

Филогенетический анализ кокцидий (Apicomplexa: Eimeriorina) у обыкновенной верховки *Leucaspilus delineatus* (Heckel, 1843)

Деникина Н.Н.^{1*}, Кулакова Н.В.², Букин Ю.С.¹, Хамнуева Т.Р.³,
Балданова Д.Р.³, Богданов Б.Э.¹, Дзюба Е.В.¹

¹ Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Улан-Баторская, 3, Иркутск, 664033, Россия

² Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Лермонтова, 132, Иркутск, 664033, Россия

³ Институт общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Сахьяновой, 6, Улан-Удэ, 670047, Россия

АННОТАЦИЯ. Целью данной работы явилось проведение сравнительного анализа и реконструкции филогенетического положения кокцидий из пищеварительного тракта обыкновенной верховки *Leucaspilus delineatus* (Heckel, 1843) из Иркутского водохранилища. Определение и сравнительный анализ полученных и имеющихся в генетических базах данных нуклеотидных последовательностей фрагмента гена *cox1* продемонстрировали парафилию родов *Eimeria* и *Goussia*. Последовательности на филогенетическом древе сформировали отдельный кластер в основании древа. Таким образом, косвенно подтверждена гипотеза о том, что кокцидии рыб являются предками кокцидий других позвоночных животных. Обсуждается необходимость дополнительных исследований и проведения ревизии кокцидий у рыб р. Ангара и оз. Байкал.

Ключевые слова: Eimeriorina, *Leucaspilus delineatus*, ген *cox1*, Иркутское водохранилище, Байкальский регион

1. Введение

Активность хозяйственной деятельности человека, направленной на изменение и регуляцию естественных водотоков, рекреационное освоение береговой зоны и развитие аквакультуры, существенно возросла за последние 100 лет. Побочным эффектом этого процесса стало распространение за пределы естественных ареалов и интродукция различных видов гидробионтов (Băncilă et al., 2022; Bernery et al., 2022; Zhu et al., 2022; Truter et al., 2023).

Наряду с очевидными последствиями взаимодействия местной фауны с видами-вселенцами (конкуренция и хищничество; генетические воздействия, гибридизация и интрогрессия), существует угроза интродукции ассоциированных паразитов и других патогенных агентов (Ellender and Weyl, 2014; Truter et al., 2023). Описаны значительные эпизоотии в популяциях различных видов рыб, вызванные завезенными вместе с объектами аквакультуры вирусами, оомицетами

и простейшими (Kaminskas, 2021). Например, существенный урон ихтиофауне Европы и Америки нанес *Sphaerothecum destruens* Arkush, Mendoza, Adkison & Hedrick, 2003 – внутриклеточный паразит интродуцированного из Китая амурского чебака *Pseudorasbora parva* (Temminck & Schlegel, 1846) (Andreou et al., 2012). В связи с этим, молекулярно-генетические исследования особенно востребованы при описании распространения инвазивных видов рыб, а также их паразитов (Ali et al., 2022; Alyamkin et al., 2022; Dos Santos and Avenant-Oldewage, 2022).

Все представители типа простейших Sporozoa или Apicomplexa из группы Alveolata являются одноклеточными облигатными паразитами многоклеточных животных, а также считаются одними из самых успешных паразитов в мире (Morrison, 2009). Предполагается, что более 6000 описанных видов составляют всего 0,1% от общего их разнообразия (Morrison, 2009). Представители Apicomplexa, принадлежащие родам *Cryptosporidium*, *Plasmodium*, *Toxoplasma* и *Babesia* являются возбудителями заболеваний человека и животных,

*Corresponding author.

E-mail address: denikina@lin.irk.ru (Н.Н. Деникина)

Поступила: 03 июля 2023; Принята: 26 июля 2023;

Опубликована online: 15 августа 2023

© Автор(ы) 2023. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



значительный урон сельскохозяйственному производству наносят кокцидии (Cnoidasida: Eimeriorina). Однако, несмотря на широкое распространение и хозяйственное значение, исследования эволюционных отношений внутри этой группы только начинаются (Arisue and Hashimoto, 2015; Xavier et al., 2018). Таксономия кокцидий к настоящему времени находится в стадии разработки, многие роды являются парафилетическими, что ставит под сомнение ценность строгих морфологических и экологических признаков для классификации паразитов (Ogedengbe et al., 2018; Xavier et al., 2018). При этом представители подотряда Eimeriorina у водных животных изучены значительно хуже, чем у наземных. Однако, даже имеющиеся скудные данные о последовательностях малой субъединицы рибосомальной РНК (МСЕ рРНК) позволяют предположить, что именно они являются базовыми группами внутри семейств (Jirků et al., 2009; Xavier et al., 2018).

Обыкновенная верховка *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843), исторически являвшаяся представителем Понто-Каспийской ихтиофауны, значительно расширила свой ареал в результате непреднамеренной интродукции и последующего саморасселения (Слынько и Терещенко, 2014; Решетников и др., 2017). Молекулярно-генетические исследования обыкновенной верховки из Иркутского водохранилища подтвердили сведения о случайном заносе вида из Европейской части России (Kulakova et al., 2022). В нативном ареале у обыкновенной верховки отмечены представители кокцидий (Jastrzębski, 1984; Белова и Крылов, 2006; Пугачев и др., 2012). Сведения о фауне паразитов обыкновенной верховки из Иркутского водохранилища малочисленны (Деникина и др., 2023). В связи с этим, целью исследования являлось проведение сравнительного анализа и реконструкции филогенетического положения кокцидий из пищеварительного тракта обыкновенной верховки.

2. Материалы и методы

Место отлова рыб с координатами 52°12'37" с.ш., 104°25'28" в.д. расположено в Иркутском водохранилище на реке Ангара. Рыб отлавливали с помощью крючковой снасти с глубин 2-3 м в июле и августе 2019 года. Эвтаназию рыб проводили передозировкой анестетика (ГОСТ 33219-2014, 2016) с использованием 2% раствора лидокаина (Lidocaine Bufus, Renewal, Россия). Всего было отловлено 20 половозрелых особей. Образцы транспортировали во льду и хранили при температуре -20°C. Масса и стандартная длина исследованных рыб (средняя $\pm$ SE) составила 2,6 $\pm$ 0,2 г и 58 $\pm$ 1,4 см соответственно (Kulakova et al., 2022; Деникина и др., 2023).

Для выделения ДНК от всех особей брали пищеварительный тракт вместе с содержимым. Суммарную ДНК выделяли с помощью набора для

экстракции «АмплиСенс ДНК-сорб-АМ» (Россия) в соответствии с инструкцией производителя. Фрагмент гена первой субъединицы цитохром-с-оксидазы (*cox1*) амплифицировали с праймерами MiSeq: COLintF 5'tcgtcggcagcgtagatgtgtataagagacagG GWACWGGWTGAACWGTWATAYCCYCC и dgHCO2198 5'gtctcgtgggctcgagatgtgtataagagacagTAIACYTCIGGR TGICCRAARAAYCA (Leray et al., 2013). Библиотеку из очищенного пула ампликонов сконструировали с использованием набора Nextera XT (Illumina, Хейворд, Калифорния, США), нуклеотидные последовательности определяли с помощью Illumina NextSeq. После биоинформационной обработки полученные перекрывающиеся парные прочтения (контиги) были отфильтрованы по качеству прочтений и их длине. Регистрационный номер полученных данных в международной базе NCBI: PRJNA648490 (Деникина и др., 2023).

Первичную обработку и трансляцию полученных нуклеотидных последовательностей и данных о представителях подотряда Eimeriorina, представленных в базе GenBank (Таблица), проводили в редакторе BioEdit, выравнивали с помощью программы ClustalW.

Филогенетический анализ проводили с использованием программы MEGA7 (Kumar et al., 2016). Эволюционную историю, основанную на нуклеотидных последовательностях, выводили методом максимального правдоподобия с помощью модели Тамуры-Нея (Tamura and Nei, 1993). Для выведения эволюционной истории, основанной на аминокислотных последовательностях, была выбрана модель Ли-Гаскуэля (Nei and Kumar, 2000; Le and Gascuel, 2008). В обоих случаях для моделирования различий в скорости эволюции между сайтами использовали дискретное гамма-распределение, Статистическую поддержку узлов ветвей оценивали с помощью бут-стреп анализа, 2000 репликаций.

3. Результаты и обсуждение

В результате анализа данных метагеномного секвенирования ДНК пищеварительных трактов обыкновенной верховки были определены последовательности кокцидий. Представленность последовательностей Eimeriorina в общем пуле составила более 6,4%. Выявлен полиморфизм популяции паразитов: присутствуют 9 генотипов, при этом 99% последовательностей принадлежат к четырем (76,14; 10,65; 7,95 и 4,3%). Генотипы отличаются между собой точечными мутациями, только в трех сайтах приводящими к заменам аминокислот на сходные по заряду и радикалу (V на I). Полученные результаты не позволяют сделать однозначный вывод о количестве видов Eimeriorina в проанализированном материале и требуют дополнительных исследований.

Кокцидии рыб сравнительно малоизучены и нуклеотидные данные для них крайне скудны (в лучшем случае определены гены МСЕ рРНК). Этот факт обусловлен отсутствием таксон-специфичных

Таблица. Характеристика представленных в базе данных GenBank нуклеотидных последовательностей гена *cox1* представителей Eimeriorina

Вид	Хозяин	Место отбора проб	№№ GenBank
<i>Caryospora bigenetica</i> Wacha and Christensen, 1982	<i>Sistrurus catenatus</i> (Say, 1823)	США	KF859856
<i>Cyclospora cayetanensis</i> Ortega, Gilman & Sterling, 1994	<i>Homo sapiens</i> Linnaeus, 1758	США	MN260359; MN260361; MN260362; MN260363; MN260364; MN260366; MN316534; MN316535
<i>Eimeria acervulina</i> Tyzzer, 1929	<i>Gallus gallus</i> (Linnaeus, 1758)	КНР	EF158855
<i>Eimeria anseris</i> (Kotlan, 1932)	<i>Anser albifrons</i> (Scopoli, 1769)	КНР	MH758793
<i>Eimeria brunetti</i> Levine, 1942	<i>G. gallus</i>	Канада	HM771675
<i>Eimeria falciformis</i> (Eimer, 1870)	<i>Mus musculus</i> Linnaeus, 1758	Германия	MH777557
<i>Eimeria flavescens</i> Marotel & Guilhon, 1941	<i>Oryctolagus cuniculus</i> (Linnaeus, 1758)	КНР	KP025693
<i>Eimeria furonis</i> Hoare, 1927	<i>Mustela putorius</i> Linnaeus, 1758	Канада	MF774035
<i>Eimeria gaimardi</i> Barker, O'Callaghan, and Beveridge, 1988	<i>Bettongia gaimardi</i> (Desmarest, 1822)	Австралия	MK202809
<i>Eimeria maxima</i> Tyzzer, 1929	<i>G. gallus</i>	США	FJ236459
<i>Eimeria meleagridis</i> Tyzzer 1929	<i>Meleagris gallopavo</i> Linnaeus, 1758	Канада	KJ526131
<i>Eimeria mephitidis</i> Andrews 1928	<i>Mephitis mephitis</i> (Schreber, 1776)	Канада	KT203398
<i>Eimeria mitis</i> Tyzzer, 1929	<i>G. gallus</i>	Чешская Республика	FR796699
<i>Eimeria mundayi</i> Barker, O'Callaghan, and Beveridge, 1988	<i>Potorous tridactylus</i> (Kerr, 1792)	Австралия	MK202808
<i>Eimeria necatrix</i> Johnson, 1930	<i>G. gallus</i>	Канада	HM771680
<i>Eimeria papillata</i> Ernst, Chobotar, & Hammond, 1971	<i>M. musculus</i>	Канада	KT184377
<i>Eimeria piriformis</i> Kotlan & Pospesch, 1934	<i>O. cuniculus</i>	Чешская Республика	JQ993698
<i>Eimeria potoroi</i> Barker, O'Callaghan, and Beveridge, 1988	<i>P. tridactylus</i>	Австралия	MK202807
<i>Eimeria praecox</i> Johnson, 1930	<i>G. gallus</i>	Канада	JQ659301
<i>Eimeria tenella</i> (Railliet & Lucet, 1891) Fantham, 1909	<i>G. gallus</i>	Судан	MF497440
<i>Eimeria subspherica</i> Christensen, 1941	<i>Bos taurus</i> Linnaeus, 1758	Турция	KU351704
<i>Eimeria trichosuri</i> O'Callaghan & O'Donoghue, 2001	<i>Trichosurus caninus</i> (Ogilby, 1835)	Австралия	JN192136
<i>Eimeria vermiformis</i> Ernst, Chobotar and Hammond, 1971	<i>Apodemus flavicollis</i> (Melchior, 1834)	Германия	MK257110
<i>Eimeria woyliei</i> Northover et al., 2019	<i>Bettongia anhydra</i> Finlayson, 1957	Австралия	MK202806
<i>Eimeria zuernii</i> (Rivolta, 1878) Martin, 1909	<i>B. taurus</i>	Канада, КНР, Австралия	HM771687; KX495130; OL770312
<i>Eimeria</i> sp.	<i>Coturnix coturnix</i> (Linnaeus, 1758)	Египет	MF496271

Вид	Хозяин	Место отбора проб	№№ GenBank
<i>Eimeria</i> sp. 1	<i>Tiliqua rugosa</i> subsp. <i>rugosa</i> Gray, 1825	Австралия	JX839284
<i>Isoospora amphiboluri</i> Cannon, 1967	<i>Ctenophorus nuchalis</i> (De Vis, 1884)	Австралия	KR108297; MW720599
<i>Isoospora butcheriae</i> Yang, Brice, Jian & Ryan, 2018	<i>Zosterops lateralis</i> (Latham, 1802)	Австралия	KY801687
<i>Isoospora coerebae</i> Berto et al., 2011	<i>Coereba flaveola</i> (Linnaeus, 1758)	Бразилия	OK194672
<i>Isoospora coronoidae</i> Liu et al., 2019	<i>Corvus coronoides</i> Vigors & Horsfield, 1827	Австралия	MK867778
<i>Isoospora greineri</i> Hafeez et al. 2014	<i>Lamprolornis superbus</i> Rüppell, 1845	Канада	KR108298
<i>Isoospora gryphoni</i> Olson, Gissing, Barta & Middleton, 1998	<i>Carduelis tristis</i> (Linnaeus, 1758)	Канада	KC346355
<i>Isoospora lacazei</i> (Labbé, 1893)	<i>Pavo cristatus</i> Linnaeus, 1758	КНР	MW775672
<i>Isoospora manorinae</i> Yang, Brice, Jian & Ryan 2016	<i>Manorina flavigula</i> subsp. <i>wayensis</i> (Mathews, 1912)	Австралия	KT224377
<i>Isoospora mayuri</i> Patnaik, 1966	<i>P. cristatus</i>	КНР	MW775673
<i>Isoospora phylidonyrisae</i> Yang, Brice, Berto & Ryan, 2021	<i>Phylidonyris novaehollandiae</i> (Latham, 1790)	Австралия	MW423631
<i>Isoospora picoflavae</i> Rejman, Hak-Kovacs & Barta, 2021	<i>Colaptes auratus</i> subsp. <i>luteus</i> Bangs, 1898	Канада	NC_065382
<i>Isoospora serini</i> (Aragao, 1933)	<i>Serinus canaria</i> (Linnaeus, 1758)	Бразилия	ON584773
<i>Isoospora serinuse</i> Yang, Brice, Elliot & Ryan 2015	<i>S. canaria</i>	Австралия	KX276860
<i>Isoospora superbusi</i> Hafeez et al. 2014	<i>Lamprolornis superbus</i> Rüppell, 1845	Канада	KT203396
<i>Isoospora svecica</i> Trefančová & Kvičarová, 2019	<i>Luscinia svecica</i> subsp. <i>cyaneola</i> (Wolf, 1810)	Чешская Республика	MK573841
<i>Isoospora</i> sp.	<i>Sturnus vulgaris</i> Linnaeus, 1758	США	OL999169
<i>Isoospora</i> sp. 1	<i>S. canaria</i>	Канада	KP658103
<i>Isoospora</i> sp. 2	<i>M. gallopavo</i>	Канада	KC346356
<i>Isoospora</i> sp. 3	<i>S. vulgaris</i>	США	OL999161
<i>Isoospora</i> sp. 4	<i>Carduelis carduelis</i> (Linnaeus, 1758)	Великобритания	OL999140
<i>Lankesterella minima</i> (Chaussat, 1850) Nöller, 1912	<i>Lithobates clamitans</i> (Latreille, 1801)	Канада	KT184381
<i>Toxoplasma gondii</i> (Nicolle & Manceaux, 1908)	Штамм ME49, Центр тропических и новых глобальных заболеваний, Университет Джорджии, США		MN077082

консервативных районов в гене MCE рРНК, что затрудняет прямую молекулярно-генетическую диагностику *Eimeriorina*. Последовательности гена *cox1* мтДНК кокцидий рыб в базе GenBank отсутствуют. В анализе были использованы последовательности представителей *Eimeriorina* птиц, грызунов, приматов, сумчатых и пресмыкающихся; в качестве аут-группы представлена последовательность гена *cox1* мтДНК *Toxoplasma gondii* (Таблица, Рис. 1).

На дендрограмме нуклеотидные последовательности кокцидий из верховки сформировали отдельный кластер *Eimeriorina**, расположенный в основании древа (Рис. 1). При этом древо неразрешенное, поддержки

крупных ветвей крайне низки (от 0%). Филогенетическая реконструкция, основанная на анализе соответствующих аминокислотных последовательностей (Рис. 2), гораздо достовернее: кластер *Eimeriorina** сформирован с более значимой поддержкой (85%). При этом ветвление внутри кластера кокцидий из наземных позвоночных, как и в случае нуклеотидных последовательностей, поддержано слабо и малодостоверно (Рис. 2).

С одной стороны, этот факт является свидетельством значительного пробела в знаниях о митохондриальных геномах этих паразитов, поскольку последовательности гена *cox1* мтДНК кокцидий из рыб в базе GenBank отсутствуют.

Кроме того, на филогенетическом древе, построенном на основании последовательностей генов рРНК, нет корреляции порядка ветвления с принадлежностью роду, и весьма относительная с принадлежностью хозяину (Molnár et al., 2012; Couso-Pérez et al., 2019; Liu et al., 2021). С другой стороны, ранее была сформулирована гипотеза о том, что именно кокцидии рыб дали начало всем известным линиям кокцидий у других позвоночных животных (Rosenthal et al., 2016; Xavier et al., 2018). Возможно, наши результаты являются косвенным подтверждением этой гипотезы, и при появлении новых нуклеотидных данных о митохондриальных геномах кокцидий рыб кластер *Eimeriorina** (Рис. 1, 2) будет пополняться.

Очевидная парафилия родов *Eimeria* и *Goussia*, неоднократно обсужденная и доказанная ранее (Jirků et al., 2009; Ogedengbe et al., 2018; Xavier et al., 2018), нашла отражение и на наших дендрограммах. Несомненно, требуется пересмотр основных фенотипических признаков, определяющих таксономическую принадлежность кокцидий.

В нативном ареале (водоемы и водотоки Понто-Каспийского бассейна), а также в бассейне Балтийского моря у обыкновенной верховки отмечены *Eimeria cyprinorum* Stankovich, 1921 (Syn.: *Goussia carpelli* (Léger et Stankovich, 1921), *Goussia carpelli* (Léger et Stankovich, 1921) (Syn.: *Eimeria carpelli* Léger et Stankovich, 1921; *E. cyprini* Plehn, 1924; *E. cyprinorum* Stankovich, 1921; *E. wierzejskii* Hoer, 1904) и *Eimeria* sp. (Jastrzębski, 1984; Kirjušina and Vismanis, 2007; Белова и Крылов, 2006; Пугачев и др., 2012).

Ранее *G. carpelli* была отмечена у разных видов (Пугачев и др., 2012), в том числе и у рогатковидных рыб оз. Байкал: большеголовой широколобки *Batrachocottus baicalensis* (Dybowski, 1874), песчаной широколобки *Leocottus kesslerii* (Dybowski, 1874) и широкорылой широколобки *Cyphocottus euryostomus* (Taliev, 1955) (Шульман и Заика, 1964; Заика, 1965). Спектр видов паразитов верховки в конкретном водоеме зависит от условий обитания хозяина и состава паразитофауны доминирующих видов рыбного населения (Доровских, 2019). Иркутское водохранилище расположено на участке р. Ангара от Байкала до г. Иркутска. Общая его площадь составляет 15 тыс. га и почти

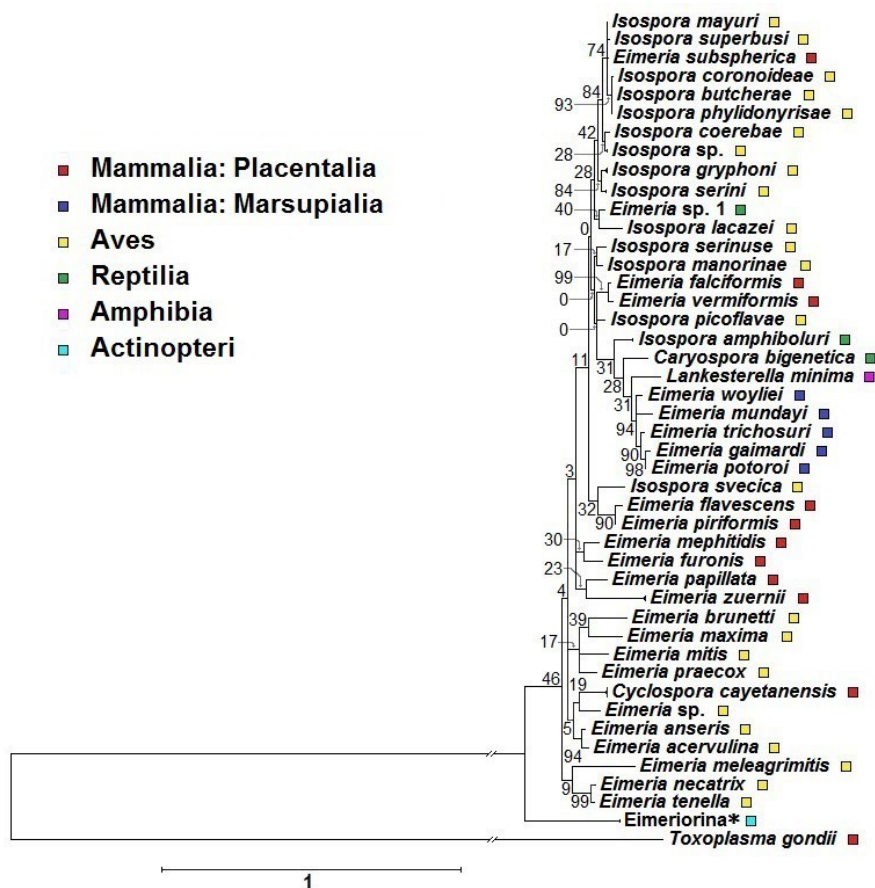


Рис.1. Филогенетическое древо представителей подотряда Eimeriorina, построенное методом максимального правдоподобия на основании нуклеотидных последовательностей фрагментов гена *cox1* митохондриальной ДНК. Eimeriorina* – последовательности из обыкновенной верховки.

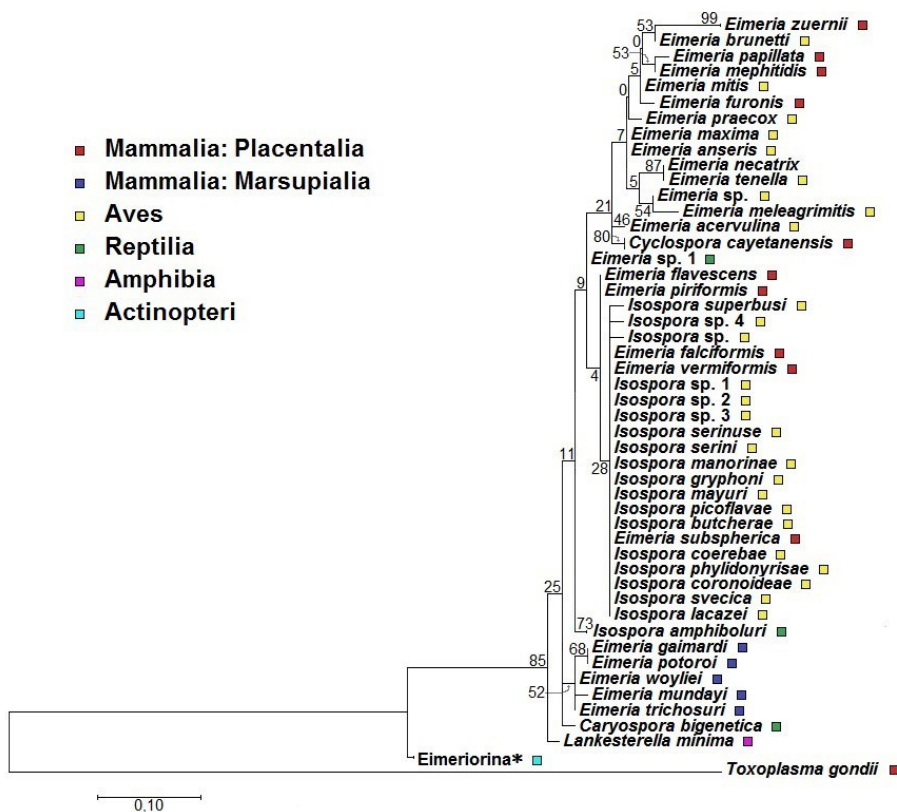


Рис.2. Филогенетическое древо представителей подотряда Eimeriorina, построенное методом максимального правдоподобия на основании аминокислотных последовательностей фрагментов белка Cox1. Eimeriorina* – последовательности из обыкновенной верховки.

четверть ее приходится на заливы и мелководья. Большеголовая широколобка в верхнем и среднем створах Иркутского водохранилища встречается на каменисто-илистых грунтах. Песчаная широколобка распространена в реке Ангара от истока до устья, наибольшей численности достигает в прибрежной зоне водохранилища с песчаными, илисто-песчаными и каменисто-песчаными грунтами (Богданов, 2015). Верховка предпочитает мелководные и хорошо прогреваемые участки акватории с илистым и песчаным грунтом. В настоящее время принято считать, что *G. carpelli* является специфичным паразитом карпа *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 (Molnár et al., 2005), а у многих рыб из прежнего списка ее хозяев имеются свои отдельные виды кокцидий (Соколов и Мошу, 2014). В связи с этим, необходимо комплексное морфологическое и молекулярно-генетическое изучение этих паразитов, особенно широко распространенной у различных систематических групп рыб *G. carpelli*.

Кроме этого, ранее в экспериментальных условиях было показано, что питание рыб олигохетами родов *Tubifex* и *Limnodrilus*, содержащими спорозоиты *G. carpelli*, способствует заражению рыб (Molnár and Ostoros, 2007). Представители этих родов, обитающие в медленнотекущих или стоячих водоемах с илистыми и/или песчаными грунтами были отмечены в составе зообентоса водоемов бассейна оз. Байкал (Семерной, 2001). Иркутское водохранилище подвержено антропогенному воздействию: значительным колебаниям уровня воды (Бычков и Никитин, 2015) и рекреационной нагрузке. Ранее было показано, что факторы среды (увеличенное поступление в водоем биогенных элементов, снижение уровня воды, неблагоприятные температурные условия и др.) приводят к наибольшему распространению среди других представителей донной фауны олигохет, что способствует возрастанию зараженности рыб паразитами (Новохацкая и др., 2008; Jirsa et al., 2008), например, цестодами рода *Caryophyllaeus* (Деникина и др., 2023). Таким образом, наличие в пищеварительном тракте рыб нуклеотидных последовательностей представителей Eimeriorina может свидетельствовать о питании верховки зараженными олигохетами. В связи с этим перспективным является не только проведение ревизии паразитов у рыб р. Ангара и оз. Байкал, но и исследование их биологии и экологии.

4. Заключение

Результаты сравнительного анализа и реконструкция филогенетического положения кокцидий из пищеварительного тракта обыкновенной верховки из Иркутского водохранилища выявили значительный пробел в знаниях об их митохондриальных геномах, выражающийся в отсутствии последовательностей гена *cox1* мтДНК представителей Eimeriorina из рыб в базе GenBank. Определение фрагмента гена *cox1* и сравнительный

анализ полученных и имеющихся в генетических базах данных нуклеотидных последовательностей продемонстрировали парафилию родов *Eimeria* и *Goussia*. Последовательности кокцидий из верховки на дендрограммах сформировали отдельный кластер, расположенный в основании древа. Выявлен полиморфизм популяции паразитов, однако полученные результаты не позволяют сделать однозначный вывод о количестве видов Eimeriorina в проанализированном материале и требуют дополнительных исследований. Таким образом, была косвенно подтверждена гипотеза о том, что кокцидии рыб являются предками кокцидий других позвоночных животных. В связи с этим перспективным является не только проведение ревизии этих видов паразитов у рыб р. Ангара и оз. Байкал, но и исследование их биологии и экологии.

Благодарности

Работа выполнена в рамках тем государственного задания № 121032300224-8, 121032300196-8, 121030900141-8.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Белова Л.М., Крылов М.В. 2006. Кокцидии (Eimeriidae) рыб (Cypriniformes) континентальных вод России. *Паразитология* 40(5): 447-461.
- Богданов Б.Э. 2015. Изменчивость и статус внутривидовых форм песчаной широколобки *Leocottus kesslerii* (Scorpaeniformes: Cottidae). *Вопросы ихтиологии*. 55 (4): 386-396. DOI: [10.7868/S0042875215030029](https://doi.org/10.7868/S0042875215030029)
- Бычков И.В., Никитин В.М. 2015. Регулирование уровня озера Байкал: проблемы и возможные решения. *География и природные ресурсы* 2015(3): 5-16. DOI: [10.1134/S1875372815030014](https://doi.org/10.1134/S1875372815030014)
- ГОСТ 33219-2014. 2016. Руководство по содержанию и уходу за лабораторными животными. Правила содержания и ухода за рыбами, амфибиями и рептилиями. М.: Стандартинформ.
- Деникина Н.Н., Кулакова Н.В., Букин Ю.С. и др. 2023. Первое обнаружение ДНК *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas, 1781) у верховки *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843). *Limnology and Freshwater Biology* 2023 (1): 6-10. DOI: [10.31951/2658-3518-2023-A-1-1](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2023-A-1-1)
- Доровских Г.Н. 2019. Паразитофауна верховки обыкновенной *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843) из крупных речных систем европейского северо-востока России. *Вестник Сыктывкарского университета. Серия 2. Биология. Геология. Химия. Экология* 4(12): 77-89.
- Заика В.Е. 1965. Паразитофауна рыб озера Байкал. М.: Наука.
- Новохацкая О.В., Иешко Е.П., Стерлигова О.П. 2008. Характер многолетних изменений паразитофауны леща *Abramis brama* L. в эвтрофируемом водоеме. *Паразитология* 42(4): 308-317.
- Пугачев О.Н., Крылов М.В., Белова Л.М. 2012. Кокцидии отряда Eimeriida рыб России и сопредельных территорий. – СПб., ЗИН РАН.

- Решетников А.Н., Голубцов А.С., Журавлев В.Б. и др. 2017. Расширение ареалов ротана *Perccottus glenii*, верховки *Leucaspis delineatus* и уклейки *Alburnus alburnus* в бассейне р. Обь. Сибирский экологический журнал 24(6): 696-707. DOI: [10.15372/SEJ20170603](https://doi.org/10.15372/SEJ20170603)
- Семерной В.П. 2001. Малощетинковые черви (Annelida: Oligochaeta) и эолосоматиды (Annelida: Aeolosomatidae). В книге: Тимошкин О.А. (Ред.), Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука: 377-427.
- Слынько Ю.В., Терещенко В.Г. 2014. Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна (разнообразие, фауногенез, динамика популяций, механизмы адаптаций). М.: Полиграф-Плюс.
- Соколов С.Г., Мошу А.Я. 2014. *Goussia obstinata* sp. n. (Sporozoa: Eimeriidae) – новый вид кокцидий из кишечника ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Perciformes: Odontobutidae). Паразитология 48(5): 382-392.
- Шульман С.С., Заика В.Е. 1964. Кокцидии рыб озера Байкал. Известия Сибирского отделения АН СССР, серия биологических и медицинских наук, 8: 126-130.
- Ali S., Samake J.N., Spear J. et al. 2022. Morphological identification and genetic characterization of *Anopheles stephensi* in Somaliland. Parasites & Vectors 15: 247. DOI: [10.1186/s13071-022-05339-y](https://doi.org/10.1186/s13071-022-05339-y)
- Alyamkin G.V., Zhigileva O.N., Zhokhov A.E. 2022. Genetic variability of the Amur Sleeper (*Perccottus glenii*) and their parasite, cestode (*Nippotaenia mogurndae*), outside the natural area of distribution. Inland Water Biology 15: 179-188. DOI: [10.1134/S1995082922010023](https://doi.org/10.1134/S1995082922010023)
- Andreou D., Arkush K.D., Gue'gan J.-F. et al. 2012. Introduced pathogens and native freshwater biodiversity: a case study of *Sphaerothecum destruens*. PLoS ONE 7(5): e36998. DOI: [10.1371/journal.pone.0036998](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036998)
- Arisue N., Hashimoto T. 2015. Phylogeny and evolution of apicoplasts and apicomplexan parasites. Parasitology International 64: 254-259. DOI: [10.1016/j.parint.2014.10.005](https://doi.org/10.1016/j.parint.2014.10.005)
- Băncilă R.I., Skolka M., Ivanova P. et al. 2022. Alien species of the Romanian and Bulgarian Black Sea coast: state of knowledge, uncertainties, and needs for future research. Aquatic Invasions 17(3): 353-373. DOI: [10.3391/ai.2022.17.3.02](https://doi.org/10.3391/ai.2022.17.3.02)
- Bernery C., Bellard C.A., Courchamp F. et al. 2022. Freshwater fish invasions: a comprehensive review. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 53: 427-456. DOI: [10.1146/annurev-ecolsys-032522-015551](https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-032522-015551)
- Couso-Pérez S., Ares-Mazás E., Gómez-Couso H. 2019. First molecular data on *Eimeria truttae* from brown trout (*Salmo trutta*). Parasitology Research 118: 2121-2127. DOI: [10.1007/s00436-019-06320-y](https://doi.org/10.1007/s00436-019-06320-y)
- Dos Santos Q.M., Avenant-Oldewage A. 2022. Smallmouth yellowfish, *Labeobarbus aeneus* (Teleostei: Cyprinidae), as a potential new definitive host of the invasive parasite *Atractolytocestus huronensis* (Cestoda: Caryophyllidae) from common carp: example of recent spillover in South Africa? Aquatic Invasions 17(2): 259-276. DOI: [10.3391/ai.2022.17.2.08](https://doi.org/10.3391/ai.2022.17.2.08)
- Ellender B.R., Weyl O.L.F. 2014. A review of current knowledge, risk and ecological impacts associated with non-native freshwater fish introductions in South Africa. Aquatic Invasions 9: 117-132. DOI: [10.3391/ai.2014.9.2.01](https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.2.01)
- Jastrzębski M. 1984. Coccidiofauna of cultured and feral fishes in fish farms. Wiadomości parazytologiczne T. XXX, NR 2: 141-163
- Jirků M., Jirků M., Oborník M. et al. 2009. *Goussia Labbé*, 1896 (Apicomplexa, Eimeriorina) in Amphibia: diversity, biology, molecular phylogeny and comments on the status of the genus. Protist 160: 123-136. DOI: [10.1016/j.protis.2008.08.003](https://doi.org/10.1016/j.protis.2008.08.003)
- Jirsa F., Konecny R., Frank C. 2008. The occurrence of *Caryophyllaeus laticeps* in the nase *Chondrostoma nasus* from Austrian rivers: possible anthropogenic factors. Journal of Helminthology 82(1): 53-58. DOI: [10.1017/S0022149X07873548](https://doi.org/10.1017/S0022149X07873548)
- Kaminskas S. 2021. Alien pathogens and parasites impacting native freshwater fish of southern Australia: a scientific and historical review. Australian Zoologist 41 (4): 696-730. DOI: [10.7882/AZ.2020.039](https://doi.org/10.7882/AZ.2020.039)
- Kirjušina M., Vismanis K. 2007. Checklist of the parasites of fishes of Latvia. Technical Paper no. 369/3. FAO Fisheries, Rome.
- Kulakova N.V., Bukin Yu.S., Denikina N.N. et al. 2022. Comparative analysis and reconstruction of phylogenetic position of sunbleak *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843) from the Irkutsk Reservoir. Limnology and Freshwater Biology 5: 1639-1642. DOI: [10.31951/2658-3518-2022-A-5-1639](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2022-A-5-1639)
- Kumar S., Stecher G., Tamura K. 2016. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. Molecular Biology and Evolution 33: 1870-1874. DOI: [10.1093/molbev/msw054](https://doi.org/10.1093/molbev/msw054)
- Le S.Q., Gascuel O. 2008. An improved general amino acid replacement matrix. Molecular Biology and Evolution 25 (7): 1307-1320. DOI: [10.1093/molbev/msn067](https://doi.org/10.1093/molbev/msn067)
- Leray M., Yang J.Y., Meyer C.P. et al. 2013. A new versatile primer set targeting a short fragment of the mitochondrial COI region for metabarcoding metazoan diversity: application for characterizing coral reef fish gut contents. Frontiers in Zoology 10(34): P. 1-13. DOI: [10.1186/1742-9994-10-34](https://doi.org/10.1186/1742-9994-10-34)
- Liu D., Brice B., Elliot A. et al. 2021. Morphological and molecular characterization of *Isospora amphiboluri* (Apicomplexa: Eimeriidae), a coccidian parasite, in a central netted dragon (*Ctenophorus nuchalis*) (De Vis, 1884) in Australia. Parasitology International 84: P. 102386. DOI: [10.1016/j.parint.2021.102386](https://doi.org/10.1016/j.parint.2021.102386)
- Molnar K., Ostoros G. 2007. Efficacy of some anticoccidial drugs for treating coccidial enteritis of the common carp caused by *Goussia carpelli* (Apicomplexa: Eimeriidae). Acta Veterinaria Hungarica 55: 67-76. DOI: [10.1556/AVet.55.2007.1.7](https://doi.org/10.1556/AVet.55.2007.1.7)
- Molnár K., Ostoros G., Baska F. 2005. Cross-infection experiments confirm the host specificity of *Goussia* spp. (Eimeriidae: Apicomplexa) parasitizing cyprinid fish. Acta Protozoologica 44: 43-49.
- Molnár K., Ostoros G., Dunams-Morel D. et al. 2012. *Eimeria* that infect fish are diverse and are related to, but distinct from, those that infect terrestrial vertebrates. Infection, Genetics and Evolution 12 (8): P. 1810-1815. DOI: [10.1016/j.meegid.2012.06.017](https://doi.org/10.1016/j.meegid.2012.06.017)
- Morrison D.A. 2009. Evolution of the Apicomplexa: where are we now? Trends in Parasitology 25: 375-382. DOI: [10.1016/j.pt.2009.05.010](https://doi.org/10.1016/j.pt.2009.05.010)
- Nei M., Kumar S. 2000. Molecular evolution and phylogenetics. Oxford University Press, New York.
- Ogedengbe M.E., El-Sherry S., Ogedengbe J.D. et al. 2018. Phylogenies based on combined mitochondrial and nuclear sequences conflict with morphologically defined genera in the eimeriid coccidian (Apicomplexa). International Journal for Parasitology 48: 59-69. DOI: [10.1016/j.ijpara.2017.07.008](https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2017.07.008)
- Rosenthal B.M., Dunams-Morel D., Ostoros G. et al. 2016. Coccidian parasites of fish encompass profound phylogenetic diversity and gave rise to each of the major parasitic groups in terrestrial vertebrates. Infection, Genetics and Evolution 40: 219-227. DOI: [10.1016/j.meegid.2016.02.018](https://doi.org/10.1016/j.meegid.2016.02.018)
- Tamura K., Nei M. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. Molecular Biology and Evolution 10: 512-526. DOI: [10.1093/oxfordjournals.molbev.a040023](https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040023)

Truter M., Hadfield K.A., Smit N.J. 2023. Parasite diversity and community structure of translocated *Clarias gariepinus* (Burchell) in South Africa: Testing co-introduction, parasite spillback and enemy release hypotheses. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 20 170-179. DOI: [10.1016/j.ijppaw.2023.02.004](https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2023.02.004)

Xavier R., Severino R., Pérez-Losada M. et al. 2018. Phylogenetic analysis of apicomplexan parasites infecting commercially valuable species from the North-East Atlantic reveals high levels of diversity and insights into the evolution of the group. *Parasites & Vectors* 11(63): 1-12. DOI: [10.1186/s13071-018-2645-7](https://doi.org/10.1186/s13071-018-2645-7)

Zhu R., Chen K., Cai X. et al. 2022. The first wild record of invasive redhead cichlid, *Vieja melanura* (Günther, 1862), in Hainan Island, China. *BioInvasions Records* 11(1): 244-249. DOI: [10.3391/bir.2022.11.1.25](https://doi.org/10.3391/bir.2022.11.1.25)