис. 25) в составе филогенетических линий «*Baicalobdella torquata*» (2 вида), «*Baicalobdella cottidarum*» (4 вида), «*Codonobdella truncata*» (2 вида: на рис. 25 указаны как *Codonobdella* sp. MIR 1-2 и *Codonobdella* sp. MIR 3-4), а также видов *Codonobdella rufulus* и *Codonobdella tenebris*. Пороговое значение, разделяющее внутри- и межвидовые процессы, составило 1,89% нуклеотидных замен (табл. 6).



**Рисунок 25** – VI-филогения и делимитация видов байкальских эндемичных видов рыбьих пиявок. Зелёным фоном выделена целевая группа образцов, полученных в этом исследовании. Красная пунктирная линия разграничивает внутри- и межвидовую вариабельность. Пороговое значение вычислено с помощью алгоритма GMYC [191].

Анализ набора небайкальских образцов обнаружил 16 групп видового ранга, в том числе 4 вида из Байкальского региона. Пороговое значение, разделяющее внутривидовые и межвидовые процессы, составило 2,10% (рис. 26, табл. 6), что согласуется с результатами морфологического анализа и подтверждает результаты классического подхода к ДНК-ШК, полученные с помощью метода определения генетических дистанций.

Результаты GMYC анализа подтвердили морфологическую идентификацию и таксономический статус видов *Piscicola sibirica*, *Piscicola khubsugulensis* и *P. milneri*, имеющих небольшие межвидовые дистанции (не более 3%) (Приложение 4: табл. 5), а также независимую от ближайшего родственника видовую принадлежность прибайкальских пиявок *Acipenserobdella sibirica* sp. nov.



**Рисунок 26** (фрагмент рисунка из Приложения 6) – В1-филогения и делимитация пресноводных видов Piscicolidae. Апостериорные поддержки узлов дерева имеют цвет в соответствии с тепловой картой (слева). Голубым фоном выделены представители пресноводной фауны, красным – названия образцов, полученных в этом исследовании. Красная пунктирная линия разграничивает внутри- и межвидовую вариабельность. Пороговое значение вычислено с помощью алгоритма GMYC [191].

ASAP представляет собой альтернативный подход к молекулярному разграничению видов на основе ДНК-штрихкодов, используемых как исследовательский инструмент для ранее не обнаруженных групп. Цель метода состоит в статистическом обнаружении штрих-кодowego разрыва в имеющихся данных и его рекурсивном применении к полученным группам последовательностей, что позволяет оперировать наборами данных

с множеством порогов, пока не будет образована общая для всех последовательностей группы [195].

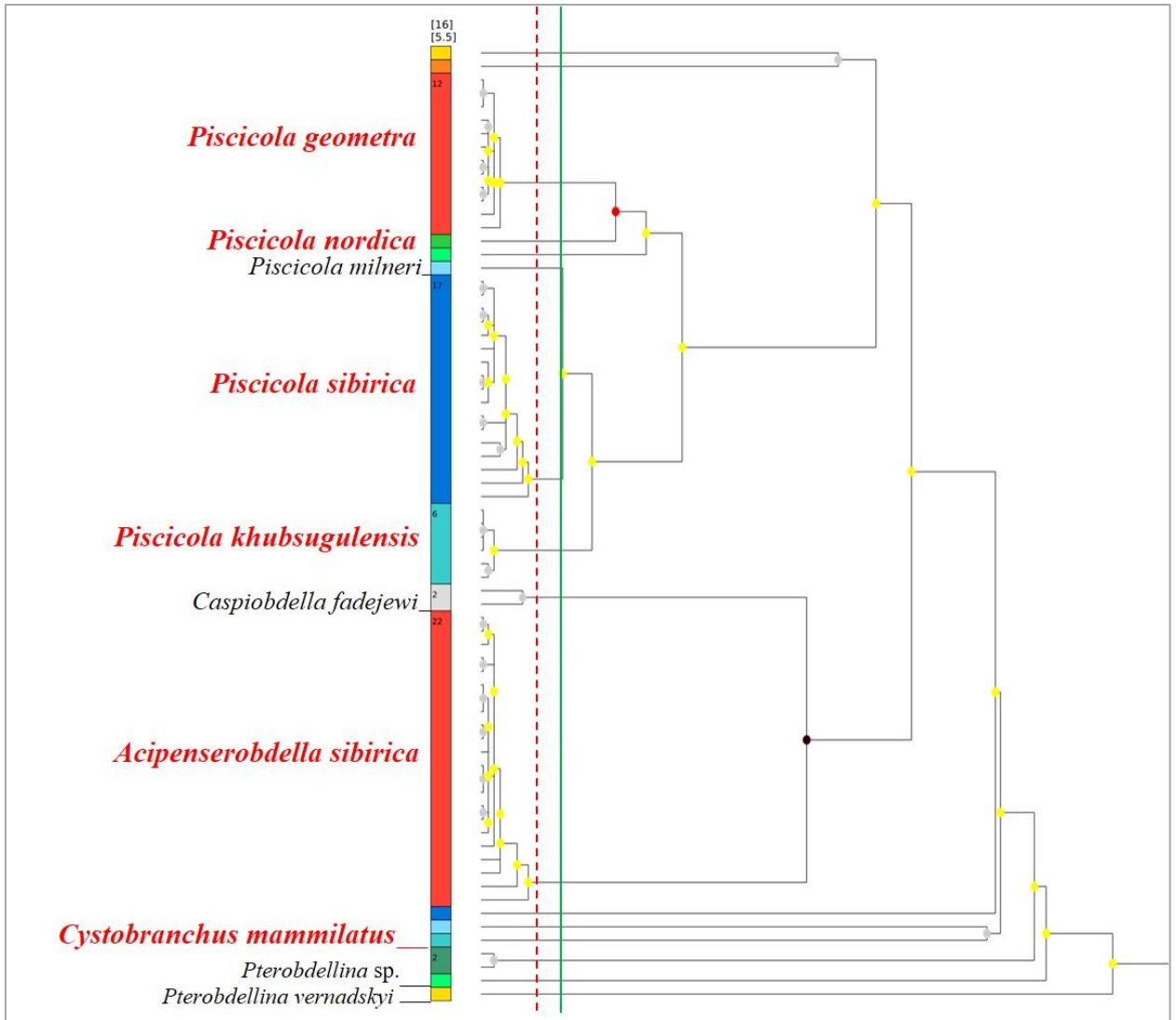
ASAP-анализ молекулярного набора данных рыбьих пиявок, обитающих вне оз. Байкал, показал полное совпадение результатов делимитации набора образцов на группы видового ранга с результатами, полученными другими методами на основе морфологических и молекулярных признаков, включая ДНК-ШК и GMYC. Порог между внутри- и межвидовой вариабельностью составил 1,69% (табл. 6, рис. 27).

**Таблица 6** – Сравнение результатов делимитации видов пресноводных *Piscicolidae*, полученных разными методами

Параметр	Морфология	p-дистанция	GMYC	ASAP
<b>Небайкальские <i>Piscicolidae</i></b>				
Пороговое значение	-	0,020	0,0210	0,0169
Количество видов	16 (4*)	16 (5*)	16 (5*)	16 (5*)
<b>Байкальские эндемичные <i>Piscicolidae</i></b>				
Пороговое значение	-	0,020	0,0189	0,0304
Количество видов	5	10	10	9-10
<b>Всего видов</b>	21 (9*)	26 (15*)	26 (15*)	25-26 (14-15*)

\*виды Байкальского региона

С помощью ASAP анализа показано, что набор последовательностей *cox1* внебайкальских рыбьих пиявок состоит из 16 видов (табл. 6, рис. 27), что подтверждает статус пяти новых для науки видов, обнаруженных в ходе диссертационного исследования: *Acipenserobdella sibirica* sp. nov., *Piscicola sibirica*, *Piscicola khubsugulensis*, *Piscicola nordica* (оз. Головка, Республика Коми) и *Pterobdellina* sp. (Антарктика). Кроме того, подтверждена видовая принадлежность рыбьих пиявок из Европы (бассейн Дона) и Западной Сибири (бассейн Иртыша) к виду *Piscicola geometra*, а пиявки из Печоры – к *Cystobranchnus mammilatus*.



**Рисунок 27** – Разграничение видов в группе пресноводных рыбьих пиявок с помощью алгоритма ASAP [195]. Зелёная линия показывает пороговое значение, пунктирная красная – доверительный интервал.

Что касается байкальской фауны сем. Piscicolidae, ASAP анализ подтвердил наличие в оз. Байкал трёх криптических комплексов: «*Baicalobdella torquata*», «*Baicalobdella cottidarum*» и «*Codonobdella truncata*», а также двух новых видов рода *Codonobdella* (*C. rufulus* и *C. tenebris*), различающихся морфологически. Однако алгоритм программы ASAP не смог однозначно определить состав криптической группы «*Baicalobdella cottidarum*», предоставив на выбор исследователя два варианта – три или четыре вида в составе этой группы (Приложение 6: рис. 28). Приняв во внимание результаты двух других методов молекулярной делимитации, однозначно определивших четыре вида в пределах группы «*Baicalobdella*

cottidarum», мы склонны согласиться с результатами классического ДНК-ШК и GMYC и остановиться на том варианте ASAP, который указывает на четыре вида в составе этой криптической группы. Таким образом, показано, что байкальские образцы формируют 10 групп видового ранга (Приложение 6: рис. 28). Пороговое значение, разделяющее внутри- и межвидовые генетические дистанции, составило 3,04%, что выше, полученного методом GMYC (табл. 6).

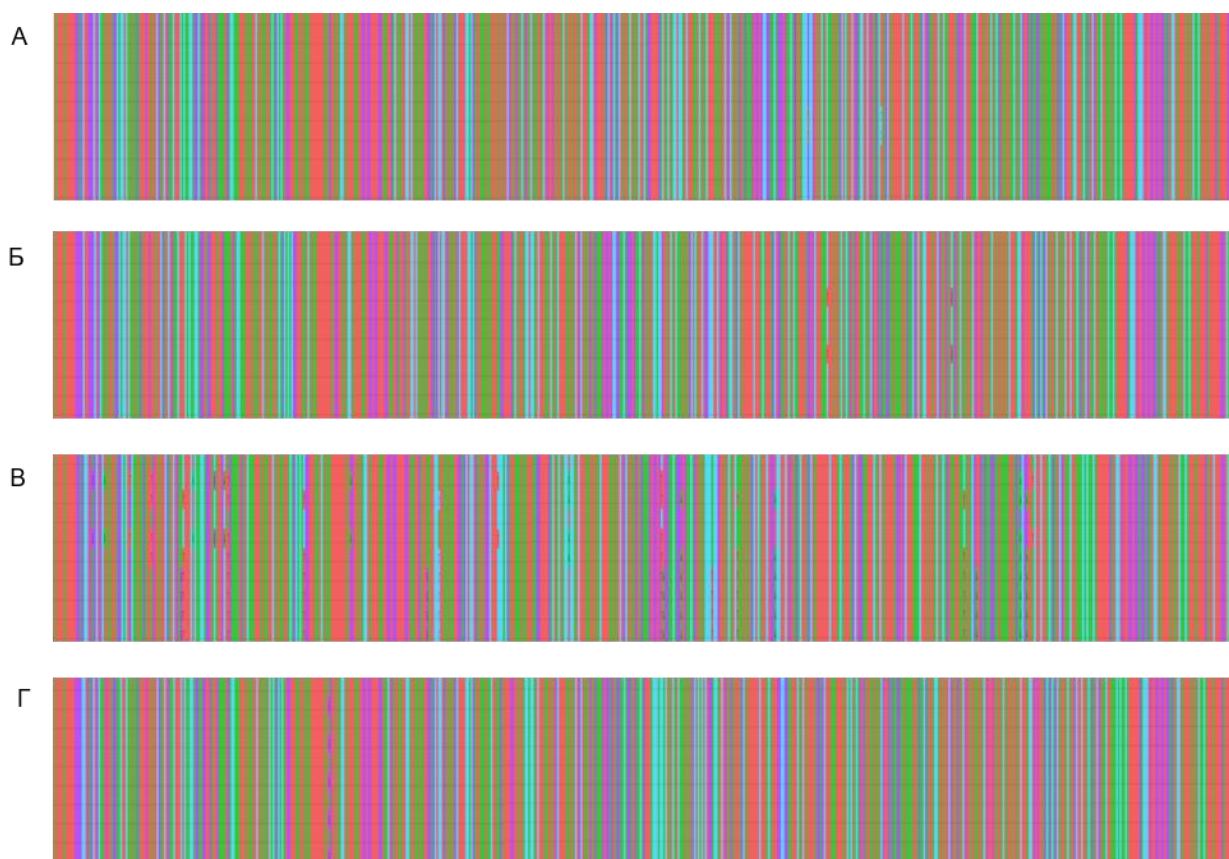
Полученные результаты, свидетельствуют в пользу молекулярного подхода к видовой делимитации, позволившего достоверно выявить в фауне рыбных пиявок Байкальского региона на пять видов больше по сравнению с классическим морфологическим подходом (табл. 6).

#### 4.3.3. Молекулярные паспорта видов

Молекулярный паспорт вида представляет собой уникальный ДНК- штрихкод, используемый в качестве идентификатора. Стандарным молекулярным маркером для всех животных (Animalia) признан фрагмент гена *cox1* длиной 648 нуклеотидных оснований [65,126-129]. В этой работе получены молекулярные паспорта для 15 видов фауны Байкальского региона, за исключением *Codonobdella zelenskiji* nom. nud. Дополнительно сформированы молекулярные паспорта для *Piscicola geometra* (типовой вид рода) и нового палеарктического вида *P. nordica*.

##### 4.3.3.1. Молекулярная идентификация видов криптического комплекса «*Baicalobdella cottidarum*»

Молекулярно-генетические паспорта видов криптического комплекса «*Baicalobdella cottidarum*» (рис. 29) сформированы на основе 33 *cox1* нуклеотидных последовательностей, 32 полученных в результате ДНК- штрихкодирования (раздел 4.2.1) и одной гомологичной последовательности из международного банка генетических данных GenBank, ошибочно отнесённой к виду *Baicalobdella torquata* (AY336018).



**Рисунок 29** – Молекулярные паспорта (идентификаторы) видов: А – *Baicalobdella cottidarum*, Б – *Baicalobdella izhimeica* sp. nov., В – *Baicalobdella barguzinica* sp. nov., Г – *Baicalobdella jakshakanensis* sp. nov.

### **Вид *Baicalobdella cottidarum* Dogiel, 1957**

Молекулярно-генетический паспорт *B. cottidarum* (рис. 29А) включает 4 диагностических признака, отличающих этот вид от других видов криптической группы «*Baicalobdella cottidarum*». Уникальными позициями являются 81, 190 – цитозины (С); 379 – аденин (А) и 483 – гуанин (G) (табл. 7).

### **Вид *Baicalobdella izhimeica* sp. nov.**

**Голотип.** Россия, оз. Байкал, у мыса Ижимей, гл. 10-30 м, собран с большеголовой широколобки *Batrachocottus baicalensis* (Dybowski, 1874), leg. И.А. Кайгородова (10-VIII-2012).

**Паратипы.** Россия, оз. Байкал, 5 экз. (Приложение 2: табл. 3): у мыса Ижимей, гл. 10-30 м, 4 экз. сняты с большеголовой широколобки *B. baicalensis*, leg. И.А. Кайгородова (10-VIII-2012); пролив Малом Море, гл. 3-

6 м, 1 экз. снят с желтопёрого бычка-подкаменщика *Cottocomephorus grewinkii* (Dybowski, 1874), leg. И.В. Ханаев (12-V-2012).

**Этимология.** Видовое название отражает типовое местообитание вида – открытый Байкал у мыса Ижимей.

**Диагноз вида.** Молекулярно-генетический паспорт *Baicalobdella izhimeica* sp. nov. (рис. 29Б) включает 8 диагностических признаков, отличающих этот вид от других видов криптической группы «*Baicalobdella cottidarum*», все члены которой морфологически соответствуют диагнозу *B. cottidarum*, типовому виду одноимённой криптической группы. Паразитирует на рогатковых рыбах сем. Cottidae.

Молекулярная структура нуклеотидной последовательности *coxI* содержит уникальные нуклеотиды (диагностические признаки) в позициях: 87, 375 – тимины (Т); 153, 192 и 451 – гуанины (G); 366, 379 и 487 – цитозины (С) (табл. 7).

**Таблица 7.** Молекулярно-генетические диагностические признаки видов группы «*Baicalobdella cottidarum*»

	30	36	40	81	83	84	87	99	120	153	190	192	366	375	379	402	405	426	435	441	450	451	456	483	486
1	A	C	T	C	G	G	G	C	T	A	C	A	A	A	A	A	T	T	C	T	A	A	C	G	T
2	A	C	T	T	G	G	T	C	T	G	T	G	C	T	C	A	T	T	C	T	A	G	C	A	T
3	A	C	G	T	C	A	G	T	T	A	T	A	T	A	T	A	T	T	C	T	A	A	C	A	G
4	G	A	T	A	G	G	G	C	C	A	T	A	A	A	T	G	C	A	T	C	G	A	T	A	A
	487	492	493	498	507	511	526	549	570	609	621	657	Условные обозначения: по горизонтали расположены номера сайтов нуклеотидных последовательностей молекулярно-генетических паспортов, фоном выделены уникальные сайты; по вертикали: 1 – <i>Baicalobdella cottidarum</i> , 2 – <i>Baicalobdella izhimeica</i> sp. nov., 3 – <i>Baicalobdella barguzinica</i> sp. nov., 4 – <i>Baicalobdella jakshakanensis</i> sp. nov.												
1	T	T	T	C	A	C	T	T	A	C	T	T													
2	C	T	T	C	A	C	T	T	A	C	T	T													
3	T	T	C	T	A	C	C	T	T	T	A	C													
4	T	A	T	C	T	T	T	G	G	C	T	T													

**Вид *Baicalobdella barguzinica* sp. nov.**

**Голотип.** Россия, оз. Байкал, Баргузинский залив, у м. Нижнее Изголовье, собраны с большеголовой широколобки *B. baicalensis*, гл. 15-32 м, leg. И.А. Кайгородова (10-VIII-2012).

**Паратипы.** Россия, оз. Байкал, 11 экз. (Приложение 2: табл. 3): Баргузинский залив, гл. 4-6 м, 4 экз. собраны с каменной широколобки *Paracottus knerii* (Dybowski, 1874), leg. И.А. Кайгородова (11-VIII-2012); пролив Малом Море, 20-30 м, 2 экз. сняты с желтопёрого бычка-подкаменщика, leg. И.А. Кайгородова (18-V-2012); бухта Слюдянская, гл. до 50 м, 1 экз. снят с каменной широколобки, leg. И.А. Кайгородова (07-VIII-2012); бухта Листвяничная, 4 экз. сняты с желтопёрого бычка-подкаменщика, гл. 3,5 м, leg. И.В. Ханаев (31-V-2012).

**Этимология.** Видовое название отражает типовое местообитание вида – Баргузинский залив оз. Байкал.

**Диагноз вида.** Молекулярно-генетический паспорт *Baicalobdella barguzinica* sp. nov. (рис. 29В) включает 13 диагностических признаков, отличающих этот вид от сестринских видов криптической группы «*Baicalobdella cottidarum*», члены которой морфологически и экологически неразличимы. Пиявки *Baicalobdella barguzinica* sp. nov. питаются кровью байкальских бычков-подкаменщиков.

Молекулярная структура нуклеотидной последовательности *cox1* содержит уникальные нуклеотиды в позициях 83, 493, 526, 657 – цитозины (С); 84, 621 – аденины (А); 99, 366, 498, 570, 609 – тимины (Т) и 40, 486 – гуанины (G) (табл. 7).

**Вид *Baicalobdella jakshakanensis* sp. nov.**

**Голотип.** Россия, оз. Байкал, губа Якшакан, собран с большой широколобки *Procottus major* Taliev, 1949, гл. 146 м, leg. И.А. Кайгородова (05-VIII-2012).

**Паратипы.** Россия, оз. Байкал, 4 экз. (Приложение 2: табл. 3): губа Якшакан, гл. 146 м, 1 экз. снят с тёмной широколобки *Limnocottus griseus* (Taliev, 1955) и 1 экз. с большой широколобки *Procottus major* Taliev, 1949, leg. И.А. Кайгородова (05-VIII-2012); губа Якшакан, гл. 11 м, 1 экз. снят с *P. knerii* leg. И.А. Кайгородова (05-VIII-2012); Баргузинский залив у м. Нижнее Изголовье, гл. 15-32 м, 2 экз. сняты с большеголовой широколобки *B. baicalensis*, leg. И.А. Кайгородова (05-VIII-2012).

**Этимология.** Видовое название отражает типовое местообитание вида – губа Якшакан, оз. Байкал.

**Диагноз вида.** Молекулярно-генетический паспорт *Baicalobdella jakshakanensis* sp. nov. (рис. 29Г) включает 16 диагностических признаков, отличающих этот вид от других видов криптической группы «*Baicalobdella cottidarum*», члены которой морфологически неразличимы и паразитируют на бычках-подкаменщиках Байкала.

Молекулярная структура нуклеотидной последовательности *cox1* содержит уникальные нуклеотиды в позициях: 120, 405, 441 – цитозины (С); позиции 36, 426, 486, 492 – аденины (А); 435, 456, 507, 511 – тимины (Т) и 30, 402, 450, 549, 570 – гуанины (G) (табл. 7).

#### 4.3.3.2. Молекулярная идентификация видов-двойников «*Baicalobdella torquata*»

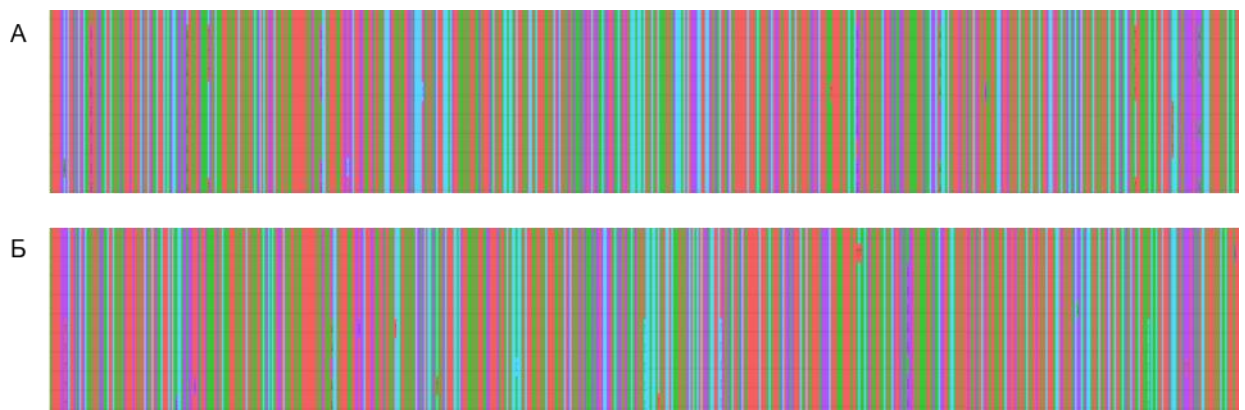
Молекулярно-генетические паспорта видов криптического комплекса «*Baicalobdella torquata*» (рис. 30) сформированы на основе 121 *cox1* нуклеотидных последовательностей, полученных в результате ДНК-штрихкодирования (раздел 4.2.1) и 15 гомологичных последовательностей из международного банка генетических данных GenBank (OR077511-OR077525).

#### **Вид *Baicalobdella torquata* (Grube, 1871)**

Молекулярно-генетический паспорт *B. torquata* (рис. 30А) включает 46 диагностических признаков, отличающих этот вид от сестринского вида

криптической группы «*Baicalobdella torquata*», все члены которой морфологически неразличимы и паразитируют на байкальских амфиподах.

Молекулярная структура нуклеотидной последовательности *coxI* содержит уникальные нуклеотиды (диагностические признаки) в позициях: 133, 214, 223, 226, 266, 319, 328, 415, 433, 463, 568, 578 – тимины (Т); 55, 79, 91, 94, 256, 322, 352, 416, 541, 547, 562, 577 – аденины (А); 104, 220, 235, 263, 283, 284, 364, 494, 500, 526, 542, 557, 589, 634 – цитозины (С); и 37, 82, 205, 337, 373, 454, 458, 550 – гуанины (G) (табл. 8).



**Рисунок 30** – Молекулярные паспорта (идентификаторы) видов: А – *Baicalobdella torquata*, Б – *Baicalobdella torquatoides* sp. nov.

### **Вид *Baicalobdella torquatoides* sp. nov.**

**Голотип.** Россия, оз. Байкал, Баргузинский залив, у м. Нижнее Изголовье, собраны с грунта, гл. 15-32 м, leg. И.А. Кайгородова (10-VIII-2012).

**Паратипы.** Россия, оз. Байкал, 146 экз. (Приложение 2: табл. 3): губа Ая, гл. 70 м, 5 экз. собраны с помощью траления, leg. И.А. Кайгородова (11-VIII-2012); губа Ая, гл. 30 м, 2 экз. собраны с грунта, leg. И.А. Кайгородова (11-VIII-2012); губа Богучанская, гл. 35-40 м, 35 экз. сняты с *Acanthogammarus gudlewskii* (Dybowsky, 1874), leg. И.А. Кайгородова (07-VIII-2012); leg. И.А. Кайгородова (07-VIII-2012); губа Горячинская, гл. 30-40 м, 37 экз. сняты с амфипод, leg. И.А. Кайгородова (08-VIII-2012); губа Якшакан, гл. 11 м, 3 экз. сняты с амфипод *Acanthogammarus maculosus* Dorogostaisky, 1930, leg. И.А. Кайгородова (05-VIII-2012); Мужинайская губа, гл. 15 м, 2 экз. сняты

с *Acanthogammarus godlewskii* (Dybowsky, 1874), leg. И.А. Кайгородова (08-VIII-2012); губа Онокочанская, , гл. 10-15 м, 1 экз. собран с амфипод, leg. И.А. Кайгородова (24-IX-2013); бухта Слюдянская, гл. 38-50 м, 3 экз. сняты с амфипод, leg. И.А. Кайгородова (07-VIII-2012); у о. Тонкий, 25-30 м, 13 экз. сняты с *Pallasea kesslerii* (Dybowsky, 1874), leg. И.А. Кайгородова (03-VIII-2012); Чивыркуйский залив, гл. 20 м, 7 экз. сняты с *Acanthogammarus maculosus*, leg. И.А. Кайгородова (04-VIII-2012); Чивыркуйский залив, гл. 40-65 м, 9 экз. сняты с *Propachygammarus maximus* (Garjajew, 1901), leg. И.А. Кайгородова (04-VIII-2012); пролив Малое Море, залив Хул, гл. 18-21 м, 3 экз. сняты с амфипод, leg. И.А. Кайгородова (11-VIII-2012), пролив Ольхонские Ворота, залив Кодовый, гл. 30 м, 3 экз. сняты с амфипод, leg. И.А. Кайгородова (20-IX-2013).

**Этимология.** Видовое название отражает морфологическое сходство нового вида с *Baicalobdella torquata*.

**Таблица 8.** Молекулярно-генетические диагностические признаки видов рода *Baicalobdella*

	37	55	79	82	91	94	104	133	205	214	220	223	226	235	256	263	266	283	284	319	322	328	337
1	G	A	A	G	A	A	C	T	G	T	C	T	T	C	A	C	T	C	C	T	A	T	G
2	A	T	T	A	T	G	T	A	A	C	T	A	C	T	G	T	C	T	A	C	T	A	A
	352	364	373	415	416	433	454	458	463	494	500	526	541	542	547	550	557	562	568	577	578	589	634
1	A	C	G	T	A	T	G	G	T	C	C	C	A	C	A	G	C	A	T	A	T	C	C
2	C	T	A	A	G	G	A	A	C	T	T	T	G	T	T	A	T	G	C	G	C	T	T

Условные обозначения: по горизонтали расположены номера сайтов нуклеотидных последовательностей молекулярно-генетических паспортов, цветным выделены уникальные нуклеотиды; по вертикали: 1 – *Baicalobdella torquata*, 2 – *B. torquatoides* sp. nov.

**Диагноз вида.** Молекулярно-генетический паспорт *B. torquatoides* sp. nov. (рис. 30Б) включает 46 диагностических признаков, отличающих этот вид от сестринского вида *Baicalobdella torquata*, по отношению к которому является видом-двойником, поскольку морфологически идентичен. Пиявки вида *B. torquatoides* sp. nov. являются эктопаразитами байкальских

эндемичных амфипод: *Pallasea kesslerii* (Dybowsky, 1874), *Acanthogammarus lappaceus* (Tachteew, 2000), *Acanthogammarus godlewskii* (Dybowsky, 1874), *Acanthogammarus maculosus* (Dorogostaisky, 1930), *Propachygammarus maximus* (Garjajew, 1901) и *Eulimnogammarurus verrucosus* (Gerstfeldt, 1858).

Молекулярная структура нуклеотидной последовательности *coxI* содержит 46 уникальных нуклеотидов в позициях: 214, 226, 266, 319, 352, 463, 568, 578 – цитозины (С); позиции 37, 82, 133, 205, 223, 284, 328, 337, 373, 415, 454, 458, 550 – аденины (А); 55, 79, 91, 104, 220, 235, 263, 283, 322, 364, 494, 500, 526, 542, 547, 557, 589, 634 – тимины (Т) и 94, 256, 416, 433, 541, 562, 577 – гуанины (G) (табл. 8).

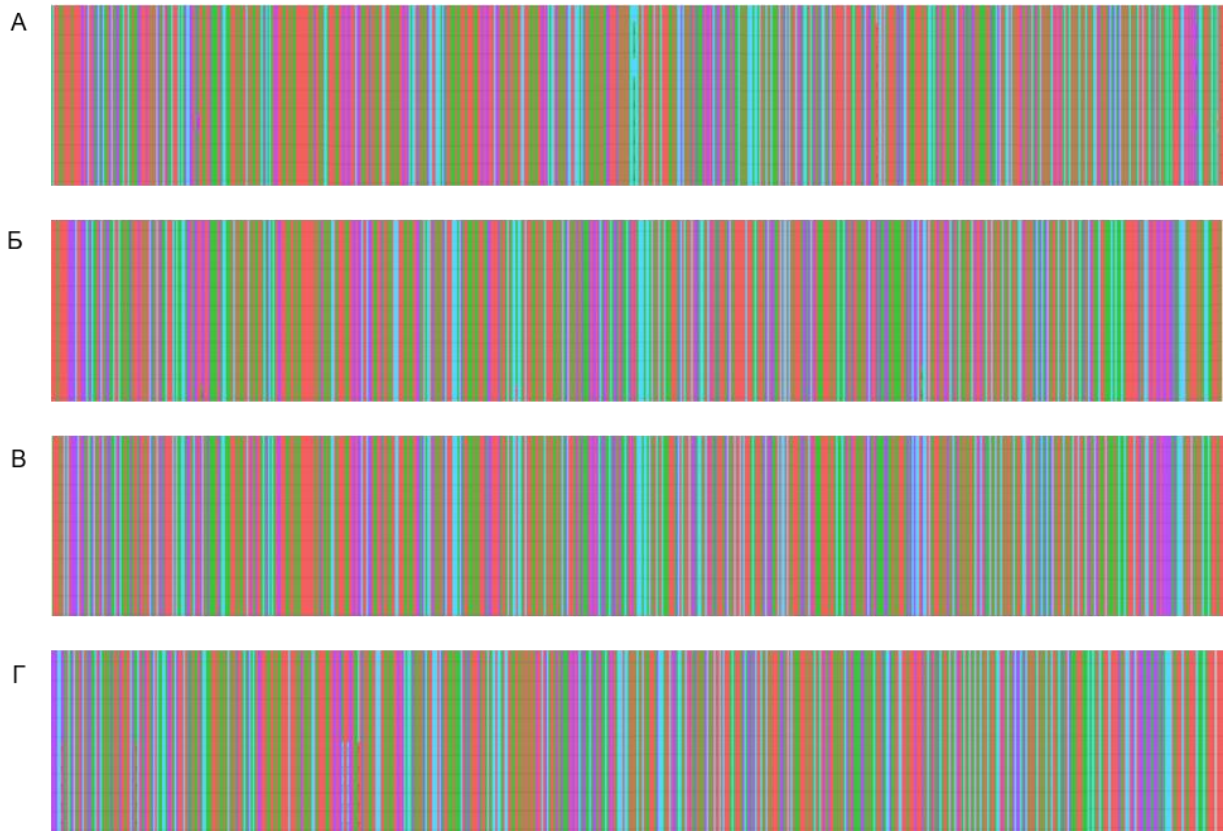
#### 4.3.3.3. Молекулярная идентификация видов рода *Codonobdella*

Молекулярно-генетические паспорта видов *Codonobdella* spp. (рис. 31) сформированы на основе 41 *coxI* нуклеотидной последовательности, полученной в результате ДНК-штрихкодирования (раздел 4.2.1) и 7 гомологичных последовательностей из международного банка генетических данных GenBank, ошибочно отнесённых к виду *Baicalobdella torquata* (MN854831-MN854837).

#### **Вид *Codonobdella rufulus* sp. nov.**

Молекулярно-генетический паспорт *Codonobdella rufulus* sp. nov. (рис. 31А) включает 34 диагностических признака, отличающих этот вид от сестринского вида *Codonobdella tenebris* sp. nov.

Молекулярная структура нуклеотидной последовательности *coxI* содержит уникальные нуклеотиды в позициях: 21, 27, 90, 94, 336, 436, 489, 492 и 510 – гуанины (G), 81, 162, 270, 283, 297, 450, 477, 519, 630 – аденины (А), 111, 183, 201, 265, 493 – цитозины (С) и 217, 231, 282, 358, 378, 384, 385, 435, 54, 615, 636 – тимины (Т) (табл. 9).



**Рисунок 31** – Молекулярные паспорта (идентификаторы) видов: А – *Codonobdella rufulus* sp. nov., Б – *Codonobdella tenebris* sp. nov., В – *Codonobdella truncata*, Г – *Codonobdella abyssalis* sp. nov.

**Таблица 9.** Молекулярно-генетические диагностические признаки видов рода *Codonobdella*

	21	27	81	90	94	111	162	183	201	217	231	265	270	282	283	297	336	358	378	384	385	435	436	450	477	489	492	493	
1	G	G	A	G	G	C	A	C	C	T	T	C	A	T	A	A	G	T	T	T	T	T	G	A	A	G	G	C	
2	T	A	G	A	A	T	T	T	T	G	C	T	C	C	T	C	A	C	A	C	C	C	C	T	C	T	A	C	T
	510	519	534	615	630	636	Условные обозначения: по горизонтали расположены номера сайтов нуклеотидных последовательностей молекулярно-генетических паспортов, фоном выделены уникальные сайты; по вертикали: 1 – <i>Codonobdella tenebris</i> sp. nov., 2 – <i>Codonobdella rufulus</i> sp. nov.																						
1	G	A	T	T	A	T																							
2	A	T	A	C	G	A																							

### Вид *Codonobdella tenebris* sp. nov.

Молекулярно-генетический паспорт *Codonobdella tenebris* sp. nov. (рис. 31Б) включает 34 диагностических признака, отличающих этот вид от сестринского вида *Codonobdella rufulus* sp. nov. Молекулярная структура нуклеотидной последовательности *cox1* вида *Codonobdella tenebris* sp. nov.

содержит уникальные нуклеотиды в позициях: 81, 217, 630 – гуанины (G); 27, 90, 94, 336, 378, 489, 510, 534, 636 – аденины (A); 231, 270, 282, 358, 384, 385, 435, 450, 492, 615 – цитозины (C) и 21, 111, 162, 183, 201, 265, 283, 436, 477, 493, 519 – тимины (T) (табл. 9).

### Вид *Codonobdella truncata* (Grube, 1873)

Молекулярно-генетический паспорт *C. truncata* (рис. 31В) включает 60 диагностических признаков (табл. 10), отличающих этот вид от других представителей рода.

Молекулярная структура нуклеотидной последовательности *cox1* вида *C. truncata* содержит уникальные нуклеотиды в позициях: 24,75, 118, 153, 204, 222, 249, 250, 276, 293, 300, 363, 385, 411, 416, 481, 483, 517. 519, 541, 579, 585, 591, 600, 609, 620, 624 – тимины (T), 93, 121, 255, 489, 495, 526, 627 – гуанины (G), 99, 237, 292, 294, 297, 342, 354, 415, 450, 453, 482, 505, 507, 530, 561, 604, 621, 644 – аденины (A), 286, 346, 420, 492, 493, 499, 595, 610 – цитозины (C) (табл. 10).

**Таблица 10.** Молекулярно-генетические диагностические признаки видов группы «*Codonobdella truncata*»

	24	75	93	99	118	121	153	204	222	237	249	250	255	276	286	292	293	294	297	300	342	346	354	363	385	411	415	416	420	450
1	T	T	G	A	T	G	T	T	T	A	T	T	G	T	C	A	T	A	A	T	A	C	A	T	T	T	A	T	C	A
2	C	A	T	T	A	A	C	C	A	T	A	C	A	C	T	T	G	T	T	A	T	T	T	C	A	A	G	C	A	T
	453	481	482	483	489	492	493	495	499	505	507	517	519	526	530	541	561	579	585	591	595	600	604	609	610	620	621	624	627	644
1	A	T	A	T	G	C	C	G	C	A	A	T	T	G	A	T	A	T	T	T	C	T	A	T	C	T	A	T	G	A
2	T	A	C	A	C	A	A	T	T	G	T	G	C	A	T	C	G	A	A	A	T	C	T	C	T	C	T	A	A	T

Условные обозначения: по горизонтали расположены номера сайтов нуклеотидных последовательностей молекулярно-генетических паспортов, фоном выделены уникальные сайты; по вертикали: 1 – *Codonobdella truncata*, 2 – *Codonobdella abyssalis* sp. nov.

### Вид *Codonobdella abyssalis* sp nov.

**Голотип.** Россия, оз. Байкал, напротив п. Турка, собран с глубоководного гаммаруса, гл. 1215-1290 м, leg. Т. Е. Перетолчина (21-VIII-2008).

**Паратипы.** Россия, оз. Байкал, 2 экз. (Приложение 2: табл. 3): напротив п. Турка, собран с глубоководного гаммаруса, гл. 677-758 м, leg. Т.Е. Перетолчина (21-VIII-2008); напротив п. Турка, собран с глубоководного гаммаруса, гл. 1100 м, leg. Т.Е. Перетолчина (21-VIII-2008).

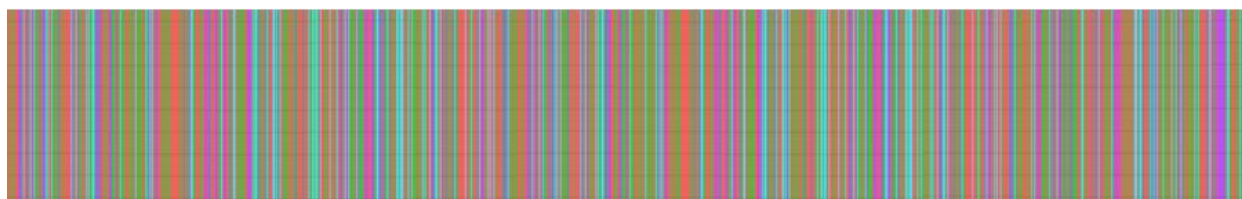
**Этимология.** Видовое название подчеркивает экологические особенности нового вида и его приуроченность к абиссальной зоне оз. Байкал.

**Диагноз вида.** Молекулярно-генетический паспорт *Codonobdella abyssalis* sp nov. (рис. 31Г) включает 60 диагностических признаков, отличающих этот вид от *Codonobdella truncata*, вида-двойника, имеющего идентичные морфологические признаки.

Молекулярная структура нуклеотидной последовательности *cox1* вида *Codonobdella abyssalis* sp nov. содержит уникальные нуклеотиды в позициях: 24, 153, 204, 250, 276, 363, 416, 482, 489, 519, 541, 600, 609, 620 – цитозины (С); позиции 75, 118, 121, 222, 249, 255, 300, 385, 411, 420, 481, 483, 492, 493, 526, 579, 585, 591, 624, 627 – аденин (А); 93, 99, 237, 286, 292, 294, 297, 342, 346, 354, 450, 453, 495, 499, 507, 530, 595, 604, 610, 621, 644 – тимины (Т) и 293, 415, 505, 517, 561 – гуанины (G) (табл. 10).

#### 4.3.3.4. Молекулярная идентификация вида *Cystobranchus mammilatus*

Молекулярно-генетический паспорт вида *Cystobranchus mammilatus* (рис. 32) сформирован на основе *cox1* нуклеотидной последовательности, полученной в результате ДНК-штрихкодирования (раздел 4.2.1) и соотнесён с тремя гомологичными последовательностями других представителей рода: *C. virginicus* (DQ414317), *C. salmositicus* (DQ414316), *C. respirans* (AY336021), доступными в международном банке генетических данных GenBank.



**Рисунок 32** – Молекулярный паспорт (идентификатор) вида *Cystobranchus mammilatus*

Молекулярно-генетический паспорт *C. mammilatus* (рис. 32) включает 28 уникальных сайтов (диагностических признаков), отличающих этот вид от других видов рода *Cystobanchus*: позиции 99, 166, 293, 457, 481, 529, 532, 630 – гуанины (G); позиции 242, 307, 325, 346, 474, 547, 548 – цитозины (C); позиции 169, 184, 364, 478, – аденины (A); позиции 62, 133, 244, 277, 362, 421, 473, 475, 539 – тимины (T) (табл. 11).

**Таблица 11.** Молекулярно-генетические диагностические признаки видов рода *Cystobanchus*

	62	99	133	166	169	184	242	244	277	293	307	325	346	362	364	421	457	473	474	475	478	481	529	532	539	547	548	630
1	A	A	A	A	T	G	T	A	A	A	T	T	A	G	T	A	A	A	G	A	T	A	A	A	C	A	T	T
2	A	A	A	A	T	G	T	A	A	A	T	T	A	G	C	A	A	C	A	A	T	A	A	A	C	A	T	A
3	A	A	C	A	T	G	T	A	A	A	A	A	A	G	T	A	A	G	A	A	T	A	T	T	C	A	T	A
4	T	G	T	G	A	A	C	T	T	G	C	C	C	T	A	T	G	T	T	T	A	G	G	G	T	C	C	G

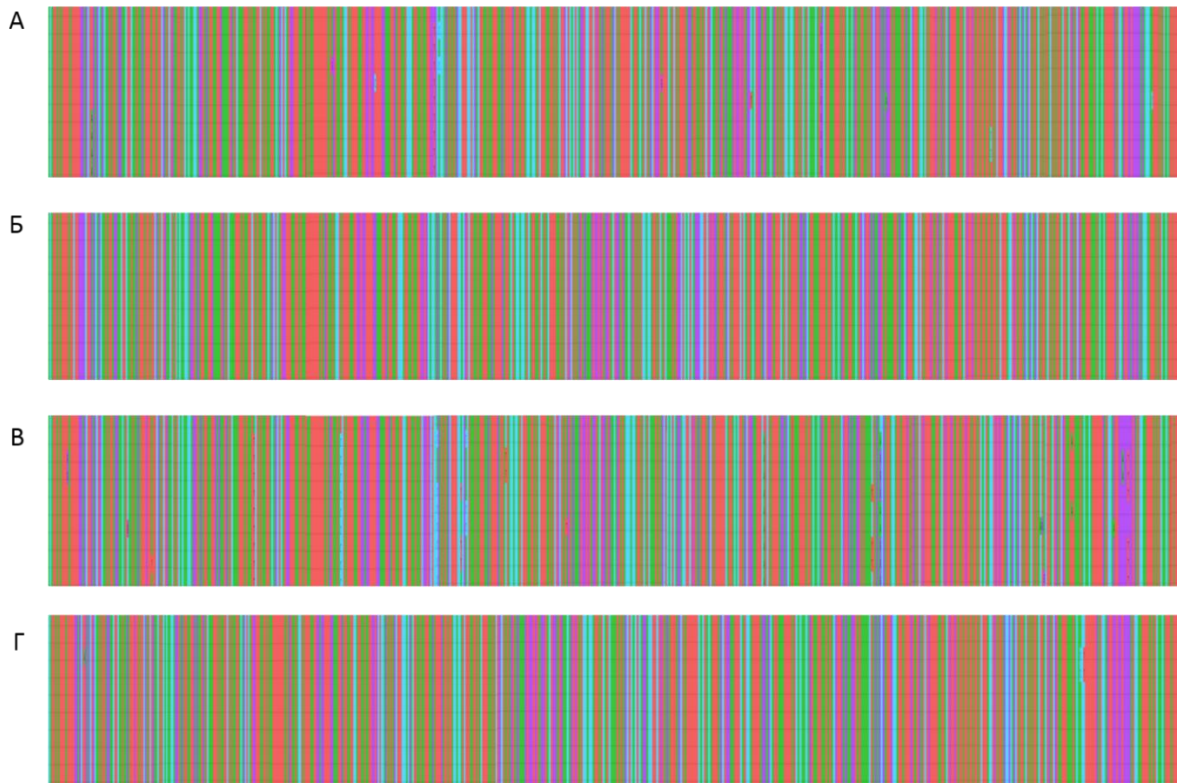
Условные обозначения: по горизонтали расположены номера сайтов нуклеотидных последовательностей молекулярно-генетических паспортов, фоном выделены уникальные сайты; по вертикали: 1 – *C. virginicus*, 2 – *C. salmositicus*, 3 – *C. respirans*, 4 – *C. mammillatus*.

#### 4.3.3.5. Молекулярная идентификация видов рода *Piscicola*

Молекулярно-генетические паспорта видов рода *Piscicola* (рис. 33) сформированы на основе 35 нуклеотидных последовательностей *cox1*, полученных в результате ДНК-штрихкодирования (раздел 4.2.1): *P. geometra* (12 шт., в том числе 6 шт. из GenBank), *P. nordica* (1 шт.), *P. sibirica* (16 шт.) и *P. khubsugulensis* (6 шт.).

#### **Вид *Piscicola geometra* (Linnaeus, 1761)**

Молекулярно-генетический паспорт *P. geometra* (рис. 33А) включает 10 уникальных сайтов (диагностических признаков), отличающих этот вид от других видов рода: позиции 201, 231, 321, 357 и 406 – цитозины (C), позиция 366 – тимин (T), позиции 474, 527 и 549 – гуанин (G), позиция 513 – аденин (A) (табл. 12).



**Рисунок 33** – Молекулярные паспорта (идентификаторы) видов: А – *Piscicola geometra*, Б – *Piscicola nordica*, В – *Piscicola sibirica*, Г – *Piscicola khubsugulensis*.

**Таблица 12.** Молекулярно-генетические диагностические признаки видов рода *Piscicola*

	45	90	201	222	231	234	276	282	321	336	339	357	366	372	381	396	400	405	406	423	447	462	474	498	513	527	549	555	561	577	606	630	
1	T	T	C	A	C	T	T	T	C	T	T	C	T	T	A	T	T	T	C	T	T	T	G	A	A	G	G	A	A	T	A	A	
2	T	T	T	A	T	T	A	C	T	T	T	T	C	G	G	C	T	T	T	T	T	C	A	T	T	T	A	A	A	T	A	A	
3	T	T	T	A	T	C	T	T	T	G	T	T	C	A	A	T	C	T	T	C	C	T	A	A	T	T	A	A	C	T	C	G	
4	A	C	T	C	T	T	T	T	T	T	C	T	C	A	A	T	T	C	T	T	T	T	T	A	A	T	T	A	G	A	C	A	T

Условные обозначения: по горизонтали расположены номера сайтов нуклеотидных последовательностей молекулярно-генетических паспортов, фоном выделены уникальные сайты; по вертикали: 1 – *Piscicola geometra*, 2 – *Piscicola nordica*, 3 – *Piscicola sibirica*, 4 – *Piscicola khubsugulensis*.

### Вид *Piscicola nordica* Kaygorodova, 2023

Молекулярно-генетический паспорт *P. nordica* (рис. 33Б) включает 7 уникальных сайтов (диагностических признаков), отличающих этот вид от других видов рода: позиция 276 – аденин (A), позиции 282, 396, 462 – цитозины (C), позиции 372 и 381 – гуанины (G), позиция 498 – тимин (T) (табл. 12).

### Вид *Piscicola sibirica* Kaygorodova, 2023

Молекулярно-генетический паспорт *P. sibirica* (рис. 33В) включает 8 уникальных сайтов (диагностических признаков), отличающих этот вид от

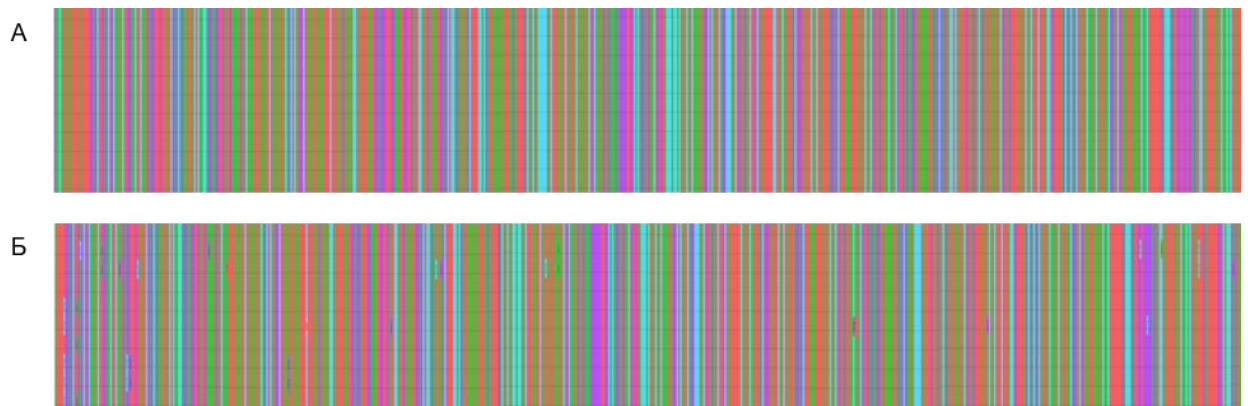
других видов рода: позиции 234, 400, 423, 447 и 561 – цитозины (С), позиции 336 и 630 – гуанины (G), позиция 606 – равновероятно цитозин или тимин (С или Т) (табл. 12).

### **Вид *Piscicola khubsugulensis* Kaygorodova, 2023**

Молекулярно-генетический паспорт *P. khubsugulensis* (рис. 33Г) включает 8 уникальных сайтов (диагностических признаков), отличающих этот вид от других видов рода: позиция 45 – аденин (А), позиции 90, 222, 339, 405 и 577 – цитозины (С), позиция 555 – гуанин (G), позиция 630 – тимин (Т) (табл. 12).

#### *4.3.3.6. Молекулярная идентификация видов рода *Acipenserobdella**

Молекулярно-генетические паспорта видов рода *Acipenserobdella* (рис. 34) сформированы на основе 26 *cox1* сиквенсов *A. sibirica*, полученных в результате ДНК-штрихкодирования (раздел 4.2.1), и одной гомологичной последовательности *A. volgensis* (OP377067), доступной в международном банке генетических данных GenBank.



**Рисунок 34** – Молекулярные паспорта (идентификаторы) видов: А – *Acipenserobdella volgensis*, Б – *Acipenserobdella sibirica* sp. nov.

### **Вид *Acipenserobdella volgensis* (Zykoff, 1903)**

Молекулярно-генетический паспорт *A. volgensis* (рис. 34А) включает 8 уникальных сайтов (диагностических признаков), отличающих этот вид от сестринского вида из Байкальского региона: позиции 183 и 493 – гуанины (G),

позиции 270, 289 и 399 – цитозины (С), позиция 312 – аденин (А), позиции 498 и 627 – тимины (Т) (табл. 13).

**Таблица 13.** Молекулярно-генетические диагностические признаки видов рода *Acipenserobdella*

Вид / Сайт	183	270	289	312	399	493	498	627
<i>Acipenserobdella volgensis</i>	G	C	C	A	C	G	T	T
<i>Acipenserobdella sibirica</i> sp. nov.	A	A	T	G	A	A	C	G

### **Вид *Acipenserobdella sibirica* sp. nov.**

Молекулярно-генетический паспорт *Acipenserobdella sibirica* sp. nov. (рис. 34Б) включает 8 уникальных сайтов (диагностических признаков), отличающих этот вид от сестринского вида *A. volgensis*, гомологичная последовательность которого получена из образца, собранного в европейской части России, и доступна в международной базе генетических данных GenBank (OP377067).

Молекулярная структура 26 нуклеотидных последовательностей *cox1* вида *Acipenserobdella sibirica* sp. nov. [148] содержит уникальные нуклеотиды в позициях 183, 270, 399 и 493 – аденины (А), позиция 289 – тимин (Т), позиции 312 и 627 – гуанины (G) (табл. 13).

Таким образом, молекулярно-генетические различия байкальских эндемичных видов варьируют в пределах 4-60, тогда как отличия номинальных видов, обитающих вне озера, базируются на 7-28 молекулярно-генетических диагностических признаках. Следовательно, морфология генома может служить эффективным критерием для идентификации видов сем. Piscicolidae. Более широкий диапазон генетических отличий у видов-эндемиков Байкала может свидетельствовать о их недавней и, вероятно, продолжающейся в современный период радиации.

## ГЛАВА 5. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ РЫБЬИХ ПИЯВОК

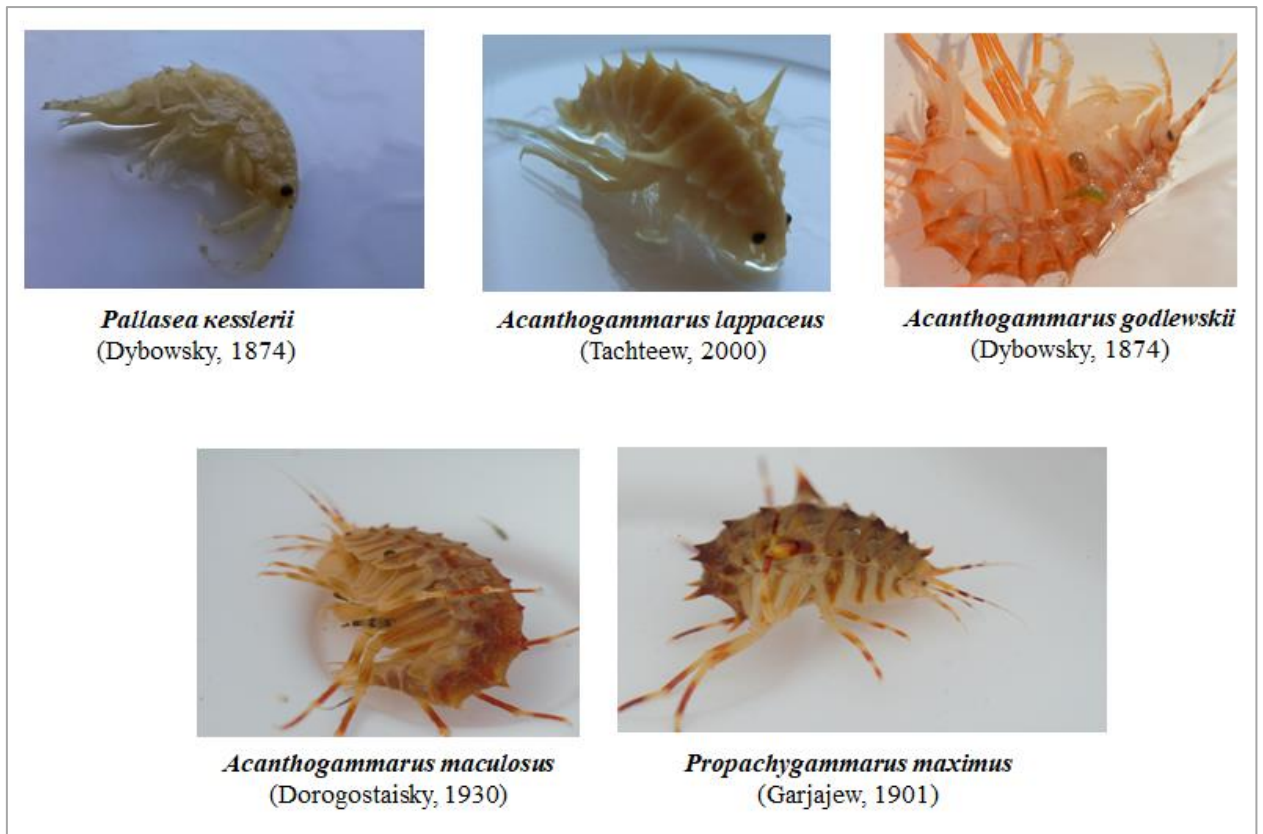
### 5.1. Экология и питание

#### 5.1.1. Экологические особенности и трофические взаимоотношения видов криптической группы «*Baicalobdella torquata*»

Филогенетические виды криптоической группы «*Baicalobdella torquata*» являются эндемиками оз. Байкал. По нашим натурным наблюдениям обитают по всей литорали оз. Байкал, многочисленны на глубинах 0,2-130 м. В коллекции имеются пиявки, собранные с грунта (песок, камни) и разных видов рачков-бокоплавов.

В ходе паразитологического осмотра установлено, что все пиявки криптоического комплекса «*Baicalobdella torquata*» питаются гемолимфой байкальских эндемичных ракообразных, что опровергает ранее бытовавшие представления об их паразитировании как на бычках-подкаменщиках сем. Cottidae Bonaparte, 1832, так и рачках-бокоплавах семейств Eulimnogammaridae Kamal'tynov, 1999 и Pallaseidae Tachteew, 2000, обитающих в литорали озера [21]. Детальный таксономический анализ видов-хозяев выявил пищевую зависимость двух генетически разнородных, но морфологически неразличимых видов пиявок, от разных видов амфипод.

Один из филогенетически идентифицированных видов группы «*Baicalobdella torquata*» обитает на глубине 3-65 м. Этот вид найден на амфиподах, 6 видов которых удалось идентифицировать: *Pallasea kesslerii* (Dybowsky, 1874), *Acanthogammarus lappaceus* (Tachteew, 2000), *Acanthogammarus godlewskii* (Dybowsky, 1874), *Acanthogammarus maculosus* (Dorogostaisky, 1930), *Propachygammarus maximus* (Garjajew, 1901) и *Eulimnogammarurus verrucosus* (Gerstfeldt, 1858) (рис. 35).



**Рисунок 35** – Амфиподы из Северной части оз. Байкал, на которых паразитируют пиявки *B. torquatoides*.

Другой филогенетический вид пиявок этой группы *Baicalobdella torquatoides* sp. nov., образцы которого собраны на глубине 0,2-15 м, предпочитает в качестве хозяев амфипод других видов, в частности: *Eulimnogammarurus maackii* (Gerstfeldt, 1858); *Eulimnogammarurus verrucosus* (Gerstfeldt, 1858) и *Pallasea cancelloides* (Gerstfeldt, 1858) (рис. 36). Это единственный байкальский эндемик, обнаруженный в верхнем течении р. Ангара.



**Рисунок 36** – Амфиподы из Южной части оз. Байкал, на которых паразитируют пиявки *B. torquata*.

Таким образом, анализ трофических связей пиявок криптоической группы «*Baicalobdella torquata*» выявил, что виды различаются не только филогенетически, но и расходятся по пищевым предпочтениям.

### **5.1.2. Экологические особенности и трофические взаимоотношения видов криптоической группы «*Baicalobdella cottidarum*»**

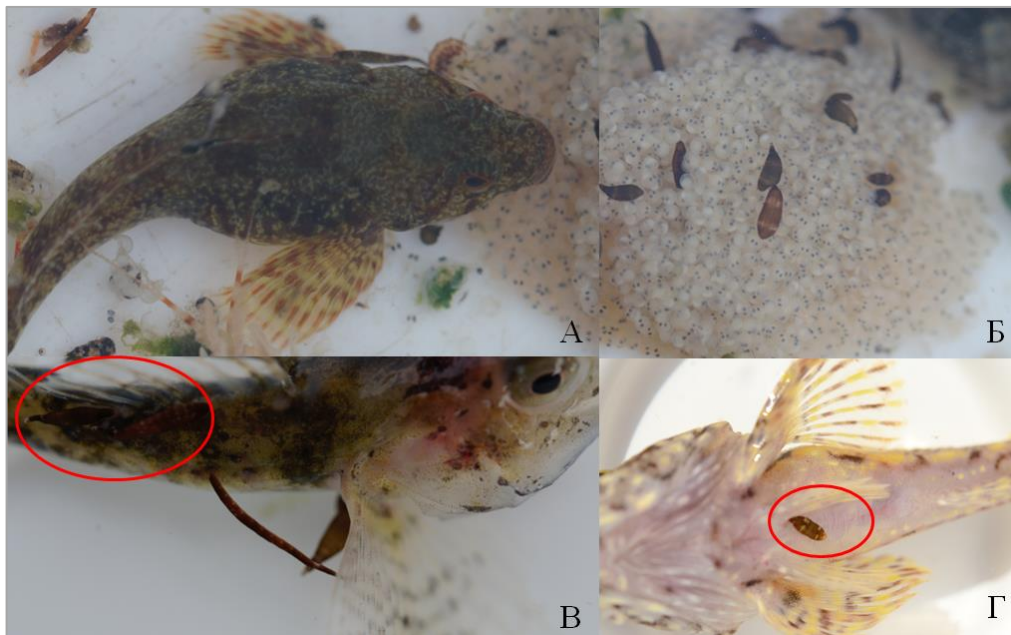
Представители криптоической группы «*Baicalobdella cottidarum*» являются эндемиками оз. Байкал и широко распространены в литоральной и сублиторальной зонах (от уреза воды до 146 м) по всему озеру. Пиявки паразитируют на бычках-подкаменщиках, встречаются на их кладках и в свободном состоянии на грунте (песок, камни).

Автор, описавший вид *Baicalobdella cottidarum* [14] указывал, что эти пиявки паразитируют исключительно на желтопёром бычке-подкаменщике *Cottocomephorus grewinkii* (Dybowski, 1874). Позднее В. Эпштейн [56] подтвердил этот факт. До настоящего времени о других видах рыб, потенциальных хозяевах *B. cottidarum*, не было известно, хотя в Байкале рогатковые рыбы представлены богатым букетом, состоящим из 33 видов [39]. Наши данные свидетельствуют о более разнообразном таксономическом составе рыб-хозяев паразитических пиявок группы «*Baicalobdella cottidarum*».

Два байкальских вида бычков-подкаменщиков желтокрылка и каменная широколобка *Paracottus knerii* (Dybowski, 1874) наиболее склонны к заболеванию бделлёзом (рис. 37).

Как показывает анализ многолетнего коллекционного материала, в период с 2011 по 2015 гг. экстенсивность заражения (ЭИ) пиявками каменной широколобки в среднем составляла 60%, интенсивность инвазии (ИИ) – до 13 экз. пиявок на рыбу. Модальный интервал интенсивности заражения (МИ) составлял 5-6 экз. пиявок при индексе обилия (ИО) – 2,88. На рисунке 37 отображены области локализации паразитов на теле рыбы-хозяина. Эктопаразиты располагались на плавниках, преимущественно у оснований спинного (рис. 37В) и грудного плавников (рис. 37Г). Кроме того, обнаружено,

что многочисленная молодь пиявки *B. cottidarum* питается на кладках яиц каменной широколобки (рис. 37Б).



**Рисунок 37** – Заражённость рыб пиявкой *Baicalobdella cottidarum*. А – внешний вид каменной широколобки с прикреплёнными паразитами; Б – кладка яиц каменной широколобки; В и Г – локализация паразитов.

Уровень заболеваемости желтокрылки был несколько ниже по сравнению с каменной широколодкой и составлял в среднем 45%. Интенсивность заражения (ИИ) желтокрылки тоже была несколько ниже, чем у каменной широколобки (до 10 экз. пиявок на рыбу), хотя чаще встречалось 4-5 экз. пиявок на одной рыбе. Заболеваемость рыб характеризовалась высоким индексом обилия паразитов (ИО), который для желтокрылки составлял 1,76.

Другие два вида подсемейства Cottocomphorinae Taliev, 1955 (большеголовая широколобка *Batrachocottus baicalensis* (Dybowski, 1874) и пёстрокрылая широколобка *B. multiradiatus* Berg, 1907) менее подвержены заболеванию бделлёзом. В их популяциях в 2014-2015 гг. ЭИ составила 38 и 18% соответственно. Интенсивность инвазии была ниже (1-4 экз. пиявок на рыбу), чем у других бычков-подкаменщиков. Индекс обилия паразитов (ИО) составил 0,89 для большеголовой широколобки и 0,29 у пёстрокрылой

широколобки. На этих рыбах обнаружены пиявки видов *B. izhimeica* sp. nov., *B. barguzinica* sp. nov. и *B. jakshakanensis* sp. nov.

В ходе исследования выявлено, что представители глубоководного подсемейства *Abyssocottinae* Berg, 1907, большинство из которых живут на глубинах ниже 200 м [31] тоже подвержены заболеваемости бделлёзом. Паразитологический анализ 481 экз. рыб, относящихся к 12 видам этого семейства, показал, что пиявки *B. barguzinica* sp. nov. и *B. jakshakanensis* sp. nov. были обнаружены на пяти из них: малоглазая широколобка *Abyssocottus korotneffi* Berg, 1906, плоскоголовая широколобка *Asprocottus platycephalus* Taliev, 1955, горбатая широколобка *Cyphocottus megalops* (Gratzianov, 1902), тёмная широколобка *Limnocottus griseus* (Taliev, 1955) и большая широколобка *Procottus major* Taliev, 1949.

Наибольшая распространённость бделлёза (ЭИ=23%) среди глубоководных рогатковых рыб отмечена у плоскоголовой широколобки при ИИ – 3-8 экз. пиявок на одну особь рыб. Индекс обилия паразитов на рыбе (ИО) составил 0,81, что значительно ниже, чем у массовых байкальских видов подсем. *Cottosomorphorinae*.

Высокие показатели заражённости выявлены у тёмной и большой широколобок. В первом случае это, скорее всего, связано с нерепрезентативностью выборки. Оба образца тёмной широколобки, отловленные в 2012 г., были поражены пиявками (ИИ=1, ИО=0,2).

Распространённость заражённости пиявками у малоглазой и горбатой широколобок была в пределах 17-18% с интенсивностью инвазии (ИИ) 2-4 у обоих видов. Индекс обилия (ИО) составлял 0,5 и 0,83 у малоглазой и горбатой широколобок соответственно.

Таким образом, уровень заболеваемости бделлёзом был выше у представителей подсем. *Cottosomorphorinae* по сравнению с представителями подсем. *Abyssocottinae* (53% против 30% в среднем за 5 лет). Исключение составляет большая широколобка *P. major*, истинно глубоководный вид,

с более высоким уровнем заражённости, выявленном в 2014 г. (ЭИ=75%, ИИ = 3-4, ИО=1,91).

Высокая распространённость бделлёза у байкальских рогатковых рыб, вероятно, экологически детерминирована. Виды, нерестящиеся в мелководной зоне озера, страдают от бделлёза чаще и сильнее поражаются, чем истинно абиссальные виды. Это, по-видимому, связано с тем, что плотность популяции вида-хозяина на меньших глубинах, как правило, выше, чем в глубоководных частях озера. Эта гипотеза подтверждает высокую распространённость бделлёза не только у видов Cottocomerpharinae, которые нерестятся в литорали, но и у большой широколобки (Abyssocottinae), одного из самых многочисленных видов абиссальной зоны оз. Байкал.

Пищевые предпочтения четырёх видов криптоического комплекса «*Baicalobdella cottidarum*», в целом, различаются (табл. 14). Пиявки вида *B. cottidarum* паразитируют на каменной широколобке и желтокрылке, тогда как в рацион видов *B. izhemeica* и *B. barguzinica* дополнительно входят большеголовая и пёстрокрылая широколобки. Кроме того, *B. barguzinica* питается кровью большой, тёмной, малоглазой, плоскоголовой и горбатой широколобок. Рацион *B. jakshakanensis* полностью совпадает с таковым *B. barguzinica*.

**Таблица 14.** Трофические связи пиявок группы «*Baicalobdella cottidarum*»

Рыбы \ Пиявки	<i>B. cottidarum</i>	<i>B. izhemeica</i>	<i>B. barguzinica</i>	<i>B. jakshakanensis</i>
<i>P. kneri</i>	+	+	+	+
<i>C. gerwinkii</i>	+	+	+	+
<i>B. multiradiatus</i>		+	+	+
<i>B. baicalensis</i>		+	+	+
<i>A. korotneffi</i>			+	+
<i>A. placephalus</i>			+	+
<i>C. megalops</i>			+	+
<i>P. maior</i>			+	+
<i>L. griseus</i>			+	+

### 5.1.3. Экологическая характеристика и трофические связи видов рода *Codonobdella*

Виды *Codonobdella rufulus* sp. nov. и *Codonobdella tenebris* sp. nov. являются эндемиками Байкала и, как показано в разделе 4.1, чётко дифференцируются по морфологическим признакам, однако их экологические предпочтения практически совпадают. Оба вида обитают в открытых водах на глубоководных участках озера и питаются гемолимфой амфипод.

Пиявки вида *Codonobdella rufulus* sp. nov. найдены как на хозяевах, так и в свободном состоянии на грунте (песок, камни) по всей акватории Байкала (многочисленны в Баргузинском заливе, Богучанской губе, у мыса Слюдянский), распространены на глубине 40-1100 м, преобладают в Средней котловине озера, в большом количестве обнаружены на Селенгинском мелководье.

Пиявки сестринского вида *Codonobdella tenebris* sp. nov. собраны с грунта (песок, камни) и с хозяина по всей акватории Байкала на глубинах от 11-700 м. Наиболее многочисленны в северном створе пролива Малое Море.

Оба вида пиявок питаются гемолимфой амфипод трёх видов: *Acanthogammarus maculosus*, *A. lappaceus* и *Parapallasea puzyllii* Dorogostaisky, 1922. Кроме того, пиявки вида *Codonobdella rufulus* sp. nov. были найдены на амфиподах *Acanthogammarus grewingkii* (Dybowsky, 1874). Таким образом, два морфологически выраженных вида кодонобделл конкурируют между собой за питание, как составную часть экологической ниши; и, вероятно, представляют собой молодые виды, один из которых освоил глубины более 700 м.

Истинно абиссальные виды-двойники комплекса «*Codonobdella truncata*» тоже относятся байкальским эндемикам. По литературным данным *C. truncata* является паразитом глубоководных амфипод и бычков-подкаменщиков [56]. Такое совмещение пищевых стратегий представляется нам маловероятным. Мы не обнаружили бычков-подкаменщиков в качестве её хозяина. Наша коллекция пиявок этого вида свидетельствует о питании *C. truncata* за счёт четырёх видов глубоководных амфипод: *Acanthogammarus*

*grewingkii*, *Parapallasea lagowskii* (Dybowsky, 1874), *Garjajewia sarsi* Sowinsky, 1915 и *Paragarjajewia petersi* (Dybowsky, 1874). Вид *C. truncata* обитает в диапазоне глубин от 870 до 910 м. Утверждения о её нахождении в литоральной зоне озера [21,56] вероятно связаны с отнесением к этому виду пиявок *Codonobdella rufulus* sp. nov. и *Codonobdella tenebris* sp. nov.

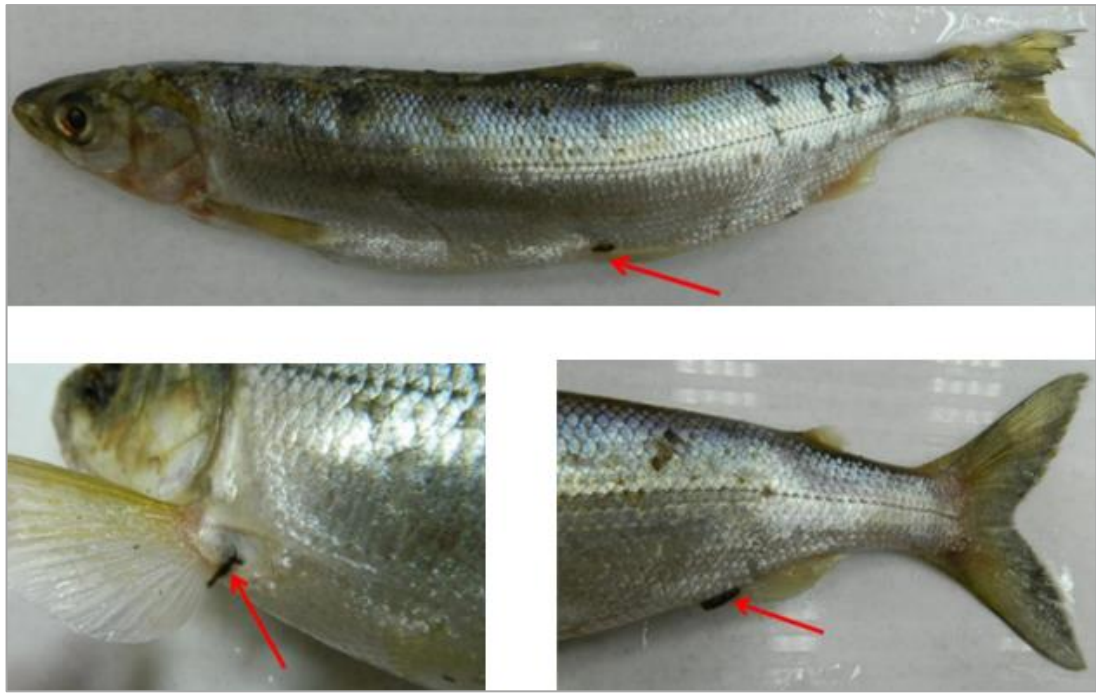
*Codonobdella abyssalis* sp. nov. найдена на глубинах 677-1290 м. В рацион этой пиявки входят те же четыре вида амфипод, что у сестринского вида *C. truncata*, и дополнительно *Ommatogammarus albinus* (Dybowsky, 1874).

Виды криптического комплекса «*Codonobdella truncata*» преобладают в Средней котловине Байкала, где паразитируют на амфиподах, предпочитая представителей вида *A. grewingkii*, интенсивность заражения (ИИ) которых достигает 5-7 экз. пиявок на одну особь.

#### 5.1.4. Экология и трофические связи *Acipenserobdella sibirica* sp. nov.

Пиявки *Acipenserobdella sibirica* sp. nov. в отличие от своего сородича *A. volgensis*, питающегося за счёт осетровых, паразитируют на лососевых рыбах, таких как байкальский омуль, острорылый ленок, сиг-пыжьян и чёрный байкальский хариус, обитающих в реках Ангара, Селенга и Баргузин.

При паразитологическом обследовании 663 экз. байкальского омуля, нерестящегося в Селенге, было выявлено 27 экз. пиявок *A. sibirica* sp. nov. Это первое обнаружение бделлёза у байкальского омуля (рис. 32). С учётом количества исследованной рыбы и собранных с неё пиявок распространённость паразитемии пиявок у селенгинской популяции омуля в 2013 г. составляла не менее 4,07% с интенсивностью инвазии один паразит на особь рыбы. Паразиты располагались на плавниках, в основном анальном, брюшном и грудном (рис. 38) [150].



**Рисунок 38** – Байкальский омуль из р. Селенга. Стрелками красного цвета указаны области прикрепления эктопаразита [150].

В 2016-2017 гг. средний показатель распространённости бделлёза (ЭИ) у чёрного байкальского хариуса в р. Ангара составлял 5%. Несмотря на близкий уровень ЭИ к таковому у байкальского омуля из Селенги, интенсивность инвазии чёрного байкальского хариуса в Ангаре была значительно выше (ИИ=3-16 экз. пиявок на рыбу), что отразилось в высоком значении индекса обилия (ИО=0,41).

Находки пиявок вида *Acipenserobdella sibirica* sp. nov. на сиге-пыжьяне, байкальском омуле, острорылом ленке и чёрном байкальском хариусе из р. Баргузин носили случайный характер, поэтому паразитологические показатели имеют низкую достоверность (ЭИ=25%, ИИ=3-8, ИО=0,31).

В целом, существует высокая вероятность недооценки паразитологических показателей в связи с возможной гибелью паразитов во время отлова рыб, а также в силу того, что некоторые пиявки, чувствуя опасность, могли покинуть хозяина до его фиксации и, таким образом, не были учтены при паразитологическом осмотре.

### 5.1.5. Экологические особенности пиявок родов *Piscicola* и *Cystobranchnus*

Пиявки родов *Piscicola* и *Cystobranchnus* являются факультативными эктопаразитами рыб, насытившись, они покидают хозяина и большую часть жизни проводят на дне среди водной растительности.

*Piscicola geometra* – транспалеарктический вид, широко распространённый в пресных водоёмах с благоприятным кислородным режимом от Западной Европы до Западной Сибири [146]. Вид не проявляет специфичности к хозяину и питается кровью разных видов преимущественно соровых рыб.

В Восточной Сибири широко распространён вид *Piscicola sibirica*. В пределах Байкальского региона эти пиявки обнаружены на водной растительности в Посольском Соре оз. Байкал, в оз. Гусиное и р. Ина (приток Баргузина), а также сняты с щуки из Иркутского и Братского водохранилищ (р. Ангара). Их хозяевами являются различные виды преимущественно соровых рыб: обыкновенная щука, речной окунь и др. Одна особь *Piscicola sibirica* была случайно найдена на чёрном байкальском хариусе из р. Ангара. При обследовании 234 экз. окуня из Чивыркуйского залива оз. Байкал было снято 123 экз. пиявок (ЭИ=25%, ИИ=1-3). В оз. Гусиное в 2015 г. распространённость писциколёза (ЭИ) окуня составляла 16% (ИИ=1-4, ИО=0,76).

Сестринский вид *Piscicola khubsugulensis* является эндемиком оз. Хубсугул (Монголия) и специфичным паразитом косоогольского хариуса. Выборочный паразитологический анализ 76 экз. рыбы-хозяина выявил 43 экз. паразитических пиявок, что свидетельствует о высоком уровне заболеваемости рыб (ЭИ=27%, ИИ=1-2, ИО=0,29).

Вид *Piscicola nordica* обнаружен на сиге *C. lavaretus* из оз. Головка (Харбейские озёра, Республика Коми). Эктопаразит, по-видимому, предпочитает сиговых рыб.

Транспалеарктический вид *Cystobranchnus mammilatus* является специфичным паразитом налима. Две особи этого вида были обнаружены

в р. Печора (Европейская часть России) и 1 экз. в р. Селенга (Восточная Сибирь). Согласно литературным данным в Прибайкалье *S. mammilatus* широко распространён в бассейнах крупных притоков оз. Байкал (Селенга, Верхняя Ангара) [56].

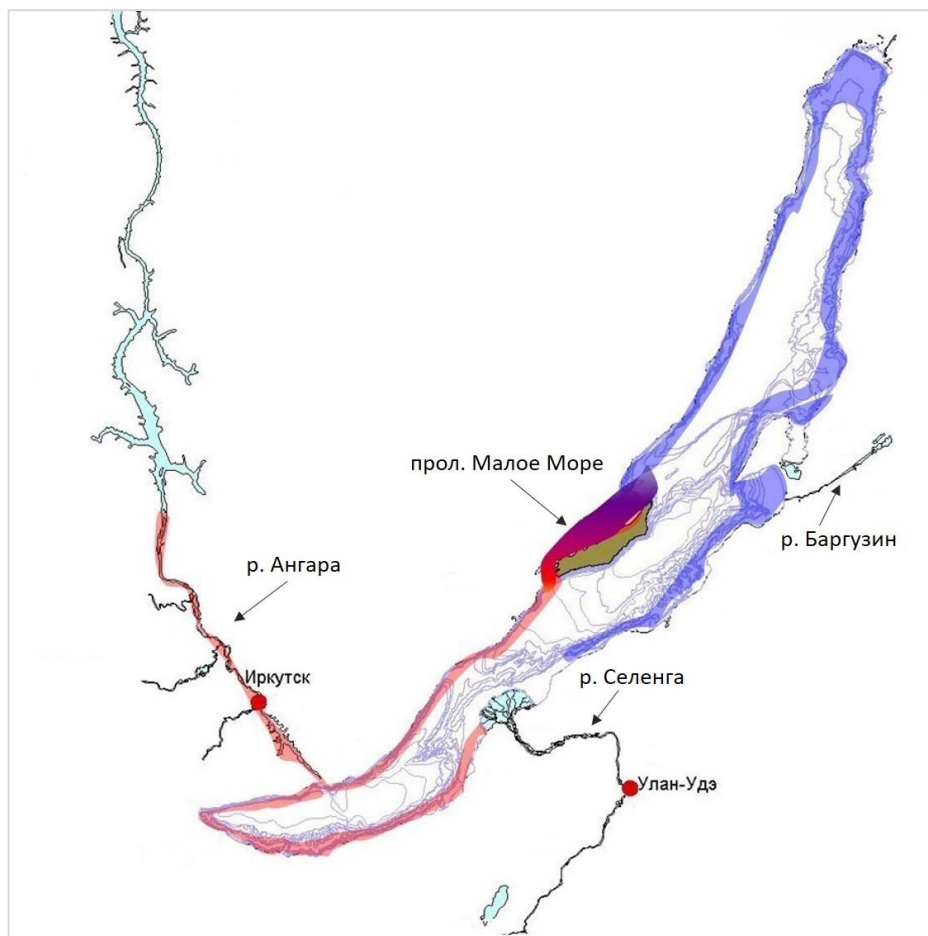
## 5.2. Пространственное распределение видов

### 5.2.1. Биогеография байкальских эндемичных видов

Обобщение и анализ географических данных собранного в экспедициях биологического материала подтвердили эндемичный характер видов, входящих в состав трёх криптических комплексов, выявленных с помощью молекулярно-филогенетических методов в составе фауны оз. Байкал («*Baicalobdella torquata*», «*Baicalobdella cottidarum*» и «*Codonobdella truncata*»), а также видов группы *Codonobdella* spp. Распространение этих писциколид ограничено олиготрофным оз. Байкал, поскольку все они являются строгими оксифилами и чувствительны к незначительному загрязнению водной среды. Исключение составляет вид *Baicalobdella torquata*, биогеография которого свидетельствует о его проникновении в верхнее течение р. Ангара, единственной реки, вытекающей из Байкала (рис. 39).

Филогеографический анализ выявил чёткую приуроченность криптических видов байкальских эндемичных пиявок, паразитирующих на амфиподах литоральной зоны озера: *B. torquata* обитает в южной части Байкала, тогда как *B. torquatoides* sp. nov. – в северной (рис. 39). Такому расхождению по котловинам озера способствуют трофические связи пиявок с хозяевами, которые проявляются в привязанности эктопаразита к определённой группе амфипод (рис. 36). Виды группы «*Baicalobdella torquata*» распределены по всей литорали озера в диапазоне глубин от 0,2 до 140 м. Ареалы видов *B. torquata* и *B. torquatoides* sp. nov. пересекаются в проливе Малое Море, где оба вида встречаются совместно [171]. Возможно, в геологическом прошлом эти виды населяли два разных водоёма, предшественника Байкала, объединённых в результате кайнозойских

преобразований в единую впадину современного озера. Таким образом, биоэкологическая обеспеченность новообразованного озера восполнялась в результате медленной пространственной дисперсии фауны водоёмов-предшественников: виды *B. torquata* и *B. torquatoides* sp. nov постепенно заселяли свободные ниши, продвигаясь навстречу друг другу, пока не встретились в проливе Малое Море (Средний Байкал). Взаимопроникновению ареалов двух видов вдоль восточного побережья Байкала препятствует обширное Селенгинское мелководье. Вероятно, лимитирующим фактором служит качество воды в мелководной зоне напротив устья Селенги. Однако амфиподы вида *Eulimnogammarus verrucosus*, на которых эти пиявки паразитируют, до недавнего времени являлись массовыми видами в дельте Селенги, пока не разразилась экологическая угроза их существованию [28].



**Рисунок 39** – Ареал криптического комплекса эндемичных байкальских видов группы «torquata». Розовым показан ареал *Baicalobdella torquata* (южный вид), голубым – *Baicalobdella torquatoides* (северный вид), переходными оттенками – область совместного обитания двух сестринских видов.

Анализ биогеографии криптического комплекса эндемичных байкальских видов группы «*Baicalobdella cottidarum*», состоящего из четырёх морфологически неразличимых видов (*B. cottidarum*, *B. izhemeica* sp. nov., *B. barguzinica* sp. nov. и *B. jakshakanensis* sp. nov.), показал, что они обитают на глубинах от 0 до 146 м, однако имеют отличия в географическом распределении: *B. cottidarum* встречается только в южной котловине Байкала от уреза воды до 30 м; *B. izhemeica* sp. nov. обнаружена на глубинах 10-30 м в проливе Малое Море и с восточной стороны от острова Ольхон (средняя котловина озера); *B. jakshakanensis* sp. nov. обитает в диапазоне глубин 11-146 м на восточном побережье Среднего и Северного Байкала; *B. barguzinica* sp. nov. равномерно распределена по всему периметру Байкала на глубинах от 3 до 65 м (табл. 15). Границы между ареалами этих видов не обнаружены. Такому распределению, вероятно, так же как у «*Baicalobdella torquata*», способствовал процесс геодисперсии после эрозии барьеров при формировании единой котловины Байкала. В случае с *B. barguzinica* sp. nov. дисперсия была более успешной предположительно из-за того, что этот вид мог изначально присутствовать во всех трёх водоёмах-предшественниках Байкала.

**Таблица 15.** Географическая приуроченность видов группы «*Baicalobdella cottidarum*»

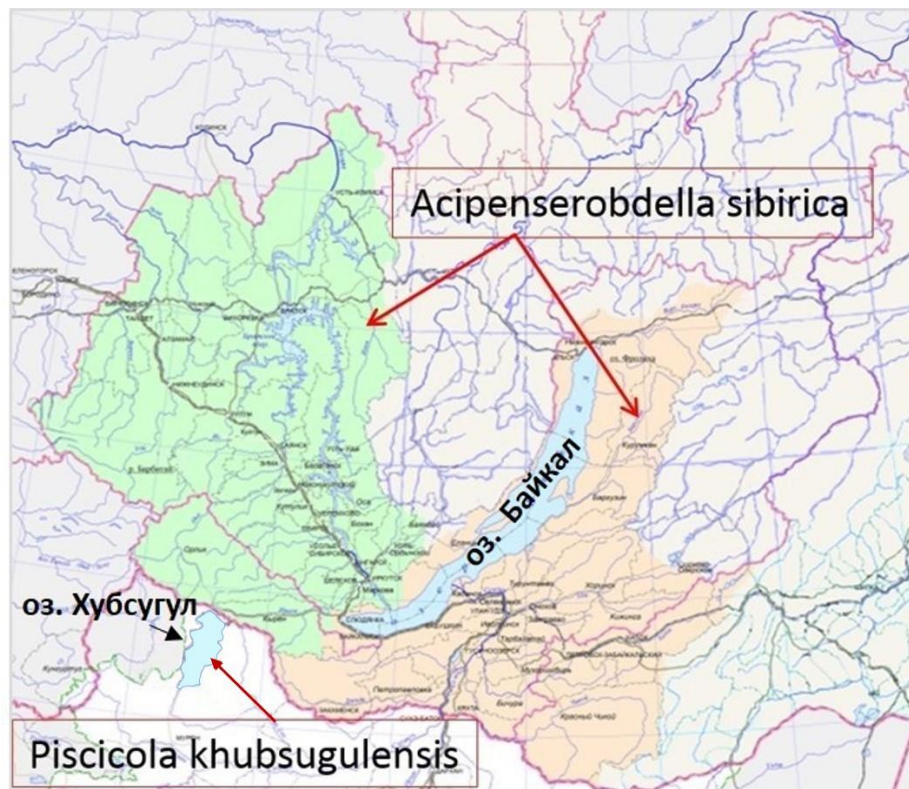
Котловина озера \ Пиявки	<i>B. cottidarum</i>	<i>B. izhemeica</i>	<i>B. barguzinica</i>	<i>B. jakshakanensis</i>
Южная	+		+	
Средняя		+	+	+
Северная			+	+

Эктопаразиты амфипод рода *Codonobdella* освоили глубоководные части трёх котловин Байкала, где им практически нет конкуренции. Морфологически выраженные виды рода обитают по всему озеру, *C. rufulus* sp. nov. найден на глубинах до 700 м, а *C. tenebris* sp. nov. – до 1100 м. Видо-двойники по морфологическим признакам *C. truncata* и *C. abyssalis* sp. nov.,

паразитируя на крупных видах глубоководных амфипод, успешно распространились на максимальных глубинах по всему Байкалу, экологически не пересекаясь с представителями других групп амфиподзависимых пиявок.

### 5.2.2. Биогеография новых видов рыбных пиявок Байкальского региона

Впервые обнаруженный нами на нерестовой популяции селенгинского омуля новый морфовид *Acipenserobdella sibirica* sp. nov., как показали результаты анализа его географии, широко распространён в бассейнах оз. Байкал и р. Ангара (рис. 40) [150].



**Рисунок 40** – Биогеография новых видов рыбных пиявок в Прибайкалье. Цветным фоном выделены бассейны рек: зелёным – Ангары, коричневым – Селенги.

Несмотря на то, что южная часть водосборного бассейна р. Лена имеет обширную зону контакта с Ангарским и Байкальским бассейнами и богата лососевыми рыбами, потенциальными хозяевами *A. sibirica*, тем не менее, эта пиявка в Ленском бассейне не найдена. Особенности биогеографии *A. sibirica* предположительно связаны с межвидовой конкуренцией за общий пищевой

ресурс с широко распространённым в Ленском бассейне реликтовым пиявкоподобным паразитом *Acanthobdella peledina* Grube, 1850 [148].

Другой новый вид *Piscicola khubsugulensis*, обнаруженный в ходе данного исследования, является эндемиком оз. Хубсугул и за его пределами этого озера не встречается (рис. 40). Фактором, лимитирующим распространение этого уникального эктопаразита, является ареал рыбы-хозяина – эндемичного хубсугульского хариуса.

### 5.2.3. Биogeография видов рода *Piscicola*, обитающих в Евразии

Пресноводная фауна Piscicolidae признаётся в целом голарктической и преимущественно западнопалеарктической, за исключением представителей родов *Myzobdella* Leidy, 1851 (неотропический) и *Limnotrachelobdella* (восточно-палеарктический), которые могут быть вторичными вселенцами из моря [215,231]. Согласно современным данным, в мире насчитывается 73 вида пресноводных рыбьих пиявок [71,72,74,76,144-147,149,150,215]; из них 52 вида (в том числе 10 новых видов, обнаруженных в ходе данного исследования) распространены в Палеарктике и только 7 обнаружены в Неарктике.

Разнообразие рода *Piscicola* насчитывает 28 видов, подавляющее большинство которых встречается в Северном полушарии, за исключением *P. platensis* Cordero, 1933 из Южной Америки. Только два вида рода *Piscicola* (*P. milneri* и *P. punctata*) были зарегистрированы в Северной Америке [152].

Вид *P. geometra* по литературным данным известен как широко распространённый по всей палеарктической зоогеографической области, однако ещё Е. И. Лукин [21] отмечал, что этот вид не встречается в оз. Байкал.

Филогеографический анализ обширного материала пиявок, полученного из разных частей Палеарктики, подтвердил отсутствие *P. geometra* не только в Байкале, но и в водоёмах Прибайкалья и Забайкалья. Несмотря на целенаправленный поиск в бассейнах рек Ангара и Селенга пиявки вида *P. geometra* не обнаружены (Приложение 2: табл. 3).

Реки Ангара и Енисей представляют единый гидрологический комплекс; в Енисее *P. geometra* тоже отсутствует, хотя экологические условия её существования и в Енисее, и в Ангаре мало отличаются, например, от Оби, где *P. geometra*, несомненно, присутствует [21]. В природе, как известно, свободная ниша долго не пустует. Действительно, нами обнаружено, что пиявки вида *P. sibirica* широко распространены в реках и озёрах Восточной Сибири (Приложение 2: табл. 3), выполняя ту же экологическую функцию, что и *P. geometra* и, следовательно, являются его географическим викариатом [146]. Географическая граница, разделяющая ареалы этих рыбьих пиявок, совпадает с руслом реки Енисей (рис. 41).



**Рисунок 41** – Биogeография видов рода *Piscicola* [146]: ареал *P. geometra* (светло-голубая область), *P. milneri* (светло-зелёная область) и *P. sibirica* (бледно-красная область). Водные бассейны, где найдена *P. sibirica*, выделены красным цветом и отмечены цифрами 1 (Байкало-Ангарский бассейн) и 2 (бассейн р. Яны).

Таким образом, ареал вида *P. geometra* на востоке не выходит за пределы Западно-Сибирской равнины, а его географический викариат *P. sibirica* распространён в Восточной Сибири, наиболее древней (докембрийской) части континента (рис. 41).

*Piscicola milneri* – ещё один филогенетически родственный вид, который в прошлом часто путали с *P. geometra*. Этот вид был обнаружен в районе Великих озёр, расположенном в восточной части США, на Аляске и по всей Канаде [152]. По нашим данным, северо-американская *P. milneri* и восточносибирская *P. sibirica* являются филогенетически наиболее близкими видами рода *Piscicola* (генетическое расстояние 2,56%, Приложение 5),

несмотря на то, что они в настоящее время обитают на разных континентах (рис. 41).

Недавно исследователи, изучающие земную кору, доказали существование единого докембрийского континента (от 1,8 до 700 млн лет назад), объединявшего современную Северную Америку и Восточную Сибирь [112], что может объяснить сходство фаун Неарктики и Восточной Палеарктики. Формирование Беренгового пролива, разделившего континенты Евразию и Северную Америку приблизительно 5,5 млн. лет назад [170], окончательно прервало поток генов, что способствовало дивергенции и образованию североамериканского вида *P. milneri*. Этот молодой североамериканский вид продолжил ту же экологическую миссию, что и его предшественник *P. sibirica* [146].

Таким образом, вид *P. sibirica*, обитающий в Восточной Сибири, является викариатом как палеарктической *P. geometra*, так и неарктической *P. milneri*, поскольку все три вида занимают одинаковую экологическую нишу на разных территориях.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Комплексное исследование фауны рыбьих пиявок (Hirudinea: Piscicolidae) достоверно доказывает существование 15 видов (Приложение 1, табл. 2) в водоёмах Байкальского региона, включая 10 новых видов, что расширяет видовой список более чем в два раза от известного до настоящего времени (табл. 1).

Морфологический анализ позволил выявить 9 хорошо идентифицируемых видов, обитающих в оз. Байкал и других водоёмах Прибайкалья, из них 5 представляют собой новые для науки виды (*Acipenserobdella sibirica* sp. nov., *Codonobdella rufulus* sp. nov., *C. tenebris* sp. nov., *Piscicola khubsugulensis* и *P. sibirica*). Кроме того, дополнено описание типового вида рода *Piscicola* (*P. geometra*) и описан новый вид *Piscicola nordica* из Харбейских озёр (Республика Коми).

Применение молекулярных методов вкупе с современными биоинформационными подходами к делимитации видов позволило подтвердить таксономический статус морфологически идентифицированных видов и дополнительно выявить три комплекса криптических видов: «*Baicalobdella torquata*» (2 вида), «*Baicalobdella cottidarum*» (4 вида) и «*Codonobdella truncata*» (2 вида). Криптические виды морфологически схожи. Распознаванию таких видов способствует привлечение дополнительной информации о их генетических и экологических отличиях.

В ходе молекулярно-генетической паспортизации видов на основе полученных в ходе биоинформационного анализа ДНК-штрих-кодов выявлены новые таксономические признаки, позволяющие надёжно дифференцировать 15 видов фауны Байкальского региона, включая фенотипически скрытые виды: *Baicalobdella izhemeica* sp. nov., *B. barguzinica* sp. nov., *B. jakshakanensis* sp. nov., *B. torquatoides* sp. nov. и *C. abyssalis* sp. nov.

Исследование трофических связей и географического распространения показало, что криптические виды *Baicalobdella torquata* и *Baicalobdella*

*torquatoides* sp. nov. занимают разные ареалы и отличаются по пищевым предпочтениям, тогда как виды в криптических группах «*Baicalobdella cottidarum*» (*B. cottidarum*, *B. izhemeica* sp. nov., *B. barguzinica* sp. nov., *B. jakshakanensis* sp. nov.) и «*Codonobdella truncata*» (*C. truncata* и *C. abyssalis* sp. nov.) экологически близки, а их межвидовые отличия заключаются в разном сочетании экологических признаков.

### **Видовое разнообразие фауны Piscicolidae Байкальского региона:**

Род *Acipenserobdella* Epstein, 1969

1. *A. sibirica* sp. nov.
2. *A. volgensis* (Zykoff, 1903) – образцы отсутствуют в нашей коллекции.

Род *Baicalobdella* Dogiel, 1957

3. *Baicalobdella cottidarum* Dogiel, 1957
4. *B. izhemeica* sp. nov. – дифференцируется по совокупности морфологических, экологических и молекулярно-генетических признаков.
5. *B. barguzinica* sp. nov. – дифференцируется по совокупности морфологических, экологических и молекулярно-генетических признаков.
6. *B. jakshakanensis* sp. nov. – дифференцируется по совокупности морфологических, экологических и молекулярно-генетических признаков.
7. *B. torquata* (Grube, 1871)
8. *B. torquatoides* sp. nov. – дифференцируется по совокупности морфологических, экологических и молекулярно-генетических признаков.

Род *Codonobdella* Grube, 1873

9. *C. rufulus* sp. nov.
10. *C. tenebris* sp. nov.
11. *C. truncata* (Grube, 1873)

12. *C. abyssalis* sp. nov. – дифференцируется по совокупности морфологических, экологических и молекулярно-генетических признаков.

Род *Cystobranchus* Diesing, 1859

15. *C. mammilatus* (Malm, 1863)

Род *Piscicola* de Blainville, 1818

14. *P. sibirica* Kaygorodova, 2023

15. *P. khubsugulensis* Kaygorodova, 2023

Следует отметить, что вид *Codonbdella zelenskiji* (Finogenova, 1991) в соответствии с Международным Кодексом Зоологической номенклатуры признан *nominum nudum* (недействительным) и поэтому исключён из списка байкальских видов.

Вид *Piscicola geometra* был исключён из фаунистического списка Байкальского региона после тщательной ревизии собственных и литературных данных о его распространении. Оказалось, ареал *Piscicola geometra* ограничен с востока руслом реки Енисей. Восточнее Енисея из представителей рода *Piscicola* обнаружены только эндемик оз. Хубсугул *P. khubsugulensis* и широко распространённая в Восточной Сибири *P. sibirica*, являющаяся к тому же викариатом палеарктической *P. geometra* и неарктической *P. milneri*.

## ВЫВОДЫ

1. На основе оригинальных молекулярных, экологических и морфологических данных определено видовое разнообразие фауны сем. Piscicolidae Байкальского региона, включающее 15 видов, 10 из которых являются новыми для науки (четыре *Baicalobdella* spp., три *Codonobdella* spp., *Piscicola sibirica*, *Piscicola khubsugulensis* и *Acipenserobdella sibirica*). Следовательно, видовой состав фауны исследуемой территории увеличен в 2,14 раза. Представленность мировой фауны пресноводных рыбьих пиявок в регионе составляет 7,01%.
2. Показано, что эндемичные рыбы пиявки озера Байкал представлены криптическими комплексами, включающими от двух («*Baicalobdella torquata*», «*Codonobdella truncata*») до четырёх («*Baicalobdella cottidarum*») морфологически неразличимых видов, таксономическое определение которых невозможно без привлечения молекулярно-генетических данных.
3. Реконструкция эволюционной истории с использованием как мультигенного подхода (*cox1*, *12S*, *18S*, *28S*), так и с использованием одного локуса *cox1* позволила установить положение образцов из Байкальского региона в пределах кластера пресноводных рыбьих пиявок с идентичной кластеризацией ветвей внутри кластера.
4. Показано, что генетические расстояния между видами в пределах 1,7-21,1% подтверждают статус каждого вида, идентифицированного морфологически или филогенетически. Молекулярно-генетическая диагностируемость видов Байкальского региона базируется на уникальных сайтах ДНК-штрихкода, количество которых варьирует от 4 до 60.
5. Выявлено, что фенотипически сходные виды *Baicalobdella torquata* и *B. torquatoides* sp. nov. имеют не только молекулярно-генетические отличия, но и географически разобщены, а также обнаруживают зависимость от разных видов-хозяев, тогда как дифференциация криптических видов *B. cottidarum*, *B. izhemeica* sp. nov., *B. barguzinica* sp.

nov. и *B. jakshakanensis* sp. nov. базируется на различиях в морфологии геномов и дополняется различным сочетанием экологических признаков. Виды группы «*Codonobdella truncata*» экологически не различимы.

6. Установлено, что распространённая в водоёмах Восточной Сибири *Piscicola sibirica* является географическим викариатом палеарктической *P. geometra* и неарктической *P. milneri*.

**СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ**

1. Абрамсон, Н. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов / Н. Абрамсон // Труды зоологического института РАН. – 2009. – С. 185-198.
2. Ангара [Эл. ресурс] – Режим доступа: <http://vsereki.ru/severnyj-ledovityj-ocean/bassejn-karskogo-morya/enisej/angara>
3. Ангара, река [Эл. ресурс] – Режим доступа: <http://irkipedia.ru/NODE/2096>
4. Антипов, А. Географические закономерности гидрологических процессов юга Восточной Сибири / А. Антипов, Н. Абасов, Т. Бережных [и др.] – Иркутск: Издательство Института географии СО РАН, 2003. – 208 с.
5. Атлас озера Хубсугул / Гл. ред. Б. Богоявленский, Москва: Главное управление геодезии и картографии при Совете министров СССР, 1989. – 120 с.
6. Базарова, Б. О современном состоянии и многолетней динамике флоры и растительности озера Гусиное (Республика Бурятия) / Б. Базарова, А. Куклин // Экосистемы. – 2021. – Т. 25. – С. 72-81.
7. Базов, А. Селенгинская популяция байкальского омуля: прошлое, настоящее, будущее / А. Базов, Н. Базова – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2016. – 352 с.
8. Барская, Ю. Паразиты лососевидных рыб Фенноскандии: Уч. пособие / Ю. Барская, Е. Иешко, Д. Лебедева. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. – 168 с.
9. Бейтс, Г. Натуралист на реке Амазонке: рассказ о тропических картинах природы, о нравах животных, о жизни бразильцев и индейцев и о путевых приключениях автора во время его одиннадцатилетних странствий / Г. Бейтс. – М.: Географгиз, 1958. – 430 с.
10. Болбат, А. Применение биоинформационных методов для определения границ видов пиявок рода *Erpobdella* / А. Болбат, И. Кайгородова, Ю. Букин

- [и др.] // Изв. Иркутского гос. ун-та. Серия «Биология. Экология». – 2017. – Т. 20. – С. 3-13.
11. Борисенко, И. Экология озера Гусиное / И. Борисенко, Н. Пронин, Б. Шайбонов [и др.] – Улан-Удэ, 1994. – 196 с.
  12. Государственное управление природными ресурсами Байкальского региона. – М.: Изд-во НИИ Природа, 1999. – 244 с.
  13. Демшин, Н. Олигохеты и пиявки как промежуточные хозяева гельминтов / Н. Демшин. – Новосибирск: Изд-во: Наука, 1975. – С. 190.
  14. Догель, В. Паразитофауна рыб Байкала / В. Догель, И. Боголепова // Труды байкальской лимнологической станции. – 1957. – V. 15. – P. 449-52.
  15. Доклад «О состоянии окружающей среды бассейна озера Байкал»: Аналитический обзор публикаций экологической и природоохранной тематики. – ООО «Пульс радио», 2015. – 136 с.
  16. Иванов, И. Гидроэнергетика Ангары и природная среда / И. Иванов. – Новосибирск: Наука, 1991. – 125 с.
  17. Кайгородова, И. Молекулярная идентификация байкальских рыбьих пиявок / И. Кайгородова, Е. Петряева // Известия ИГУ. Экология, Биология. – 2014. – Т. 7. – С. 27-31.
  18. Касимов, Н. Бассейновый анализ потоков веществ в системе Селенга-Байкал / Н. Касимов, М. Лычагин, С. Чалов [и др.] // Вестник Московского университета География. – 2016. – Т. 5. – С. 67-81.
  19. Кожов, М. Очерки по байкаловедению / М. Кожов. – Иркутск, 1972. – 254 с.
  20. Лапкина, Л. Зараженность рыб пиявками (сем. Piscicolidae) в Волжских водохранилищах / Л. Лапкина, Т. Жарикова, А. Свирский // Паразитология. – 2002. – Т. 36. – 132-139.
  21. Лукин, Е. Пиявки пресных и солоноватых водоемов (фауна пиявок СССР) / Е. Лукин. – Ленинград: Наука, 1976. – 484 с.
  22. Лукьянова, А. Влияние природных и антропогенных факторов на качество воды в водоёмах охладителях (на примере оз. Гусиное) / А. Лукьянова,

- О. Лукьянова, Л. Ефимова, В. Ефимов // Водное хозяйство России. – 2020. – Т 2. – С. 146-162.
23. Магомедов, М. Влияние органолептических показателей экосистем на видовой и численный состав фауны пиявок в низменном и предгорном Дагестане / М. Магомедов, Ш. Алиев // Изв. Дагестанского гос. педагогич. Ун-та. Естественные и точные науки. – 2011. – Т 4. – С. 44-47.
24. Мазуренко, Г. Ангара и Лена в Прибайкалье / Г. Мазуренко. – Л.: Гидрометеиздат, 1959. – 96 с.
25. Минченко, А. Митохондриальный геном / А. Минченко, Н. Дударева. – Новосибирск: Наука, 1990. – 192 с.
26. Намсараев, Б. Водные системы Баргузинской котловины / Б. Намсараев, В. Хахинов, Е. Гармаев [и др.]. – Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета, 2007. – 154 с.
27. Озеро Гусиное. Государственный водный реестр. [Эл. ресурс] – Режим доступа: <http://textual.ru/gvr/index.php?card=210281>
28. Полканов, В. Байкальский синдром / В. Полканов // Независимая газета. – 2022. – [Эл. ресурс] – Режим доступа: [https://www.ng.ru/science/2022-01-25/14\\_8354\\_25012022.html](https://www.ng.ru/science/2022-01-25/14_8354_25012022.html)
29. Регель, К. О таксономическом положении аплопараксидных метацестод, обнаруженных у пиявок *Erpobdella octoculata* в бассейне верхней Колымы / К. Регель // Труды центра паразитологии. – 2016. – Т. 49. – С. 121-123.
30. Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность. Т. 16. Ангара-Енисейский район. Вып. 3. Забайкалье / под ред. В. И. Зильберштейн. – Л.: Гидрометеиздат, 1966. – 159 с.
31. Решетников, Ю. Атлас пресноводных рыб России / Ю. Решетников, О. Попова, Л. Соколов [и др.] // М.: Наука, 2003. – Т. 1. – 379 с.
32. Романова, Е. Биоресурсы класса Nigridinea в зоне среднего Поволжья: экологическая значимость и перспективы использования / Е. Романова, О. Климина // Изв. Самарского научного центра РАН. – 2010. – Т 1. – С. 208-211.

33. Романова, Е. Роль пиявок в биологическом механизме аккумуляции токсикантов / Е. Романова, О. Климина // Вестник Ульяновской гос. сельскохозяйственной академии. – 2009. – Т. 1. – С.85-88.
34. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / под ред. В. Абакумова. – СПб: Гидрометеиздат, 1992. – 320 с.
35. Русинек, О. Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования) / О. Русинек. – М.: КМК, 2007. – 571 с.
36. Самойлова, Г., Хорошев, А. Прибайкалье // Большая российская энциклопедия, 2021 [Эл. ресурс] – Режим доступа: <https://bigenc.ru/geography/text/5870085>
37. Севастьянов, Д. Лимнология и палеолимнология Монголии / Д. Севастьянов, В. Шувалов, Ж. Цэрэсодном [и др.] – Санкт-Петербург: Наука, 1994. – 304 с.
38. Селенга // Большая российская энциклопедия. – Москва, 2015. – Т. 29. – С. 696-697.
39. Сиделева, В. Таксономическое разнообразие коттоидных рыб (Cottoidei) / В. Сиделева, Л. Зубина // Вестник ИрГСХА. – 2013. – Т. 57. – С. 51-57.
40. Соколов, А. Гидрография СССР (воды суши) / А.А. Соколов. – Л.: Гидрометеиздат, 1964. – 534 с.
41. Тарасова, Е. Пространственное распределение и временная изменчивость химического состава вод озера Хубсугул (Монголия) / Е. Тарасова, Е. Мамонтова, А. Мамонтов [и др.] // Экологическая химия. – 2017. – Т. 26. – С. 87-100.
42. Тахтеев, В. Очерки о бокоплавах озера Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция) / В. Тахтеев // Иркутск: Изд-во Иркутского. Гос. ун-та. – 2000. – 352 с.
43. Тулохонов, А. Байкал: природа и люди: энциклопедический справочник / А. Тулохонов. – Улан-Удэ: ЭКОС: Издательство БНЦ СО РАН, 2009. – 608 с.

44. Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М.: Мир, 1981. – 328 с.
45. Федорова, Л. Эколого-фаунистические особенности гирудофауны Бухтарминского водохранилища (Восточный Казахстан) / Л. Федорова, И. Кайгородова, Ю. Букин // Экология. – 2017. – № 2. – с. 126-133.
46. Финогенова, Н. *Dagarobdella zelenskiji* – новый род и вид пиявок (Piscicolidae) из Байкала / Н. Финогенова, Л. Снимщикова // Зоологический журнал. – 1991. – Т. 70. – С. 133-136.
47. Флоренсов, Н. Мезозойские и кайнозойские впадины Прибайкалья / Н. Флоренсов // М-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – 237 с.
48. Хубсугул (озеро). [Эл. ресурс] – Режим доступа: <https://geosfera.org/aziya/mongoliya/2499-hubsugul-ozero.html>
49. Цыдыпов, Б. Влияние сбросов Гусиноозерской ГРЭС на термический и гидрохимический режим озера Гусиное / Б. Цыдыпов, С. Андреев, А. Аюржанаев [и др.] // Изв. Иркутского гос. ун-та. Серия «Науки о Земле». – 2017. – Т. 22. – С. 135-150.
50. Черная, Л. Содержание тяжелых металлов в тканях пиявок обитающих в озерах Южного Урала / Л. Черная, Л. Ковальчук // Вестник ОГУ. – 2010. – № 12. – С. 65-68.
51. Шаповалов, М. Пиявки (Hirudinea) в условиях антропогенной трансформации водных экосистем Северо-Западного Кавказа / М. Шаповалов, А. Моторин, А. Тхабисимова // Вода: Химия и Экология. – 2012. – Т. 4. – С.61-67.
52. Шапоренко, С. Байкал / С. Шапоренко, М. Шимараев // Большая российская энциклопедия. – Москва, – 2005.–Т. 2. – С. 659-661.
53. Шнеер, В. ДНК штрихкодирование – новое направление в сравнительной геномике растений / В. Шнеер // Генетика. – 2009. – Т. 54. – С. 1436-1448.
54. Шнеер, В. Криптические виды растений и их выявление по генетической дифференциации популяций / В. Шнеер, В. Коцеруба // Экологическая генетика. – 2014. – Т. 12. – С. 12-31.

55. Экологический атлас бассейна озера Байкал – Иркутск: Изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2015 – 145 с.
56. Эпштейн, В. *Annelida* / В. Эпштейн // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР / под ред. О. Бауер. – 1987. – Т. 3(2) – С. 340-372.
57. Adamiak-Brud, Ż. Rate of short-term colonization and distribution of leeches (Clitellata: Hirudinia) on artificial substrates / Ż. Adamiak-Brud, A. Bielecki, J. Kobak, I. Jabłońska-Barna // *Journal of Zoology*. – 2016. – V. 299. – P. 191-201.
58. Agapow, P. The impact of species concept on biodiversity studies / P. Agapow, O. Bininda-Emonds, K. Crandall [et al.] // *The Quarterly Review of Biology*. – 2004. – V. 79. – P. 161-179.
59. Ahne, W. *Argulus foliaceus* L. and *Piscicola geometra* L. as mechanical vectors of spring viraemia of carp virus (SVCV) / W. Ahne // *J. Fish Dis*. – 1985. – V. 8. – P. 241-242.
60. Aldhebiani, A. Species concept and speciation / A. Aldhebiani // *Saudi Journal of Biological Sciences*. – 2018. – V. 25. – P. 437-440.
61. Attenborough, R. What are species and why does it matter? Anopheline taxonomy and the transmission of malaria. In: A. Behie and M. Oxemham [et al.], *Taxonomic tapestries: the threads of evolutionary, behavioral and conservation research* / R. Attenborough. – Canberra: Australia National University Press, 2015. – P. 129-151.
62. Axenov-Gribanov, D. Thermal preference ranges correlate with stable signals of universal stress markers in Lake Baikal endemic and Holarctic amphipods / D. Axenov-Gribanov, D. Bedulina, Z. Shatilina [et al.] // *PLOS One*. – 2016. – V. 11. – E0164226.
63. Bajkova, J. Species richness and composition patterns of clitellate (Annelida) assemblages in the treeless spring fens: the effect of water chemistry and substrate / J. Bajkova, J. Schenková, M. Horsák, M. Hájek // *Hydrobiologia*. – 2011. – 667. – P. 159-171.

64. Bambach, R. Phanerozoic biodiversity mass extinctions / R. Bambach // *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*. – 2006. – V. 34. – P. 127-155.
65. Barcode of Life Data System v. 4. Advancing biodiversity science through DNA-based species identification, 2022. [Эл. ресурс] – Режим доступа: <https://www.boldsystems.org/> (дата обращения 16.08.2022)
66. Barker, M. Eliminative pluralism and integrative alternatives: the case of species / M. Barker // *British Journal for the Philosophy of Science*. – 2019. – V. 70. – P. 657-681.
67. Barley, A. Assessing the performance of DNA barcoding using posterior predictive simulation / A. Barley, R. Thomson // *Molecular Ecology*. – 2016. – V. 25. – P. 1944-1957.
68. Bauhin, C. ФУТОПИНАΞ [Phytopinax] seu enumeratio plantarum ab herbarijs nostro seculo descriptarum, cum earum differentijs / C. Bauhin // *Basiliae: per Sebastianum Henricpetri*, 1596. – 669 p.
69. Baum, D. Phylogenetic species concept / D. Baum // *Trends Ecology & Evolution*. – 1992. – V. 7. – P. 1-2.
70. Bickford, D. Cryptic species as a window on diversity and conservation / D. Bickford, D. Lohman, N. Sodhi [et al.] // *Trends Ecology & Evolution*. – 2007. – V. 22. – P. 148-155.
71. Bielecki, A. Diversity of features of the female reproductive system and other morphological characters in leeches (Citellata, Hirudinida) in phylogenetic conception / A. Bielecki, P. Swiatek, J. Cichocka [et al.] // *Cladistics*. – 2014. – V. 30. – P. 540-554.
72. Bielecki, A. A new leech species (Clitellata: Hirudinea: Piscicolidae) from the Lyna River near Olsztyn, Poland / A. Bielecki, J. Cichocka, P. Swiatek, M. Gorzel // *J Parasitol*. – 2013. – 99. – P. 467-74.
73. Bielecki, A. Fish leeches (Hirudinea: Piscicolidae: Piscicolinae) of Poland in relation to the Palearctic piscicolines / A. Bielecki // *Genus*. – 1997. – V. 20. – P. 223-375.

74. Bielecki, A. *Piscicola siddalli* n. sp., a leech species from the United Kingdom (Clitellata: Hirudinida: Piscicolidae) / A. Bielecki, S. Cios, J. Cichocka, J. Pakulnicka // *Comp. Parasitol.* – 2012. – V. 79. – P. 219-230.
75. Bolbat, A. The first mitochondrial genome of *Codonobdella* sp. (Hirudinea, Piscicolidae), an endemic leech species from Lake Baikal, Russia and reassembly of the *Piscicola geometra* data from SRA / A. Bolbat, E. Matveenko, E. Dzyuba, I. Kaygorodova // *Mitochondrial DNA Part B – Resources.* – 2021. – V. 6. – P. 3112-3113.
76. Bolotov, I. First freshwater mussel-associated piscicolid leech from East Asia / I. Bolotov, A. Klass, E. Konopleva // *Scientific Reports.* – 2020. – V. 10. – P. 19854.
77. Bolotov, I. Host range and phylogenetic position of *Acipenserobdella volgensis* (Zykoff, 1904) (Hirudinea: Piscicolidae) with a global checklist of bivalve-associated fish leeches / I. Bolotov, V. Maryinsky, D. Palatov [et al.] // *Water.* – 2022. – V. 14. – P. 4010.
78. Bond, D. On the causes of mass extinctions / D. Bond, S. Grasby // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* – 2017. – V. 478. – P. 3-29.
79. Bondarenko, N. Recent changes in the spring microplankton of Lake Baikal, Russia. / N. Bondarenko, T. Ozersky, L. Obolkina [et al.] // *Limnologica.* – 2019. – V. 75. – P. 19-29.
80. Bongers, F. Functional diversity effects on productivity increase with age in a forest biodiversity experiment / F. Bongers, B. Schmid, H. Bruelheide [et al.] // *Nature Ecology & Evolution.* – 2021. – V. 5. – P. 1594-1603.
81. Bouckaert, R. BEAST: a software platform for Bayesian evolutionary analysis. / R. Bouckaert [et al.] // *PloS Comput. Biol.* – 2014. – V. 10. – e1003537.
82. Brown, K. Human impact and ecosystemic health at Lake Baikal / K. Brown, A. Gerber, D. Bedulina, M. Timofeyev // *WIREs Water.* – 2021. – V. 8. – e1528.
83. Bugarski-Stanojević, V. Cryptic diversity of the european blind mole rat *Nannospalax leucodon* species complex: Implications for Conservation /

- V. Bugarski-Stanojević, G. Stamenković, V. Jojić [et al.] // *Animals*. – 2022. – V. 12. – P. 1097.
84. Butlin, R. Speciation and patterns of biodiversity. / K. Butlin, J. Bridle, D. Schuller. – Cambridge : University Press, 2009. – P. 3-10.
85. Butlin, R. Speciation by reinforcement / R. Butlin // *Trends in Ecology & Evolution*. – 1987. – V. 2. – P. 8-13.
86. Cadotte, M. Experimental evidence that evolutionarily diverse assemblages results in higher productivity / M. Cadotte // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* – 2013. – V. 110. – P. 8996-9000.
87. Cadotte, M. Phylogenies in ecology: a guide to concepts and methods / M. Cadotte, T. Davies. – Princeton: Princeton University Press, 2016.
88. Campbell, A. Save those molecules: molecular biodiversity and life // *Journal of Applied Ecology*. – 2003. – V. 40. – P. 193-203.
89. Cavender-Bares, J. The merging of community ecology and phylogenetic biology/ J. Cavender-Bares, K. Kozak, P. Fine, S. Kembel // *Ecol Lett*. – 2009. – V. 12. – P. 693-715.
90. Ceballos, G. Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction / G. Ceballos, P. Ehrlich, A. Barnosky, A. García, R. Pringle // *Science Advances*. – 2015. – V. 1. – P. e1400253.
91. Cerca, J. Delimitation of cryptic species drastically reduces the geographical ranges of marine interstitial ghost-worms (*Stygocapitella*; Annelida, Sedentaria) / J. Cerca, C. Meyer, G. Purschke, T. Strucka // *Molecular Phylogenetics and Evolution* *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2020. – V. 143 – P. 106663.
92. Chebunina, N. Assessment of impact of the heated water discharge of the Gusinozersk GRES on the ice regime of Lake Gusinoe (Western Transbaikalia) / N. Chebunina, Z. Pakhakhinova; A. Beshentsev, V. Batoev // *Polythemat. Netw. Electron. Sci. J. Kuban State Agrar. Univ.* – 2016. – V. 116. – P. 301-308.
93. Claridge, M. Species: the units of biodiversity. / M. Claridge, H. Dawah, R. Wilson [et al.]. – London: Chapman and Hall. – 1997.

94. Conix, S. Radical pluralism, classificatory norms and the legitimacy of species classification studies / S. Conix // *History and Philosophy of Biology and Biomedical Sciences*. – 2019. – V. 73. – P. 27-34.
95. Coyne, J. *Speciation*. Sunderland / J. Coyne, H. Orr. – MA: Sinauer. – 2004.
96. Czech, L. Metagenomic analysis using phylogenetic placement – a review of the first decade / L. Czech, A. Stamatakis<sup>2,3</sup>, M. Dunthorn, P. Barbera // *Frontiers in Bioinformatics*. – 2022. – V. 2. – 871393.
97. Darriba, D. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing / D. Darriba, G. Taboada, R. Doallo, D. Posada // *Nature Methods*. – 2012. – V. 9. – P. 772.
98. Davies, T. Phylogenetic diversity as a window into the evolutionary and biogeographic histories of present-day richness gradients for mammals / T. Davies, L. Buckley // *Philos. Trans. R Soc. Lond. B Biol. Sci.* – 2011. – V. 366(1576). – P. 2414-2425.
99. Delić, T. The importance of naming cryptic species and the conservation of endemic subterranean amphipods / T. Delić, P. Trontelj, M. Rendoš, C. Fišer // *Scientific Reports*. – 2017. – V. 7. – P. 3391.
100. de Queiroz, K. Different species problems and their resolution / K. Queiroz // *BioEssays*. – 2005b. – V. 27. – P. 1263-1269.
101. de Queiroz, K. Ernst Mayr and the modern concept of species / K. Queiroz // *PNAS*. – 2005a. – V. 102. – P. 6600-6607.
102. de Queiroz, K. Species concepts and species delimitation / K. Queiroz // *Systematic Biology*. – 2007. – V. 56. – P. 879-886.
103. de Queiroz, K. The general lineage concept of species and the defining properties of the species category. In: Wilson RA. (ed.) *Species, new interdisciplinary essays* / K. de Queiroz. – Cambridge: MIT Press, 1999. – P. 49-90.
104. de Sousa-Paula, L. Beyond taxonomy: species complexes in New World phlebotomine sand flies / L. de Sousa-Paula, F. Pessoa, D. Otranto, F. Dantas-Torres // *Medical and Veterinary Entomology*. – 2021. – V. 35. – P. 267–283.

105. Dobzhansky, T. Genetic nature of species differences / T. Dobzhansky // *The American Naturalist*. – 1937. – V. 71(735). – P. 404-420.
106. Donaghue, M. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative / M. Donaghue // *Bryologist*. – 1985. – V. 88. – P. 172-181.
107. Doolittle, F. Speciation without species: A final word / F. Doolittle // *Philosophy, Theory, and Practice in Biology*. – 2019. – V. 11. – P. 1-16.
108. Doyle, J. Preservation of plant samples for DNA restriction endonuclease analysis / J. Doyle, E. Dickson // *Taxon*. – 1987. – V. 36. – P. 715-722.
109. Dudgeon, D. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges / D. Dudgeon, A. Arthington, M. Gessner, Z. Kawabata [et al.] // *Biol. Rev.* – 2006. – V. 81. – P. 163-182.
110. Ellis, J. A new subspecies of *Trypanosoma cyclops* found in the Australian terrestrial leech *Chtonobdella bilineata* / J. Ellis, J. Barratt, A. Kaufer // *Parasitology*. – 2021. – V. 148. – P. 1125-1136.
111. Ereshefsky, M. Species / M. Ereshefsky // *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. – 2022. [Электронный ресурс] – Режим доступа: <https://plato.stanford.edu/archives/sum2022/entries/species>
112. Ernst, R. Long-lived connection between southern Siberia and northern Laurentia in the Proterozoic // R. Ernst, M. Hamilton, U. Söderlund [et al.] // *Nat. Geosci.* – 2016. – Vol. 9. – P. 464–469.
113. Faisal, M. Detection of viral hemorrhagic septicemia virus (VHSV) from the leech *Myzobdella lugubris* Leidy, 1851 / M. Faisal, C. Schulz // *Parasit. Vectors*. – 2009. – V. 2. – P. 45.
114. Faith, D. Conservation evaluation and phylogenetic diversity / D. Faith // *Biological Conservation*. – 1992. – V. 61. – P. 1-10.
115. Fišer, C. Cryptic species as a window into the paradigm shift of the species concept / C. Fišer, C. Robinson, F. Malard // *Molecular Ecology*. – 2018. – V. 27. – P. 613-635.

116. Folmer, O. DNA primer for amplification of mitochondrial cytochrom *c* oxidase subunit from diverse metazoan invertebrates / O. Folmer, M. Black, W. Hoeh, R. Lutz [et al.] // *Mol. Mar. Biol. Biotech.* – 1994. – V. 3. – P. 294-299.
117. Frankham, R. Implications of different species concepts for preserving biodiversity / R. Frankham, J. Ballou, M. Dudash [et al.] // *Biological Conservation.* – 2012. – V. 153. – P. 25-31.
118. Gagarinova, O. Natural and antropogenic factor of designing the water protection zone of Lake Baikal / O. Gagarinova, I. Belozertseva, I. Vorobyeva // *Water.* – 2021. – V. 13. – P. 1295.
119. Gill, B. Cryptic species diversity reveals biogeographic support for the ‘mountain passes are higher in the tropics’ hypothesis / B. Gill, B. Kondratieff, K. Casner [et al.] // *Proc. R. Soc.* – 2016. – V. 283. – 20160553.
120. Gleick, P. Water resources / P. Gleick // *Encyclopedia of climate and weather*; ed. S. H. Schneider. – New York: Oxford University Press, 1996 – P. 817-823.
121. Guiry, M. How many species of algae are there? / M. Guiry // *Phycological Society of America.* – 2012. – V. 48. – P. 1057-1063.
122. Hall, T. A BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT / T. Hall // *Nucl. Acids. Symp.* – 1999. – Ser. 41. – P. 95-98.
123. Hampton, S. Sixty years of environmental change in the world’s largest freshwater lake – Lake Baikal, Siberia / S. Hampton, L. Izmet’eva, M. Moore [et al.] // *Global Change Biology.* – 2008. – V. 14. – P. 1947-1958.
124. Harper, J. The inadequacy of morphology for species and genus delineation in microbial eukaryotes: An example from the parabasalium termite symbiont *Coronympha* / J. Harper, G. Gile, E. James [et al.] // *PLOS One.* – 2009. – V. 4. – e6577.
125. Hartman, K. Anticipating climate change impacts on Mongolian salmonids: Bioenergetics models for Lenok and Baikal grayling / K. Hartman, O. Jensen // *Ecology of Freshwater Fish.* – 2017. – V. 26. – P. 383-396.

126. Hebert, P. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species / P. Hebert, S. Ratnasingham, J. deWaard. // Proc. R. Soc. Lond. B – 2003b. – V. 270. – S96–S99.
127. Hebert, P. Biological identifications through DNA barcodes / P. Hebert, A. Cywinska, S. Ball, J. deWaard // Proc. R. Soc. Lond. B – 2003a. – V. 270. – P. 313-321.
128. Hebert, P. From writing to reading the encyclopedia of life. / P. Hebert, P. Hollingsworth, M. Hajibabaei // Phil. Trans. R. Soc. B. – 2016. – V. 371. – 20150321.
129. Hebert, P. The promise of DNA barcoding for taxonomy. / P. Hebert, T. Gregory // Syst. Biol. – 2005. – V. 54. – P. 852–859.
130. Hey, J. The mind of the species problem / J. Hey // Trends in Ecology and Evolution. – 2021. – V. 16. – P. 326-329.
131. Hoffmann, J. Contributions a l'étude des spécificités morphologiques et éthologiques de la Piscicolidée : *Cystobranchus respirans* (Troschel 1850) / J. Hoffmann // Arch. Inst. Gr. – 1956. – V. 23. – P. 209-239.
132. Hull, D. Genealogical Actors in Ecological Roles / D. Hull // Biology and Philosophy. – 1987. – V. 2. – P. 168-183.
133. Il'ina, O. Plastic pollution of the coastal surface water in the middle and Southern Baikal / O. Il'ina, M. Kolobov, V. Il'inskii // Water Resources. – 2021. – V. 48. – P. 56-64.
134. Isaac, N. Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation / N. Isaac, J. Mallet, G. Mace // Trends in Ecology and Evolution. – 2004. – V. 19. – P. 464-469.
135. Jaenike, J. Correction: Asymmetrical Reinforcement and *Wolbachia* Infection in *Drosophila* / J. Jaenike, K. Dyer, C. Cornish M., Minhas // PLOS Biology. – 2007. – V. 5. – e3.
136. Jiggins, C. Reproductive isolation caused by colour pattern mimicry / C. Jiggins, R. Naisbit, R. Coe, J. Mallet // Nature. – 2001. – V. 411(6835). – P. 302-305.

137. Jörger, K. Barcoding against a paradox? Combined molecular species delineations reveal multiple cryptic lineages in elusive meiofaunal sea slugs / K. Jörger, J. Norenburg, N. Wilson, M. Schrödl // *BMC Evol. Biol.* – 2012. – V. 12. – P. 245.
138. Jörger, K. How to describe a cryptic species? Practical challenges of molecular taxonomy / K. Jörger, M. Schrödl // *Front. Zool.* – 2013. – V. 10. – P. 59.
139. Kapli, P. Multi-rate Poisson tree processes for single-locus species delimitation under maximum likelihood and Markov chain Monte Carlo / P. Kapli, S. Lutteropp, J. Zhang, K. [et al.] // *Bioinformatics.* – 2017. – V. 33(11). – P. 1630-1638.
140. Karanovic, T. Cryptic species or inadequate taxonomy? Implementation of 2D geometric morphometrics based on integumental organs as landmarks for delimitation and description of copepod taxa / T. Karanovic, M. Djurakic, S. Eberhard // *Systematic Biology.* – 2016. – V. 65. – P. 304-327.
141. Karnaukhov, D. Distribution features of microplastic particles in the Bolshiye Koty Bay (Lake Baikal, Russia) in winter / D. Karnaukhov, S. Biritskaya, E. Dolinskaya [et al.] // *Pollution.* – 2022. – V. 8. – P. 435-446.
142. Kasimov, N. Environmental change in the Selenga River – Lake Baikal Basin / N. Kasimov, D. Karthe, S. Chalov // *Reg Environ Change.* – 2017. – V. 17. – P. 1945-1949.
143. Kaygorodova I. Karyotype characterization of the endemic piscine leech from Lake Baikal, with vindication *Baicalobdella cottidarum* Dogiel, 1957 (Piscicolidae, Hirudinea) / I. Kaygorodova, A. Natyaganova // *Archives of Biological Sciences.* – 2015. – V. 67. – P. 1405-1410.
144. Kaygorodova, I. A revised checklist of the Lake Baikal Hirudinida fauna / I. Kaygorodova // *Lauterbornia.* – 2012. – V. 75. – P. 49-62.
145. Kaygorodova, I. Annotated checklist of the leech species diversity in the Maloe More Strait of Lake Baikal, Russia / I. Kaygorodova // *ZooKeys.* – 2015. – V. 545. – P. 37-52.

146. Kaygorodova, I. Diversity of the *Piscicola* species (Hirudinea, Piscicolidae) in the Eastern Palaearctic with a description of three new species and notes on their biogeography / I. Kaygorodova, E. Matveenko // Diversity. – 2023. – V. 15. – 98.
147. Kaygorodova, I. Genetic diversity of leeches in Lake Gusinoe (Eastern Siberia, Russia) / I. Kaygorodova, N. Mandzyak, E. Petryaeva, N. Pronin // The Scientific World Journal. – 2014. – V. 2014. – 619127.
148. Kaygorodova, I. Leech-like parasites (Clitellata, Acanthobdellida) infecting native and endemic Eastern Siberian salmon fishes / I. Kaygorodova, E. Dzyuba, N. Pronin // The Scientific World Journal. – 2012. – V. 2012. – P. 652827.
149. Kaygorodova, I. New records of Lake Baikal leech fauna: species diversity and spatial distribution in Chivyrkuy Gulf / I. Kaygorodova, N. Pronin // The Scientific World Journal. – 2013. – V. 2013. – 206590.
150. Kaygorodova, I. Unexpected discovery of an ectoparasitic invasion first detected in the Baikal coregonid fish population / I. Kaygorodova, E. Matveenko, E. Dzyuba // Fishes. – 2022. – V. 7. – P. 298.
151. Kazanci, N. Hirudinea (Annelida) species and their ecological preferences in some running waters and lakes / N. Kazanci, P. Ekingen, M. Dügel, G. Türkmen // Int. J. Environ. Sci. Technol. – 2015. – V. 12. – P. 1087-1096.
152. Klemm, D. Leeches (Annelida: Hirudinea) of North America / D. Klemm. – Cincinnati: United States Environmental Protection Agency: Environmental and Support Laboratory, 1982. – 177 p.
153. Koenders, A. Cryptic species of the *Eucypris virens* species complex (Ostracoda, Crustacea) from Europe have invaded Western Australia / A. Koenders, K. Martens, S. Halse, I. Schön // Biological Invasions. – 2012. – V. 14. – P. 2187-2201.
154. Kon, T. DNA sequences identify numerous cryptic species of the vertebrate: A lesson from the gobioid fish *Schindleria* / T. Kon, T. Yoshino, T. Mukai, M. Nishida // Mol. Phylogen. Evol. – 2007. – V. 44. – P. 53-62.

155. Kondratov, I. Amazing discoveries of benthic fauna from the abyssal zone of Lake Baikal / I. Kondratov, Sitnikova, I. Kaygorodova [et al.] // *Biology*. – 2021. – V.10. – P. 972.
156. Koperski, P. Testing the suitability of leeches (Hirudinea, Clitellata) for biological assessment of lowland streams / P. Koperski // *Polish Journal of Ecology*. – 2005. – V. 1. – P. 65-80.
157. Korshunova, T. Multilevel fine-scale diversity challenges the ‘cryptic species’ concept / T. Korshunova, B. Picton, G. Furfaro [et al.] // *Scientific Reports*. – 2019. – V. 9. – P. 1-23.
158. Kozhova, O. Lake Baikal evolution and biodiversity / O. Kozhova, L. Izmet’eva // Leiden: Backhuys Publishers, 1998. – P. 120-122.
159. Kubová, N. Tolerance, optimum ranges and ecological requirements of freelifving leech species (Clitellata: Hirudinida) / N. Kubová, J. Schenková // *Fundam. Appl. Limnol.* – 2014. – V. 185. – P. 167-180.
160. Kulikova, N. Impact of the coastal taiga fires onto chemical elemental composition of soils, grounds and near-shore waters of Bolshoy Ushkaniy Island (Lake Baikal, Siberia) / N. Kulikova, E. Chebykin, A. Suturin [et al.] // *Limnology and Freshwater Biology*. – 2020. – V. 4. – P. 671-672.
161. Lajus, D. Cryptic or pseudocryptic: can morphological methods inform copepod taxonomy? An analysis of publications and a case study of the *Eurytemora affinis* species complex / D. Lajus, N. Sukhikh, V. Alekseev // *Ecology and Evolution*. – 2015. – V. 5. – P. 2374-2385.
162. Larkin, M. Clustal W and Clustal X version 2.0 / M. Larkin, G. Blackshields, N. Brown [et al.] // *Bioinformatics*. – 2007. – 23. – P. 2947-2948.
163. Lee, M. Species concepts and species reality: salvaging a Linnaean rank / M. Lee // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2003. – V. 16. – P. 179-188.
164. Linnaeus, C. *Systema Naturae* / C. Linnaeus // Linnean Society London, Linnean Collections, Library. – 1735. – V. 1. – P. 1-29.
165. Lloyd-Price, J. The healthy human microbiome / J. Lloyd-Price, G. Abu-Ali, C. Huttenhower // *Genome Medicine*. – 2016. – V. 8. – P. 51.

166. Ludwig, D. Ontological choices and the value-free ideal / D. Ludwig, Erkenntnis // 2016. – V. 81. – P. 1253-1272.
167. Lukhtanov, V. Homoploid hybrid speciation and genome evolution via chromosome sorting / V. Lukhtanov, N. Shapoval, B. Anokhin [et al.] // Proc. R. Soc. B. – 2015. – V. 282 (1807). – 20150157.
168. Lyashevskaya, O. How many dimensions of biodiversity do we need? / O. Lyashevskaya, K. Farnsworth // Ecol. Indic. – 2012. – V. 18. – P. 485-492.
169. Mann, K. The ecology of the British Freshwater leeches / K. Mann // Journal of Animal Ecology. – 1955. – V. 24. – P. 98-119.
170. Marincovich, L. Evidence for an early opening of the Bering Strait / L. Marincovich, A. Gladenkov // Nature. – 1999. – V. 397. – P. 149-151.
171. Matveenko, E. Ecological zonation of the Baikal endemic piscine leeches of the genus *Baicalobdella* (Hirudinea, Piscicolidae) / E. Matveenko, I. Kaygorodova // Limnology and Freshwater Biology. – 2020. – V. 4. – P. 801-802.
172. Mayden, R. On biological species, species concepts and individuation in the natural world / R. Mayden // Fish and Fisheries. – 2002. – V. 3. – P. 171-196.
173. Mayr, E. Animal species and evolution / E. Mayr. – Cambridge: Harvard Univ. Press, 1963.
174. Mayr, E. Morphological species characters and sibling species. Populations, Species, and Evolution / E. Mayr. – Cambridge: Harvard University Press, 1970. – P. 21-36.
175. Miller, J. Phylogenetic diversity is a better measure of biodiversity than taxon counting / J. Miller, G. Jolley-Rogers, B. Mishler, A. Thornhill // Journal of Systematics and Evolution. – 2018. – V. 56. – P. 663-667.
176. Mora, C. How many species are there on Earth and in the ocean? / C. Mora, D. Tittensor, S. Adl [et al.] // PLOS Biology. – 2011. – V. 9. – e1001127.
177. Moss, B. Cogs in the endless machine: Lakes, climate change and nutrient cycles: A review / B. Moss // Science of the Total Environment. – 2012. – V. 434. – P. 130-142.

178. Myangan, O. Impact of land uses on heavy metal distribution in the Selenga River system in Mongolia / O. Myangan, M. Kawahigashi, B. Oyuntsetseg, N. Fujitake // *Environmental Earth Science*. – 2017. – V. 76. – P. 346.
179. Nakamura, G. Functional and phylogenetic dimensions are more important than the taxonomic dimension for capturing variation in stream fish communities / G. Nakamura, W. Vicentin, Y. Suárez // *Austral Ecology*. – 2017. – P. 1-11.
180. Nakano, T. A new species of *Orobdella* (Hirudinida, Arhynchobdellida, Orobdellidae) from Taipei, Taiwan / T. Nakano, Y.-T. Lai // *ZooKeys*. – 2012. – V. 207. – P. 49-63.
181. Neesemann, H. Clitellata, Branchiobdellada, Acanthobdellada, Hirudinea / H. Neesemann, E. Neubert. – Heidelberg, Berlin: Spectrum Akademischer Verlag, 1999. – V. 6(2). – 178 p.
182. Novak, A. Species without species / A Novak, F. Doolittle // *Studies in the History and Philosophy of Science*. – 2021. – V. 87. – P. 72-80.
183. Novo, M. Cryptic speciation of hormogastrid earthworms revealed by mitochondrial and nuclear data. / M. Novo, A. Almodovar, R. Fernandez, D. Cosin // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2010. – V. 56. – P. 507-512.
184. O’Connell, K. Speciation and secondary contact in a fossorial island endemic, the São Tomé caecilian / K. O’Connell, I. Prates, L. Scheinberg [et al.] // *Molecular Ecology*. – 2021. – V. 30. – P. 2859-2871.
185. Olson, D. The Global 200: Priority ecoregions for global conservation / D. Olson, E. Dinerstein // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. – 2002. – V. 89. – P. 199-224.
186. Pante, E. Species are hypotheses: avoid connectivity assessments based on pillars of sand / E. Pante, N. Puillandre, A. Viricel [et al.] // *Molecular Ecology*. – 2015. – V. 24. – P. 525-544.
187. Pavlic, D. Multiple gene genealogies and phenotypic data reveal cryptic species of the Botryosphaeriaceae: a case study on the *Neofusicoccum parvum* / *N. ribis* complex / D. Pavlic, B. Slippers, T. Coutinho, M. Wingfield // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2009. – V. 51. – P. 259-268.

188. Pavoine, S. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach / S. Pavoine, M. Bonsall // *Biol. Rev.* – 2011. – V. 86. – P. 792-812.
189. Pellens, R. Biodiversity conservation and phylogenetic systematics, topics in biodiversity and conservation / R. Pellens, P. Grandcolas. – Springer, 2016.
190. Pfenninger, M. Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions / M. Pfenninger, K. Schwenk // *BMC Evolutionary Biology.* – 2007. – V. 7. – P. 121.
191. Pons, J. Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects / J. Pons, T. Barraclough, J. Gomez-Zurita [et al] // *Syst. Biol.* – 2006. – V. 55. – P. 595-609.
192. Poste, A. Past and present mercury accumulation in the Lake Baikal seal: Temporal trends, effects of life history, and toxicological implications / A. Poste, M. Pastukhov, H. Braaten [et al.] // *Environmental Toxicology and Chemistry.* – 2018. – V. 37. – P. 1476-1486.
193. Potemkina, T. Sediment load of the main rivers of Lake Baikal in a changing environment (east Siberia, Russia) / T. Potemkina, V. Potemkin // *Quaternary International.* – 2014. – V. 30 – P. 1-8.
194. Poulin, R. Global analysis reveals that cryptic diversity is linked with habitat but not mode of life / R. Poulin, G. Pérez-Ponce de León // *Journal of Evolutionary Biology.* – 2017. – V. 30. – P. 641-649.
195. Puillandre, N. ASAP: assemble species by automatic partitioning / N. Puillandre, S. Brouillet, G. Achaz // *Mol. Ecol. Resour.* – 2021. – V. 21. – P. 609-620.
196. Purty, R. DNA barcoding: an effective technique in molecular taxonomy / R. Purty, S. Chatterjee // *Austin Journal of Biotechnology & Bioengineering.* – 2016. – V. 3. – P. 1059.
197. Pyrka, E. Leeches as the intermediate host for strigeid trematodes: genetic diversity and taxonomy of the genera *Australapatemon* Sudarikov, 1959 and *Cotylurus* Szidat, 1928 / E. Pyrka, G. Kanarek, G. Zalesny, J. Hildebrand // *Parasit. Vectors.* – 2021. – V. 14. – P. 44.

198. Radnaeva, L. Ecological state of Lake Gusinoe – A cooling pond of the Gusinozersk GRES / L. Radnaeva, T. Bazarzhapov, V. Shiretorova [et al.] // *Water*. – 2022. – V. 14. – P. 2-23.
199. Raup, D. Mass extinctions in the marine fossil record / D. Raup, J. Sepkoski // *Science*. – 1982. – V 215. – P. 1501-1503.
200. Ray, J. *Historia plantarum species* [History of plants] / J. Ray. – London: Clark. – 1686. – V. 1. – 983 p.
201. Reiczigel, J. Biostatistics for parasitologists – a primer to Quantitative Parasitology / J. Reiczigel, M. Marozzi, I. Fábíán, L. Rózsa // *Trends in Parasitology*. – 2019. – V. 35. – P. 277-281.
202. Reydon, T. How to incorporate non-epistemic values in a theory of classification / T. Reydon, M. Ereshefsky // *European Journal for the Philosophy of Science*. – 2022. – V. 12. – P. 1-28.
203. Richards, R. *The Species Problem: A Philosophical analysis* (Cambridge Studies in Philosophy and Biology) / R. Richards // *J. Philosophy*. – 2010. – V. 3(30). – P. 1-16.
204. Richly, E. NUMTs in sequenced eukaryotic genomes. / E. Richly, D. Leister // *Mol. Biol. Evol.* – 2004. – V. 21. – P. 1081-1084.
205. Ritter, S. *Wolbachia* infections mimic cryptic speciation in two parasitic butterfly species, *Phengaris teleius* and *P. nausithous* (Lepidoptera: Lycaenidae) / S. Ritter, S. Michalski, J. Settele [et al.] // *PloS ONE*. – 2013. – V. 8. – e78107.
206. Rohde, R. Cycles in fossil diversity / R. Rohde, R. Muller // *Nature*. – 2005. – V. 434. – P. 209-210.
207. Rot, C. Putative cross-kingdom horizontal gene transfer in sponge (Porifera) mitochondria. / C. Rot, I. Goldfarb, M. Ilan, D. Huchon // *BMC Evol. Biol.* – 2006. – V. 6. – P. 71.
208. Saéz, A. Body doubles / A. Saéz, E. Lozano // *Nature*. – 2005. – V. 433. – P. 111.

209. Safronov, A. Effects of climatic warming and wildfires on recent vegetation changes in the Lake Baikal Basin / A. Safronov // *Climate*. – 2020. – V. 8. – P. 57.
210. Sahney, S. Links between global taxonomic diversity, ecological diversity and the expansion of vertebrates on land / S. Sahney, M. Benton, P. Ferry // *Biology Letters*. – 2010. – V. 6. – P. 544-547.
211. Sawyer, R. *Leech Biology and Behaviour* / R. Sawyer – Oxford: Oxford University Press, 1986. – V. 1-3. – 1065 p.
212. Scherson, R. *Phylogenetic diversity* / R. Scherson, D. Faith. – New York: Springer, 2018. – 232 p.
213. Shimaraev, M. Ice-thermal regime of Lake Baikal under conditions of modern warming (1950–2017) / M. Shimaraev, L. Sizova, E. Troitskaya [et al.] // *Russian Meteorology and Hydrology*. – 2019. – V. 44. – P. 679-686.
214. Sinyukovich, V. Water regime of Lake Baikal under conditions of climate change and anthropogenic influence / V. Sinyukovich, M. Chernyshov // *Quaternary International*. – 2019. – V. 524. – P. 93-101.
215. Sket, B. Global diversity of leeches (Hirudinea) in freshwater / B. Sket, P. Trontelj // *Hydrobiologia*. – 2008. – V. 595. – P. 129-137.
216. Srivastava, D. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems / D. Srivastava, M. Cadotte, A. MacDonald, R. Marushia // *Ecol. Lett.* – 2012. – V. 15. – P. 637-648.
217. Struck, T. Finding evolutionary processes hidden in cryptic species / T. Struck, J. Feder, M. Bendiksby [et al.] // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2018. – V. 33. – P. 153-163.
218. Strugnell, J. A barcode of life database for the Cephalopoda? Considerations and concerns. / J. Strugnell, A. Lindgren // *Rev. Fish Biol. Fish.* – 2007. – V. 17. – P. 337–344.
219. Suyanti, E. Marine leech *Zeylanicobdella arugamensis* infestation as a predisposing factor for *Vibrio alginolyticus* infection on the hybrid grouper “Cantang” (*Epinephelus fuscoguttatus* x *Epinephelus lanceolatus*) from

- traditional ponds in the Kampung Kerapu Lamongan, East Java, Indonesia / E. Suyanti, G. Mahasri, W. Lokapirnasari // IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. – 2021. – 718. – P. 012035.
220. Swiatek, P. Structure of the vector tissue in piscicolid leeches (Annelida, Hirudinea, Rhynchobdellida, Piscicolidae) / P. Swiatek, A. Bielecki, J. Klag // Morphologia. – 2007. – V. 268. – P.64-73.
221. Symonds, M. Species overlap, speciation and the evolution of aggregation pheromones in bark beetles / M. Symonds, M. Elgar // Ecology Letters. – 2004. – V. 7. – P. 202-212.
222. Tamura, K. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 11 / K. Tamura, G. Stecher, S. Kumar // Molecular Biology and Evolution. – 2021. – V. 38. – P. 3022-3027.
223. Templeton, A. The meaning of species and speciation: a genetic perspective. In: D. Otte, J. Endler [eds] Speciation and its consequences / A. Templeton. – Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc., 1989. – P. 3-28.
224. Tilman, D. Biodiversity and agriculture. In: S. Gardner, S. Ramsden, R. Hails [eds] Agricultural Resilience: Perspectives from Ecology and Economics / D. Tilman. – Cambridge: Cambridge University Press, 2019. – P. 39-59.
225. Toews, D. The biogeography of mitochondrial and nuclear discordance in animals / D. Toews, A. Brelsford // Molecular Ecology. – 2012. – V. 21. – P. 3907–3930.
226. Trontelj, P. Perspectives: Cryptic species diversity should not be trivialized / P. Trontelj, C. Fišer // Syst. Biodivers. – 2009. – V. 7. – P. 1-3.
227. Tucker, C. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology / C. Tucker M., W. Cadotte, S. Carvalho, T. Davies [et al.] // Biological Reviews. – 2017. – V. 92. – P. 698-715.
228. United Nations. Convention on Biological Diversity // Treaty Series. – 1993. – V. 1760. – P. 199-225.
229. Utevsky, A. New tentacled leech *Ceratobdella quadricornuta* n. g., n. sp. (Hirudinea: Piscicolidae) parasitic on the starry skate *Roja georgiana* Norman

- from the Scotia Sea, Antarctica / A. Utevsky, I. Gordeev // Systematic Parasitology. – 2015. – 91. – P.203-10.
230. Utevsky, S. A new genus and species of fish leeches *Dolichobdella rubra*, gen. n., sp. n., (Clitellata, Hirudinida, Piscicolidae) from the northern Sea of Japan / S. Utevsky, A. Chernyshev // Deep-Sea Res. II. – 2013. – V. 86-87. – P. 221-224.
231. Utevsky, S. Molecular phylogeny of pontobdelline leeches and their place in the descent of fish leeches (Hirudinea, Piscicolidae) / S. Utevsky, A. Utevsky, S. Schiaparelli, P. Trontelj // Zoologica Scripta. – 2007. – V. 36. – P. 271-280.
232. Utevsky, A. A new deep-sea fish leech of the bipolar genus *Pterobdellina* stat. rev. (Hirudinea: Piscicolidae) parasitic on the Antarctic toothfish *Dissostichus mawsoni* (Perciformes: Nototheniidae) / A. Utevsky, R. Solod, S. Utevsky // Mar. Biodivers. – 2021. – V. 51. – P. 15.
233. Utevsky, A. New Antarctic deep-sea weird leech (Hirudinida: Piscicolidae): morphological features and phylogenetic relationships / A. Utevsky, S. Utevsky // Systematic Parasitology. – 2018. – V. 95. – P. 849-861.
234. Utevsky, S. A new marine fish leech species of the genus *Oceanobdella* (Clitellata, Piscicolidae) from coastal waters of Sakhalin Island / S. Utevsky // Acta Parasitologica. – 2009. – V. 54. – P. 350-354.
235. Utevsky, S. A new species of the genus *Johanssonia* Selensky, 1914 (Hirudinea: Piscicolidae) collected in the Kuril-Kamchatka Trench at the greatest depth ever recorded for fish leeches / S. Utevsky, A. Kovalchuk, N. Kovalchuk [et al.] // Progress in Oceanography. – 2019. – V.176. – e102133.
236. Utevsky, S. Phylogenetic relationships of fish leeches (Hirudinea, Piscicolidae) based on mitochondrial DNA sequences and morphological data / S. Utevsky, P. Trontelj // Zoologica Scripta. – 2004. – V. 33. – P. 375-385.
237. van Valen, L. Ecological species, multispecies, and oaks / L. van Valen // Taxon. – 1976. – V. 25. – P. 233-239.
238. Wheeler, Q. Why the Phylogenetic Species Concept? – Elementary // Journal of Nematology. – 1999. – V. 31. – P. 134-141.

239. Whittaker, R. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California // *Ecol. Monogr.* – 1960. – V. 30. – P. 279-338.
240. Williams, J. *Gonimosobdella klemmi* n. gen., n. sp. (Hirudinida: Piscicolidae) from Cyprinid fishes in Arkansas, Illinois, and Missouri, U.S.A. / J. Williams, E. Burreson // *Comparative Parasitology.* – 2005. – V. 72. – P. 166–172.
241. Wilson, E. *Biodiversity* / E. Wilson. – Washington: National Academies Press, 1988.
242. WORMS: World Register of Species [Эл. Ресурс] – Режим доступа: <https://www.marinespecies.org>
243. Zachos, F. Species inflation and taxonomic artefacts – A critical comment on recent trends in mammalian classification / F. Zachos, M. Apollonio, E. Bärmann [et al.] // *Mammalian Biology.* – 2013. – V. 78. – P. 1-6.
244. Zhang, F. Species delimitation in the morphologically conserved Coecobrya (Collembola: Entomobryidae): A case study integrating morphology and molecular traits to advance current taxonomy / F. Zhang, S. Jantarit, A. Nilsai [et al.] // *Zoologica Scripta.* – 2018. – V. 47. – P. 342-356.
245. Zhang, J. A General species delimitation method with applications to phylogenetic placements / J. Zhang, P. Kapli, P. Pavlidis, A. Stamatakis // *Bioinformatics.* – 2013. – V. 29. – P. 2869-2876.
246. Zhang, M. Interactions between intestinal microbiota and host immune response in inflammatory bowel disease / M. Zhang, K. Sun, Y. Wu // *Front. Immunol.* – 2017. – V. 8. – P. 942.
247. Zink, R. Mitochondrial DNA under siege in avian phylogeography / R. Zink, G. Barrowclough // *Molecular Ecology.* – 2008. – V. 17. – P. 2107-2121.

## СПИСОК ИЛЛЮСТРАТИВНОГО МАТЕРИАЛА

## Рисунки

1	Бассейновые округа Российской Федерации, включая Крымский (показан в нижнем левом углу) .....	15
2	Карта-схема Ангаро-Байкальского бассейнового округа .....	16
3	Физико-географическое положение бассейна озера Байкал [15] .....	17
4	Карта-схема Ангарского бассейна [3] .....	19
5	Схема бассейна реки Селенга (автор: Сафронов А.В.). Слева показан снимок дельты реки Селенга из космоса (Landsat GeoCover, Геологическая служба США) .....	20
6	Географическое положение зера Гусиное [из 49] .....	21
7	Морфология и анатомия <i>Piscicola geometra</i> [по 56].....	36
8	Кокон рыбьих пиявок: слева кокон <i>Piscicola geometra</i> [71], справа кокон неидентифицированной байкальской глубоководной пиявки [155] .....	37
9	Историческая интенсивность вымирания морских родов по литературным данным [199,206]. Пять периодов массовых вымираний выделены красными стрелками .....	52
10	Общая схема процесса ДНК-штрихкодирования [196] .....	58
11	Карта-схема отбора проб рыбьих пиявок в Байкале и Прибайкалье. Красным отмечены основные географические точки, где производился сбор материала .....	63
12	Пиявки <i>Baicalobdella cottidarum</i> : (а, б, в) варибельность дорзальной пигментации; (б) пиявка на спинном плавнике желтокрылки; (г) вид с вентральной стороны .....	68
13	Внешняя морфология вида <i>Baicalobdella torquata</i> : (а) две особи на хозяине <i>Acanthogammarus lappaceus</i> (Tachteev, 2000); (б) особь <i>B. torquata</i> с мраморным рисунком на дорзальной стороне; (в) особь <i>B. torquata</i> без рисунка на дорзальной стороне .....	69
14	Фиксированные особи абиссального вида <i>Codonobdella truncata</i> : (а) неполовозрелая особь, (б) половозрелая особь .....	70
15	Внешняя морфология вида <i>Codonobdella rufulus</i> sp. nov.: (а) с дорзальной стороны; (б) с вентральной стороны; (в) вид сбоку особи со сперматофором .....	71
16	Внешняя морфология <i>Codonobdella tenebris</i> sp. nov.: (а) пиявка на рачке-хозяине; (б) характер пигментации живой особи (вид сверху); (в) вид пиявки с брюшной стороны .....	73
17	Внешняя морфология <i>Cystobranchnus mammilatus</i> : вид пиявки со спинной (а) и брюшной стороны (б) .....	74
18	Морфология <i>P. geometra</i> [146]: (а, б) пропорции тела и пигментация фиксированных этанолом экземпляров из Европейской части России (слева) и Западной Сибири (справа); (в) фрагмент тела с гонопорами (СЭМ); (г) передняя присоска и часть трахелосомы; (д) часть уросомы с задней присоской .....	76

- 19 Внешний вид *Piscicola sibirica* [146]: (а) прижизненная морфология молодой особи из оз. Байкал; (б) область головного конца с трахелосомой и передней присоской; (в) фрагмент уросомы с хвостовой присоской, (г) внешний вид фиксированной взрослой пиявки из р. Ангара; (д) передний конец фиксированного экземпляра из Иркутского водохранилища и (е) его внешняя морфология ..... 78
- 20 Внешняя морфология *Piscicola khubsugulensis*[146]: (а, б) пропорции тела и пигментация живых особей, сфотографированных на льду оз. Хубсугул; (б) свечение сперматофора; (в) фиксированный экземпляр; (г) задняя присоска; (д) передняя присоска и трахелосома и (е) фрагмент тела с половыми отверстиями ..... 80
- 21 Внешняя морфология *Piscicola nordica* [146]: (а) вид со спинной стороны; (б) вид с брюшной стороны; (в) передняя часть тела ..... 82
- 22 Внешняя морфология *Acipenserobdella* sp.: (а) замороженный образец с байкальского омуля, нерестящегося в р. Селенга [150]; (б и в) фиксированный спиртом образец с сига из р. Баргузин; (в) брюшная сторона того же образца. Красными стрелками указана пара хорошо выраженных палочковидных глаз ..... 83
- 23 VI-филогения, выведенная на основе каскадно сцепленных *cox1*, *12S*, *18S* и *28S* ..... 172
- 24 NJ-дерево на основе последовательностей *cox1* рыбьих пиявок. В узлах дерева показаны бутстреп-поддержки. Байкальского региона. Голубым фоном выделены эндемики оз. Байкал, светло-зелёным – группа образцов из других пресных водоёмов ..... 89
- 25 VI-филогения и делимитация видов байкальских эндемичных видов рыбьих пиявок. Зелёным фоном выделена целевая группа образцов, полученных в этом исследовании. Красная пунктирная линия разграничивает внутри- и межвидовую вариабельность. Пороговое значение вычислено с помощью алгоритма GMYC [191] ..... 93
- 26 VI-филогения и делимитация методом GMYC внебайкальских видов *Piscicolidae* ..... 174
- 26 (фрагмент из Приложения б) – VI-филогения и делимитация пресноводных видов *Piscicolidae*. Апостериорные поддержки узлов дерева имеют цвет в соответствии с тепловой картой (слева). Голубым фоном выделены представители пресноводной фауны, красным – названия образцов, полученных в этом исследовании. Красная пунктирная линия разграничивает внутри- и межвидовую вариабельность. Пороговое значение вычислено с помощью алгоритма GMYC [191] ..... 94
- 27 Разграничение видов в группе пресноводных рыбьих пиявок с помощью алгоритма ASAP [195]. Зелёная линия показывает пороговое значение, пунктирная красная – доверительный интервал ..... 96
- 28 Делимитация байкальских видов-эндемиков с помощью ASAP ..... 175
- 29 Молекулярные паспорта (идентификаторы) видов: А – *Baicalobdella cottidarum*, Б – *Baicalobdella izhimeica* sp. nov., В – *Baicalobdella barguzinica* sp. nov., Г – *Baicalobdella jakshakanensis* sp. nov. .... 98
- 30 Молекулярные паспорта (идентификаторы) видов: А – *Baicalobdella torquata*, Б – *Baicalobdella torquatoides* sp. nov. .... 102

31	Молекулярные паспорта (идентификаторы) видов: А – <i>Codonobdella rufulus</i> sp. nov., Б – <i>Codonobdella tenebris</i> sp. nov., В – <i>Codonobdella truncata</i> , Г – <i>Codonobdella abyssalis</i> sp. nov. ....	105
32	Молекулярный паспорт (идентификатор) вида <i>Cystobranchnus mammilatus</i>	107
33	Молекулярные паспорта (идентификаторы) видов: А – <i>Piscicola geometra</i> , Б – <i>Piscicola nordica</i> , В – <i>Piscicola sibirica</i> , Г – <i>Piscicola khubsugulensis</i> ....	109
34	Молекулярные паспорта (идентификаторы) видов : А – <i>Acipenserobdella volgensis</i> , Б – <i>Acipenserobdella sibirica</i> sp. nov. ....	110
35	Амфиподы из Северной части оз. Байкал, на которых паразитируют пиявки <i>B. torquata</i> .....	113
36	Амфиподы из Южной части оз. Байкал, на которых паразитируют пиявки <i>B. torquatoides</i> .....	113
37	Заражённость рыб пиявкой <i>Baicalobdella cottidarum</i> . А – внешний вид каменной широколобки с прикреплёнными паразитами; Б – кладка яиц каменной широколобки; В и Г – локализация паразитов .....	115
38	Байкальский омуль из р. Селенга. Стрелками красного цвета указаны области прикрепления эктопаразита [150] .....	120
39	Ареал криптического комплекса эндемичных байкальских видов группы «torquata». Розовым показан ареал <i>Baicalobdella torquata</i> (южный вид), голубым – <i>Baicalobdella torquatoides</i> (северный вид), переходными оттенками – область совместного обитания двух сестринских видов .....	123
40	Биогеография новых видов рыбьих пиявок в Прибайкалье. Цветным фоном выделены бассейны рек: зелёным – Ангары, коричневым – Селенги .....	125
41	Биогеография видов рода <i>Piscicola</i> [146]: ареал <i>P. geometra</i> (светло-голубая область), <i>P. milneri</i> (светло-зелёная область) и <i>P. sibirica</i> (бледно-красная область). Водные бассейны, где найдена <i>P. sibirica</i> , выделены красным цветом и отмечены цифрами 1 (Байкало-Ангарский бассейн) и 2 (бассейн р. Яна) .....	127

## Таблицы

1	Таксономический список рыбьих пиявок Байкальского региона [по 21,56,156] .....	30
2	Список видов пресноводной фауны Piscicolidae .....	162
3	Список образцов рыбьих пиявок Байкальского региона .....	164
4	Список нуклеотидных последовательностей, используемых в качестве группы сравнения и внешней группы .....	170
5	Внутри- и межвидовые генетические расстояния в группе пресноводных пиявок семейства Piscicolidae .....	173
6	Сравнение результатов делимитации видов Piscicolidae, полученных разными методами .....	95
7	Молекулярно-генетические диагностические признаки видов группы « <i>Baicalobdella cottidarum</i> » .....	99
8	Молекулярно-генетические диагностические признаки видов группы « <i>Baicalobdella torquata</i> » .....	103
9	Молекулярно-генетические диагностические признаки видов рода <i>Codonobdella</i> .....	105

10	Молекулярно-генетические диагностические признаки видов группы « <i>Codonobdella truncata</i> » .....	106
11	Молекулярно-генетические диагностические признаки видов рода <i>Cystobranchus</i> .....	108
12	Молекулярно-генетические диагностические признаки видов рода <i>Piscicola</i> .....	109
13	Молекулярно-генетические диагностические признаки видов рода <i>Acipenserobdella</i> .....	111
14	Трофические связи видов группы « <i>Baicalobdella cottidarum</i> » .....	117
15	Географическая приуроченность видов группы « <i>Baicalobdella cottidarum</i> » .....	124

Таблица 2. Список видов пресноводной фауны Piscicolidae

Тип ANNELIDA Lamarck, 1809			
Класс CLITELLATA Michaelsen, 1919			
Подкласс HIRUDINEA Lamarck, 1818 (syn. Hirudinida)			
Отряд RHYNCHOBDELLIDA Blanchard, 1894			
Сем. PISCICOLIDAE Johnston, 1865 (syn. Ichthyobdellidae Leuckart, 1863)			
№ п/п	Род	№ п/п	Вид
1	2	3	4
1.	<i>Acipenserobdella</i> Epstein, 1969	1.	<i>A. volgensis</i> (Zykoff, 1903)
		2.	<i>Acipenserobdella sibirica</i> sp. nov.
2.	<i>Actinobdella</i> Moore, 1901	3.	<i>A. annectens</i> Moore, 1906
		4.	<i>A. inequiannulata</i> Moore, 1901
		5.	<i>A. pediculata</i> (Hemmingway, 1908)
3.	<i>Alexandrobdeella</i> Bolotov, 2020	6.	<i>A. makhrovi</i> Bolotov, 2020
4.	<i>Baicalobdella</i> Dogiel, 1957	7.	<i>B. cottidarum</i> (Dogiel, 1957)
		8.	<i>B. torquata</i> (Grube, 1871)
		9.	<i>Baicalobdella torquatooides</i> sp. nov.
		10.	<i>Baicalobdella izhimeica</i> sp. nov.
		11.	<i>Baicalobdella barguzinica</i> sp. nov.
5.	<i>Calliobdella</i> van Beneden et Hesse, 1863	12.	<i>Baicalobdella jakshakanensis</i> sp. nov.
		13.	<i>C. knightjonesi</i> Burreson, 1984
		14.	<i>C. lophii</i> van Beneden et Hesse, 1863
		15.	<i>C. nodulifera</i> (Malm, 1863)
		16.	<i>C. punctata</i> Beneden et Hesse, 1863
6.	<i>Caspiobdella</i> Epstein, 1966	17.	<i>C. vivida</i> (Verrill, 1872)
		18.	<i>C. caspica</i> (Selensky, 1915)
		19.	<i>C. fadejewi</i> (Epstein, 1961)
		20.	<i>C. tuberculata</i> Epstein, 1966
7.	<i>Codonobdella</i> Grube, 1873	21.	<i>C. truncata</i> (Grube, 1873)
		22.	<i>C. zelenskiji</i> (Finogenova, 1991) nom. nud.
		23.	<i>Codonobdella rufulus</i> sp. nov.
		24.	<i>Codonobdella tenebris</i> sp. nov.
		25.	<i>Codonobdella abyssalis</i> sp. nov.
8.	<i>Cystobranchnus</i> Diesing, 1859	26.	<i>C. fasciatus</i> (Kollar, 1842)
		27.	<i>C. klemmi</i> (Williams et Burreson, 2005)
		28.	<i>C. mammillatus</i> (Malm, 1863)
		29.	<i>C. meyeri</i> Hayunga et Grey, 1976
		30.	<i>C. moorei</i> (Moore, 1936)
		31.	<i>C. olivacea</i> Harding, 1920
		32.	<i>C. pawlowskii</i> Sket, 1968
		33.	<i>C. respirans</i> (Troschel, 1850)
		34.	<i>C. salmositicus</i> (Meyer 1946)
		35.	<i>C. sciacchitanoi</i> Sciacchitano, 1960
		36.	<i>C. verrilli</i> Meyer, 1940

## ПРИЛОЖЕНИЕ 1

1	2	3	4
		37.	<i>C. virginicus</i> Hoffman, 1964
9.	<i>Italobdella</i> Bielecki, 1993	38.	<i>I. ciosi</i> Bielecki, 1993
		39.	<i>I. epshteini</i> Bielecki, 1997
10.	<i>Limnotrachelobdella</i> Epstein, 1973	40.	<i>L. sinensis</i> (Blanchard, 1896)
		41.	<i>L. okae</i> (Moore, 1924)
		42.	<i>L. turkestanica</i> (Schegolew, 1912)
		43.	<i>L. taimeni</i> (Epstein, 1957)
11.	<i>Pawlowskiella</i> Bielecki, 1997	44.	<i>P. stenosa</i> Bielecki, 1997
12.	<i>Piscicola</i> de Blainville, 1818	45.	<i>P. geometra</i> (Linnaeus, 1761)
		46.	<i>P. annae</i> Bielecki, 1997
		47.	<i>P. borowieci</i> Bielecki, 1997
		48.	<i>P. brylinskae</i> Bielecki, 2001
		49.	<i>P. burresoni</i> Bielecki, 2013
		50.	<i>P. conspersa</i> Grube 1871
		51.	<i>P. elishebae</i> Bielecki, 1997
		52.	<i>P. hadzii</i> Sket, 1985
		53.	<i>P. haranti</i> Jarry, 1960
		54.	<i>P. jarai</i> Bielecki, 1997
		55.	<i>P. khubsugulensis</i> Kaygorodova, 2023
		56.	<i>P. kuszniezi</i> Bielecki, 1997
		57.	<i>P. maculata</i> Grube 1850
		58.	<i>P. magna</i> Yang Tong, 1984
		58.	<i>P. margaritae</i> Bielecki, 1997
		59.	<i>P. milneri</i> (Verrill 1871)
		60.	<i>P. niewiadowskae</i> Bielecki, 1997
		61.	<i>P. nordica</i> Kaygorodova, 2023
		62.	<i>P. platensis</i> Cordero, 1933
		63.	<i>P. pomorskii</i> Bielecki, 1997
		64.	<i>P. punctata</i> (Verrill 1871)
		65.	<i>P. sibirica</i> Kaygorodova, 2023
		66.	<i>P. siddalli</i> Bielecki, 2012
		67.	<i>P. wiktora</i> Bielecki, 1997
		68.	<i>P. witkowskii</i> Bielecki, 1997
		69.	<i>P. zebra</i> Moore 1898
12.	<i>Piscicolaria</i> Whitman, 1889	70.	<i>P. reducta</i> Meyer, 1940
13.	<i>Taimenobdella</i> Epstein, 1969	71.	<i>T. amurensis</i> Epstein, 1964
14.	<i>Pterobellina</i> Bennike et Bruun, 1939	72.	<i>Pterobellina</i> sp.

Красным выделены новые виды, обнаруженные в ходе выполнения диссертационной работы.

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Таблица 3. Список образцов рыбьих пиявок Байкальского региона

№ п/п	Вид	Шифр образца	Место сбора	cox1	18S	28S	12S
1	2	3	4	5	6	7	8
1	<i>Pterobdellina</i> sp.	C190	Антарктика	+	-	-	-
2	<i>Piscicola nordica</i>	C169	КР*: оз. Головка	+	-	-	-
3	<i>Acipenserobdella sibirica</i> sp. nov.	C2	р. Ангара	+	-	-	-
4		C200	р. Ангара	+	-	-	-
5		C202	р. Ангара	+	-	-	-
6		C203	р. Ангара	+	-	-	-
7		C205	р. Ангара	+	-	-	-
8		C238	р. Ангара	+	-	-	-
9	<i>Acipenserobdella sibirica</i> sp. nov.	C65	ОБ*: р. Баргузин	+	-	-	-
10		C65а	ОБ: р. Баргузин	+	-	-	-
11		C168	ОБ: р. Баргузин	+	-	-	-
12		C168	ОБ: р. Баргузин	+	-	-	-
13		C170	ОБ: р. Баргузин	+	-	-	-
14		C181	ОБ: р. Баргузин	+	-	-	-
15	<i>Acipenserobdella sibirica</i> sp. nov.	S70	р. Селенга	+	-	-	-
16		S71	р. Селенга	+	-	-	-
17		C0_	р. Селенга	+	+	+	+
18		65_A05	р. Селенга	+	+	+	+
19		N65	р. Селенга	+	+	+	+
20		N64	р. Селенга	+	+	+	+
21		K71	р. Селенга	+	+	+	+
22		K72	р. Селенга	+	+	+	+
23		C72	р. Селенга	+	+	+	+
24		C132	р. Селенга	+	+	+	+
25		C133	р. Селенга	+	+	+	+
26		C163	р. Селенга	+	+	+	+
27		C164	р. Селенга	+	+	+	+
28		C166	р. Селенга	+	+	+	+
29	<i>Piscicola geometra</i>	F88	КЗ*: Бухтарминское вдхр.	+	-	-	-
30		C218	РО*: р. Дон	+	-	-	-
31		C219	РО: р. Дон	+	-	-	-
32		C220	РО: р. Дон	+	-	-	-
33		C221	РО: р. Темерник	+	-	-	-
34	<i>Piscicola sibirica</i>	G80	оз. Гусиное	+	-	-	-
35		G81	оз. Цайдам	+	-	-	-
36		K76	р. Ангара (п. Свирск)	+	+	+	+
37		K77	р. Ангара (п. Свирск)	+	+	+	+
38		k65	р. Ина	+	+	+	+
39		k66	р. Ина	+	+	+	+
40		k67	р. Ина	+	+	+	+
41		K80	оз. Гусиное	+	+	+	+

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8
42	<i>Piscicola sibirica</i>	K81	оз. Гусиное	+	+	+	+
43		M27	Иркутское вдхр.	+	-	-	-
44		M29	Иркутское вдхр.	+	-	-	-
45		M28	Иркутское вдхр.	+	-	-	-
46	<i>Piscicola sibirica</i>	B39	р. Ангара (в р-не	+	-	-	-
47		B40	Иркутской ГЭС)	+	-	-	-
48	<i>Piscicola sibirica</i>	K78	ОБ: Посольский сор	+	+	+	+
49		K79	ОБ: Посольский сор	+	+	+	+
50	<i>P. khubsugulensis</i>	K86	оз. Хубсугул	+	-	-	-
51		K87	оз. Хубсугул	+	-	-	-
52		C183	оз. Хубсугул	+	+	+	+
53		C184	оз. Хубсугул	+	+	+	+
54		K18	оз. Хубсугул	+	-	-	-
55		K19	оз. Хубсугул	+	-	-	-
57	<i>C. mammilatus</i>	B44	р. Печора	+	-	-	-
58	<i>B. torquata</i>	M36	ОБ: Ангасолка	+	-	-	-
59	<i>B. torquata</i>	74	р. Ангара	+	+	+	+
60	<i>B. torquata</i>	75	р. Ангара	+	+	+	+
61	<i>B. torquata</i>	K1108	р. Ангара	+	+	+	+
62	<i>B. torquata</i>	K68	р. Ангара	+	+	+	+
63	<i>B. torquata</i>	K69	р. Ангара	+	+	+	+
64	<i>B. torquata</i>	K70	р. Ангара	+	+	+	+
65	<i>B. torquata</i>	84	р. Ангара (у р.Куда)	+	+	+	+
66	<i>B. torquata</i>	85	р. Ангара (у р.Куда)	+	+	+	+
67	<i>B. torquata</i>	86	р. Ангара (у р.Куда)	+	+	+	+
68	<i>B. torquata</i>	A08	р. Ангара (у р.Куда)	+	+	+	+
69	<i>B. torquata</i>	M20	ОБ: р. Б.Крутая	+	-	-	-
70	<i>B. torquata</i>	M39	ОБ: мыс Зуб	+	+	+	+
71	<i>B. torquata</i>	M40	ОБ: мыс Зуб	+	+	+	+
72	<i>B. torquata</i>	M41	ОБ: мыс Зуб	+	+	+	+
73	<i>B. torquata</i>	M42	ОБ: мыс Зуб	+	+	+	+
74	<i>B. torquata</i>	C100	ОБ: Листвяничный 3-в	+	+	+	+
75	<i>B. torquata</i>	C60	ОБ: Листвяничный 3-в	+	+	+	+
76	<i>B. torquata</i>	C236	ОБ: Листвяничный 3-в	+	+	+	+
77	<i>B. torquata</i>	C09	ОБ: Листвяничный 3-в	+	+	+	+
78	<i>B. torquata</i>	A03	ОБ: Листвяничный 3-в	+	+	+	+
79	<i>B. torquata</i>	C11	ОБ: Листвяничный 3-в	+	+	+	+
80	<i>B. torquata</i>	C38	ОБ: Листвяничный 3-в	+	+	+	+
81	<i>B. torquata</i>	C39	ОБ: Листвяничный 3-в	+	+	+	+
82	<i>B. torquata</i>	C40	ОБ: Листвяничный 3-в	+	+	+	+
83	<i>B. torquata</i>	K184	ОБ: Листвяничный 3-в	+	+	+	+
84	<i>B. torquata</i>	C147	ОБ: п. Слюдянка	+	+	+	+
85	<i>B. torquata</i>	329	ОБ: Малое Море	+	-	-	-
86	<i>B. torquata</i>	332	ОБ: Малое Море	+	-	-	-
87	<i>B. torquata</i>	333	ОБ: Малое Море	+	-	-	-

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8
88	<i>B. torquata</i>	334	ОБ: Малое Море	+	-	-	-
89	<i>B. torquata</i>	335	ОБ: Малое Море	+	-	-	-
90	<i>B. torquata</i>	336	ОБ: Малое Море	+	-	-	-
91	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	328	ОБ: Малое Море	+	-	-	-
92	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	330	ОБ: Малое Море	+	+	+	+
93	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	331	ОБ: Малое Море	+	-	-	-
94	<i>B. torquata</i>	G11	ОБ: з-в Улирба	+	-	-	-
95	<i>B. torquata</i>	H02	ОБ: з-в Улирба	+	-	-	-
96	<i>B. torquata</i>	H05	ОБ: з-в Улирба	+	-	-	-
97	<i>B. torquata</i>	H6	ОБ: з-в Улирба	+	-	-	-
98	<i>B. torquata</i>	C84	ОБ: з-в Улирба	+	-	-	-
99	<i>B. torquata</i>	392_03	ОБ: з-в Улирба	+	-	-	-
100	<i>B. torquata</i>	1C08	ОБ: з-в Улирба	+	-	-	-
101	<i>B. torquata</i>	C109	ОБ: з-в Улирба	+	-	-	-
102	<i>B. torquata</i>	C112	ОБ: з-в Улирба	+	-	-	-
103	<i>B. torquata</i>	C116	ОБ: з-в Улирба	+	-	-	-
104	<i>B. torquata</i>	C148	ОБ: п. Слюдянка	+	+	+	+
105	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	M44	ОБ: п. Б. Голоустное	+	+	+	+
106	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	M45	ОБ: п. Б. Голоустное	+	+	+	+
107	<i>B. torquata</i>	M43	ОБ: бухта Песчаная	+	-	-	-
108	<i>B. torquata</i>	C01	ОБ: бухта Курминская	+	+	+	+
109	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	M6	ОБ: Чивыркуйский з-в, мыс Верхнее Изголовье	+	+	+	+
110	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	M8		+	+	+	+
111	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	M7		+	+	+	+
112	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	C67	ОБ: Чивыркуйский з-в	+	-	-	-
113	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	C62	ОБ: у п-ова Святой нос	+	-	-	-
114	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	C99	ОБ: у п-ова Святой нос	+	-	-	-
115	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	C53	ОБ: Чивыркуйский з	+	-	-	-
116	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	C54	ОБ: Чивыркуйский з	+	-	-	-
117	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	C56	ОБ: Чивыркуйский з	+	-	-	-
118	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	C68	ОБ: Чивыркуйский з	+	-	-	-
119	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	G06	ОБ: Чивыркуйский з-в: м. Верхнее Изголовье	+	-	-	-
120	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	G07		+	-	-	-
121	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	392-51	ОБ: Чивыркуйский з-в	+	-	-	-
122	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	392-68	ОБ: Чивыркуйский з	+	-	-	-
123	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	B04	ОБ: Чивыркуйский з	+	-	-	-
124	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	G02	ОБ: Чивыркуйский з	+	-	-	-
125	<i>B. torquata</i>	KI119	ОБ: у п.Слюдянка	+	-	-	-
126	<i>B. torquata</i>	KI120	ОБ: у п.Слюдянка	+	-	-	-
127	<i>B. torquata</i>	KI121	ОБ: у п.Слюдянка	+	-	-	-
128	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	184_32	ОБ: о. Б Ушканий	+	-	-	-
129	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	184_33	ОБ: о. Б Ушканий	+	-	-	-
130	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	184_34	ОБ: о. Б Ушканий	+	-	-	-
131	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	184_35	ОБ: о. Б Ушканий	+	-	-	-
132	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	C57	ОБ: о. Б Ушканий	+	-	-	-
133	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	C58	ОБ: о. Б Ушканий	+	-	-	-
134	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	G04	ОБ: о. Б Ушканий	+	-	-	-

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8
135	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	K61	ОБ: о. Б Ушканий	+	-	-	-
136	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	K62	ОБ: о. Б Ушканий	+	-	-	-
137	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	D01	ОБ: бухта Пещерки	+	-	-	-
138	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	C37	ОБ: бухта Пещерки	+	+	+	+
139	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	C42	ОБ: бухта Пещерки	+	-	-	-
140	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	C12	ОБ: бухта Пещерки	+	-	-	-
141	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	392_50	ОБ: губа Ая	+	-	-	-
142	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	392_82	ОБ: губа Ая	+	-	-	-
143	<i>B. torquatoides</i> sp.nov.	C174	ОБ: губа Ая	+	-	-	-
144	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	392_12	ОБ: з-в Хул	+	-	-	-
145	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	C78	ОБ: з-в Хул	+	-	-	-
146	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	M33	ОБ: з-в Хужир Нуго	+	+	+	+
147	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	G01	ОБ: з-в Кодовый	+	-	-	-
148	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	F09	ОБ: з-в Кодовый	+	-	-	-
149	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	C68	ОБ: з-в Кодовый	+	-	-	-
150	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	C72	ОБ: з-в Кодовый	+	-	-	-
151	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	C18	ОБ: Чивыркуйский з-в	+	-	-	-
152	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	C19	ОБ: Чивыркуйский з-в	+	-	-	-
153	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	C26	ОБ: Чивыркуйский з-в	+	-	-	-
154	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	C48	ОБ: губа Богучанская	+	-	-	-
155	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	C49	ОБ: губа Богучанская	+	-	-	-
156	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	G10	ОБ: губа Богучанская	+	-	-	-
157	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	C130	ОБ: губа Горячинская	+	-	-	-
158	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	C129	ОБ: губа Горячинская	+	-	-	-
159	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	C152	ОБ: губа Горячинская	+	-	-	-
160	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	B07	ОБ: губа Горячинская	+	-	-	-
161	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	152_37	ОБ: губа Горячинская	+	-	-	-
162	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	129_37	ОБ: губа Горячинская	+	-	-	-
163	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	392_13	ОБ: губа Якшакан	+	-	-	-
164	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	232_37	ОБ: Мужинайская губа	+	-	-	-
165	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	73	ОБ: Оночочанская губа	+	-	-	-
166	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	K744	ОБ: бухта Слюдянская	+	-	-	-
167	<i>B. torquatoides</i> sp. nov.	M22	ОБ: о. Тонкий	+	-	-	-
168	<i>B. cottidarum</i>	KI71	ОБ:у п. Большие Коты	+	+	+	+
169	<i>B. cottidarum</i>	KI72	ОБ:у п. Большие Коты	+	+	+	+
170	<i>B. cottidarum</i>	KI73	ОБ:у п. Большие Коты	+	+	+	+
171	<i>B. cottidarum</i>	KI74	ОБ:у п. Большие Коты	+	+	+	+
172	<i>B. cottidarum</i>	184_37	ОБ:у п. Большие Коты	+	+	+	+
173	<i>B. cottidarum</i>	G03	ОБ:у п. Большие Коты	+	+	+	+
174	<i>B. cottidarum</i>	908	ОБ: у п. Листвянка	+	+	+	+
175	<i>B. cottidarum</i>	KI42	ОБ: у п. Листвянка	+	+	+	+
176	<i>B. cottidarum</i>	392_43	ОБ: у п. Слюдянка	+	-	-	-
177	<i>B. izhimeica</i> sp. nov.	C50	ОБ: мыс Ижимей	+	-	-	-
178	<i>B. izhimeica</i> sp. nov.	C56	ОБ: мыс Ижимей	+	-	-	-
179	<i>B. izhimeica</i> sp. nov.	G08	ОБ: мыс Ижимей	+	-	-	-
180	<i>B. izhimeica</i> sp. nov.	103	ОБ: мыс Ижимей	+	-	-	-
181	<i>B. izhimeica</i> sp. nov.	392_92	ОБ: мыс Ижимей	+	-	-	-

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8
182	<i>B. izhimeica</i> sp. nov.	392_35	ОБ: Малое Море	+			
183	<i>B. barguzinica</i> sp. nov.	903	Баргузинский залив	+	+	+	+
184	<i>B. barguzinica</i> sp. nov.	337	ОБ: Малое Море	+	-	-	-
185	<i>B. barguzinica</i> sp. nov.	338	ОБ: Малое Море	+	-	-	-
186	<i>B. barguzinica</i> sp. nov.	392_09	ОБ: губа Слюдянская	+	-	-	-
187	<i>B. barguzinica</i> sp. nov.	В03	ОБ: Чивыркуй	+	-	-	-
188	<i>B. barguzinica</i> sp. nov.	907	ОБ: у п. Листвянка	+	+	+	+
189	<i>B. barguzinica</i> sp. nov.	910	ОБ: у п. Листвянка	+	+	+	+
190	<i>B. barguzinica</i> sp. nov.	К147	ОБ: у п. Листвянка	+	+	+	+
191	<i>B. barguzinica</i> sp. nov.	С04	ОБ: у п. Листвянка	+	+	+	+
192	<i>B. barguzinica</i> sp. nov.	С05	ОБ: у п. Листвянка	+	+	+	+
193	<i>B. barguzinica</i> sp. nov.	С06	ОБ: у п. Листвянка	+	+	+	+
194	<i>B. barguzinica</i> sp. nov.	90	ОБ: Чивыркуйский з-в,	+	-	-	-
195	<i>B. barguzinica</i> sp. nov.	91	мыс Н. Изголовье	+	-	-	-
196	<i>B. jakshakanensis</i> sp. nov.	С08	ОБ: губа Якшакан	+	-	-	-
197		392_36	ОБ: Чивыркуйский з-в,				
198		392_44	мыс Н. Изголовье				
199		901	ОБ: п-ов Святой Нос	+	-	-	-
200		901К	ОБ: п-ов Святой Нос	+	-	-	-
201	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	К46	ОБ: Чивыркуйский з-в	+	-	-	-
202	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	184_38	ОБ: Чивыркуйский з-в	+	-	-	-
203	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	184_39	ОБ: Чивыркуйский з-в	+	-	-	-
204	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	104	ОБ: губа Ая	+	-	-	-
205	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	Н12	ОБ: губа Ая	+	-	-	-
206	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	Н11	ОБ: губа Нюрганская	+	-	-	-
207	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	101	ОБ: губа Нюрганская	+	-	-	-
208	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	105	ОБ: губа Нюрганская	+	-	-	-
209	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	С105А	ОБ: губа Нюрганская	+	-	-	-
210	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	В47	ОБ: Малое Море	+	-	-	-
211	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	Е408	ОБ: Малое Море	+	-	-	-
212	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	Е409	ОБ: Малое Море	+	-	-	-
213	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	Е410	ОБ: Малое Море	+	-	-	-
214	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	Е411	ОБ: Малое Море	+	-	-	-
215	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	Е412	ОБ: Малое Море	+	-	-	-
216	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	К50	р. Селенга	+	-	-	-
217	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	С128	ОБ: близ о. Тонкий	+	-	-	-
218	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	К48	ОБ: губа Богучанская	+	-	-	-
219	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	С126	ОБ: бухта Кедровая	+	-	-	-
220	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	392_65	ОБ: бухта Кедровая	+	-	-	-
221	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	808	ОБ: бухта Кедровая	+	-	-	-
222	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	К52	ОБ: Баргузинский з-в	+	-	-	-
223	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	К55	ОБ: Баргузинский з-в	+	-	-	-
224	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	К56	ОБ: Баргузинский з-в	+	-	-	-
225	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	89	ОБ: Баргузинский з-в	+	-	-	-
226	<i>C. rufulus</i> sp. nov.	742	ОБ: м. Слюдянский	+	-	-	-
227	<i>C. tenebris</i> sp. nov.	С10	ОБ: Малое Море	+	-	-	-
228	<i>C. tenebris</i> sp. nov.	В45	ОБ: Малое Море	+	-	-	-

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8
229	<i>C. tenebris</i> sp. nov.	B455	ОБ: Малое Море	+	-	-	-
230	<i>C. tenebris</i> sp. nov.	C09	ОБ: Малое Море	+	-	-	-
231	<i>C. tenebris</i> sp. nov.	834	ОБ: Чивыркуйский з-в	+	+	+	+
232	<i>C. tenebris</i> sp. nov.	K63	ОБ: Чивыркуйский з-в	+	+	+	+
233	<i>C. tenebris</i> sp. nov.	K64	ОБ: Чивыркуйский з-в	+	+	+	+
234	<i>C. tenebris</i> sp. nov.	K49	р. Селенга	+	-	-	-
235	<i>C. tenebris</i> sp. nov.	K51	р. Селенга	+	-	-	-
236	<i>C. tenebris</i> sp. nov.	392_57	ОБ: близ о. Тонкий	+	-	-	-
237	<i>C. tenebris</i> sp. nov.	K470	ОБ: губа Богучанская	+	-	-	-
238	<i>C. truncata</i>	482_04	ОБ: Горевой Утёс	+	-	-	-
239	<i>C. truncata</i>	863	ОБ: Горевой Утёс	+	+	+	+
240	<i>C. abissalis</i> sp. nov.	482_05	ОБ: у п. Тунка	+	-	-	-
241	<i>C. abissalis</i> sp. nov.	868	ОБ: у п. Тунка	+	+	+	+

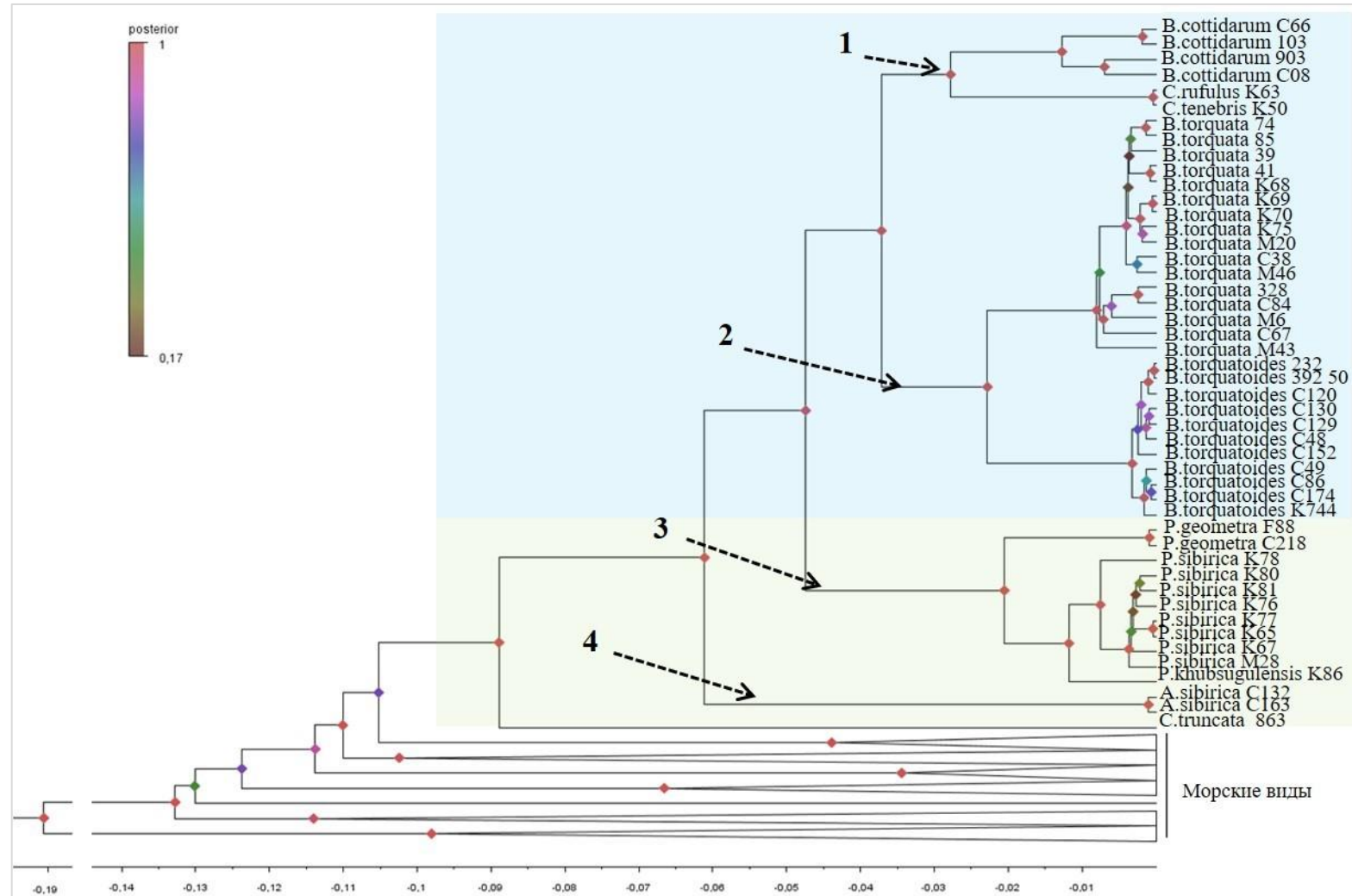
\* ОБ – озеро Байкал, КЗ – Казахстан, РК – Республика Коми, РО – Ростовская область.

**Таблица 4** – Список нуклеотидных последовательностей, используемых в качестве группы сравнения и внешней группы

№ п/п	Вид	<i>cox1</i>	<i>18S</i>	<i>28S</i>	<i>12S</i>
1	2	3	4	5	6
1.	<i>Haementeria molesta</i>	AY047325	AY962422	-	-
2.	<i>Helobdella stagnalis</i>	MF150168	AY962416	AY340402	AY336032
3.	<i>Hemiclepsis marginata</i>	MH643798	AF115981	AY425383	AY425425
4.	<i>Glossiphonia verrucata</i>	MH670853	-	-	-
5.	<i>Placobdella costata</i>	OK350346	AY962436	-	-
6.	<i>Theromyzon tessulatum</i>	AY047318	AF115980	AY425404	AF099957
7.	<i>Torix tukubana</i>	LC413906	LC538286	-	-
8.	<i>Baicalobdella torquata</i>	AY336018	-	-	-
9.	<i>Caspiobdella fadejewi</i>	AY336019	-	-	-
10.	<i>Caspiobdella fadejewi</i>	AY336020	-	-	-
11.	<i>Codonobdella</i> sp.	MZ202177	-	-	-
12.	<i>Cystobranchnus respirans</i>	AY336021	-	-	-
13.	<i>Cystobranchnus salmositicus</i>	DQ414316	DQ414270	-	-
14.	<i>Cystobranchnus</i> sp.	MH235878	-	-	-
15.	<i>Cystobranchnus</i> sp.	MH235851	-	-	-
16.	<i>Cystobranchnus virginicus</i>	DQ414317	DQ414271	-	-
17.	<i>Piscicola geometra</i>	BK059172	-	-	-
18.	<i>Piscicola milneri</i>	DQ414337	DQ414292	-	-
19.	<i>Piscicola geometra</i>	AF003280	AF115995	AY425400	AY336040
20.	<i>Piscicola geometra</i>	MF458791	-	-	-
21.	<i>Piscicola geometra</i>	AY336014	AF099946	EF405574	AF099959
22.	<i>Piscicola geometra</i>	AY336015	-	-	-
23.	<i>Piscicola pojmanskae</i>	MH395320	-	-	-
24.	<i>Piscicola pojmanskae</i>	MH395321	-	-	-
25.	<i>Piscicola annae</i>	AY336016	-	-	-
26.	<i>Acipencerobdella volgensis</i>	OP377067	OP377087	-	-
27.	<i>Aestabdella abditovesiculata</i>	DQ414300	DQ414254	-	-
28.	<i>Aestabdella leiostomi</i>	DQ414305	DQ414259	-	-
29.	<i>Alexandrobdella makhrovi</i>	MN295413	-	-	-
30.	<i>Ambulobdella shandikovi</i>	MH495818	-	-	-
31.	<i>Austrobodella bilobata</i>	DQ414301	DQ414255	-	-
32.	<i>Austrobodella californiana</i>	DQ414303	DQ414257	-	-
33.	<i>Austrobodella translucens</i>	DQ414306	DQ414260	-	-
34.	<i>Bathybdella sawyeri</i>	DQ414311	DQ414265	-	-
35.	<i>Beringobdella rectangulata</i>	LC179758	DQ414264	-	-
36.	<i>Branchellion lobata</i>	DQ414307	DQ414261	-	-
37.	<i>Branchellion parkeri</i>	DQ414308	DQ414262	-	-
38.	<i>Branchellion ravenelii</i>	DQ414309	DQ414263	-	-
39.	<i>Branchellion spindolaorum</i>	MK513937	-	-	-
40.	<i>Branchellion torpedinis</i>	MH087669	AF115993	AY425359	AY425408
41.	<i>Calliobdella lophii</i>	DQ414314	DQ414268	EF405584	AY336037

## ПРИЛОЖЕНИЕ 3 (продолжение)

	2	3	4	5	6
42.	<i>Calliobdella vivida</i>	KU905901	AF115992	AY425360	AY425409
43.	<i>Crangonobdella spitzbergensis</i>	MG422144	-	-	-
44.	<i>Johanssonia arctica</i>	DQ414320	DQ414274	EF405583	AY336036
45.	<i>Johanssonia extrema</i>	MK967944	-	-	-
46.	<i>Heptacyclus diminutus</i>	MH673293	-	-	-
47.	<i>Heptacyclus virgatus</i>	DQ414319	DQ414273	EF405579	AY336048
48.	<i>Limnotrachelobdella okae</i>	AY336022	-	-	-
49.	<i>Limnotrachelobdella sinensis</i>	LC275140	LC275139	LC275139	-
50.	<i>Malmiana brunnea</i>	DQ414321	DQ414275	-	-
51.	<i>Malmiana buthi</i>	DQ414322	DQ414276	-	-
52.	<i>Malmiana scorpii</i>	DQ414326	DQ414280	-	-
53.	<i>Megaliobdella szidati</i>	EF405592	-	-	-
54.	<i>Moorebdellina biannulata</i>	EF405598	-	-	-
55.	<i>Myzobdella lugubris</i>	KY440059	AF115994	-	-
56.	<i>Notobdella nototheniae</i>	DQ414328	DQ414283	-	-
57.	<i>Notostomum cyclostomum</i>	AY336028	DQ414282	EF405582	AY336049
58.	<i>Notostomum laeve</i>	EF405595	-	EF405581	EF405564
59.	<i>Nototheniobdella sawyeri</i>	AY336010	-	EF405588	EF405566
60.	<i>Oceanobdella khani</i>	DQ414331	DQ414286	-	-
61.	<i>Oceanobdella sexoculata</i>	DQ414332	DQ414287	-	-
62.	<i>Ostreobdella californiana</i>	MH673291	-	-	-
63.	<i>Oxytonostoma typica</i>	EF405596	DQ414288	EF405586	EF405565
64.	<i>Piscicolaria reducta</i>	DQ414339	DQ414294	-	-
65.	<i>Platybdella anarrhichae</i>	EF405594	DQ414290	EF405578	-
66.	<i>Pontobdella muricata</i>	AY336029	AF099945	EF405575	AF099958
67.	<i>Pterobdella amara</i>	DQ414334	DQ414289	-	-
68.	<i>Pterobdellina vernadskyi</i>	MT871866	-	-	-
69.	<i>Stibarobdella macrothela</i>	DQ414340	DQ414295	AY425403	AY425440
70.	<i>Stibarobdella tasmanica</i>	DQ414343	DQ414298	-	-
71.	<i>Trachelobdellina glabra</i>	EF405597	-	-	-
72.	<i>Trulliobdella capitis</i>	AY336030	-	-	-
73.	<i>Zeylanicobdella arugamensis</i>	KY474378	DQ414299	-	-

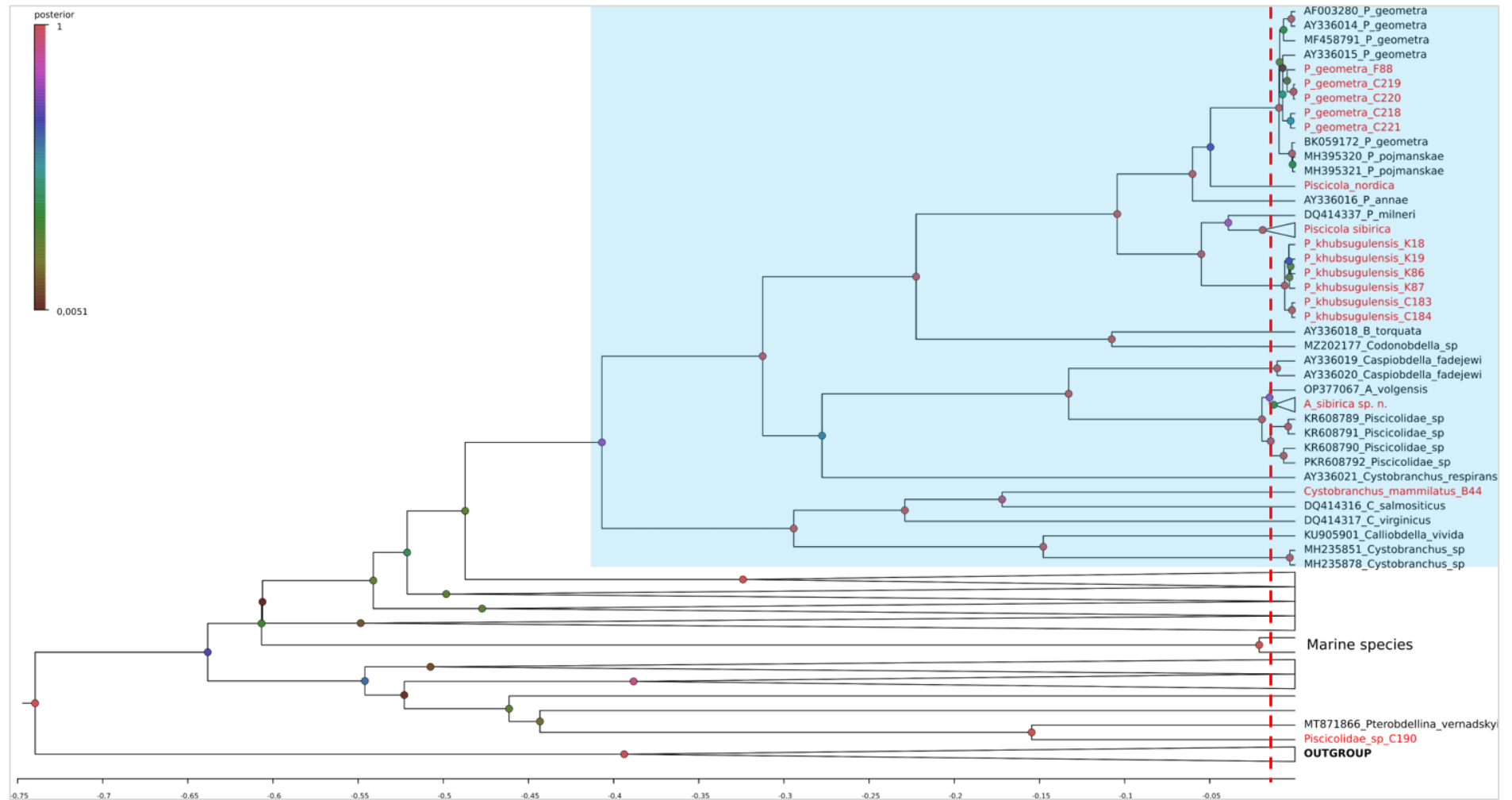
Рисунок 23 – VI-филогения, выведенная на основе каскадно сцепленных фрагментов *cox1*, *12S*, *18S* и *28S*

**Примечание.** Апостериорные поддержки узлов древа имеют цвет в соответствии с тепловой картой (слева). Голубым фоном выделены эндемики оз. Байкал, светло-зелёным – группа образцов из других пресных водоёмов. Числовые обозначения: 1 – группы «*Baicalobdella cottidarum*» и «*Codonobdella* spp.»; 2 – группа видов «*Baicalobdella torquata*»; 3 – виды рода *Piscicola*; 4 – *Acipenserobdella sibirica* sp. nov.

Таблица 5 – Внутри- и межвидовые генетические расстояния в группе пресноводных пиявок семейства Piscicolidae

Группа	p	SE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>B. cottidarum</i>	0,05	0,00		0,01	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
<i>C. fadejewi</i>	0,01	0,00	0,13		0,01	0,01	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,02
<i>C. rufulus</i>	0,01	0,00	0,09	0,13		0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
<i>C. respirans</i>	n/c	n/c	0,15	0,14	0,14		0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02
<i>C. salmositicus</i>	n/c	n/c	0,20	0,18	0,19	0,21		0,02	0,01	0,02	0,02	0,02	0,02	0,01	0,01	0,02	0,02	0,02	0,02	0,01	0,01	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02
<i>Cystobranchus</i> sp.	0,00	0,00	0,16	0,15	0,17	0,15	0,17		0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02
<i>C. virginicus</i>	n/c	n/c	0,16	0,15	0,16	0,16	0,16	0,14		0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02
<i>P. geometra</i>	0,00	0,00	0,11	0,12	0,11	0,15	0,18	0,15	0,13		0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
<i>P. milneri</i>	n/c	n/c	0,10	0,12	0,11	0,13	0,18	0,14	0,14	0,06		0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
<i>P. annae</i>	n/c	n/c	0,11	0,13	0,11	0,15	0,19	0,15	0,14	0,05	0,06		0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
<i>C. vivida</i>	n/c	n/c	0,16	0,14	0,16	0,15	0,17	0,09	0,12	0,14	0,13	0,15		0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02
<i>P. sibirica</i>	0,01	0,00	0,10	0,13	0,11	0,14	0,18	0,14	0,14	0,06	0,03	0,07	0,14		0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
<i>A. sibirica</i>	0,01	0,00	0,13	0,09	0,14	0,13	0,18	0,15	0,16	0,12	0,12	0,13	0,15	0,12		0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
<i>P. geometra_Kaz</i>	n/c	n/c	0,12	0,12	0,11	0,15	0,19	0,15	0,13	0,01	0,06	0,05	0,15	0,06	0,12		0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
<i>P. geometra_Rostov</i>	0,00	0,00	0,12	0,11	0,11	0,15	0,18	0,15	0,13	0,00	0,06	0,05	0,14	0,06	0,12	0,01		0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
<i>P. nordica</i>	n/c	n/c	0,11	0,12	0,11	0,14	0,18	0,14	0,14	0,04	0,05	0,04	0,14	0,06	0,13	0,04	0,04		0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
<i>P. khubsugulensis</i>	0,00	0,00	0,11	0,12	0,11	0,13	0,19	0,14	0,13	0,06	0,03	0,06	0,13	0,04	0,12	0,05	0,06	0,06		0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02
<i>A. volgensis</i>	n/c	n/c	0,13	0,09	0,14	0,14	0,17	0,15	0,16	0,12	0,12	0,13	0,15	0,12	0,02	0,13	0,12	0,13	0,12		0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
<i>C. mammilatus</i>	n/c	n/c	0,17	0,15	0,18	0,17	0,15	0,14	0,12	0,14	0,15	0,13	0,14	0,15	0,16	0,14	0,14	0,15	0,15	0,16		0,01	0,01	0,02	0,02	0,02
<i>B. torquata</i>	0,02	0,00	0,11	0,14	0,11	0,15	0,19	0,16	0,16	0,11	0,10	0,12	0,15	0,11	0,14	0,11	0,11	0,11	0,11	0,14	0,17		0,01	0,01	0,01	0,02
<i>B. torquatoides</i>	0,01	0,00	0,09	0,13	0,11	0,15	0,19	0,15	0,16	0,11	0,09	0,10	0,15	0,10	0,14	0,11	0,11	0,10	0,10	0,13	0,17	0,09		0,01	0,01	0,01
<i>C. tenebris</i>	0,01	0,00	0,09	0,14	0,07	0,15	0,20	0,17	0,17	0,12	0,11	0,11	0,16	0,12	0,14	0,12	0,12	0,11	0,12	0,14	0,18	0,11	0,11		0,01	0,01
<i>C. truncata</i>	0,00	0,00	0,14	0,17	0,12	0,17	0,21	0,18	0,18	0,15	0,15	0,14	0,19	0,16	0,17	0,15	0,15	0,15	0,15	0,17	0,20	0,15	0,15	0,08		0,01
<i>C. abyssalis</i>	0,01	0,00	0,17	0,18	0,16	0,20	0,21	0,19	0,21	0,18	0,18	0,17	0,19	0,18	0,19	0,18	0,18	0,182	0,183	0,187	0,211	0,186	0,184	0,147	0,110	

Рисунок 26 – VI-филогения и делимитация методом GMYC внебайкальских видов Piscicolidae



**Примечание.** Голубым фоном выделены представители пресноводной фауны, красным – названия образцов, полученных в этом исследовании. Апостериорные поддержки узлов древа имеют цвет в соответствии с тепловой картой (слева). Красная пунктирная линия разграничивает внутри- и межвидовую вариабельность. Пороговое значение вычислено с помощью алгоритма GMYC [202].

Рисунок 28 – Делимитация байкальских видов-эндемиков родов *Baicalobdella* и *Codonobdella* с помощью ASAP