

УДК 576.895.121:599.323:599.363

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *MESOCESTOIDES* VAILLANT, 1863 ОТ МИКРОМАММАЛИЙ ВОСТОКА РОССИИ И АЛЯСКИ

Поспехова Н. А., Переверзева В. В., Докучаев Н. Е., Примак А. А.

ФГБУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан
E-mail: posna@ibpn.ru

Приведены данные о строении фрагментов нуклеотидных последовательностей гена *12S* рибосомальной РНК (*12S pPHK*) 19 образцов тетратиридиев рода *Mesocestoides* Vaillant, 1863 от представителей 10 видов насекомоядных и грызунов из разных регионов Востока России и Аляски (США). Впервые установлено участие трёх видов бурозубок в жизненном цикле *Mesocestoides*. Проведен филогенетический анализ фрагментов нуклеотидной последовательности гена *12S pPHK*. Предполагается, что исследованные тетратиридии не принадлежат ни к одному из подтверждённых видов рода, однако установлена идентичность пяти фрагментов последовательности *12S pPHK* от тетратиридиев микромаммалий и двух размещённых в GenBank нуклеотидных последовательностей *12S pPHK* из образцов от хищных млекопитающих Монголии.

Ключевые слова: *Mesocestoides*, тетратиридий, насекомоядные, грызуны, *12S pPHK*, генетический полиморфизм, филогенетический анализ.

DOI: 10.34078/1814-0998-2023-3-67-79

Широко распространённые плоские паразитические черви рода *Mesocestoides* Vaillant, 1863, имеющие как медицинскую, так и ветеринарную значимость, отличаются от большинства циклофиллидей характерной морфологией метацестод (тетратиридиев) (Солдатова, 1944; Чертова, Косупко, 1978; Raush, 1994; Mariaux, 1998; Crosbie et al., 2000; Padgett et al., 2005; Skirnisson et al., 2016; McAllister et al., 2018). Инвагинированный сколекс, отсутствие первичной лакуны и защитных оболочек сближает их с плероцеркоидами низших цестод, а отсутствие хоботкового аппарата препятствует видовой идентификации тетратиридиев (Козлов, 1978; Lenta Chervy, 2002; Докучаев, Гуляев, 2004; Коняев и др., 2011; Zaleśny, Hildebrand, 2012; Tokiwa et al., 2014). Систематика ленточной стадии цестод, базирующаяся на топографии и морфологии половой системы (Чертова, Косупко, 1978; Коняев и др., 2011; Нгёкова et al., 2011; Cho et al., 2013), также не до конца понятна. Поэтому в Якутии и на Дальнем Востоке России нередко регистрируются личиночные стадии *Mesocestoides* sp. у грызунов либо *M. lineatus* у хищных млекопитающих (Губанов, 1964; Губанов, Фёдоров, 1970; Домнич, 1985; Однокурцев, 2015). Для песцов и лисиц на Чукотке отмечен

M. kirbyi Chandler, 1944 (Домнич, Обушенков, 1983). Тетратиридии от бурозубок из Северного Приохотья и Чукотки могли, по мнению авторов, принадлежать *M. kirbyi* либо *M. perlatus* (Goeze, 1782) (Докучаев, Гуляев, 2004). У барсуков из Приморского края описан *M. paucitestisculus* (Коняев и др., 2011). Таким образом, только на Востоке России отмечено несколько видов рода *Mesocestoides*.

Первая попытка исследования тетратиридиев *Mesocestoides* из Магаданской области молекулярно-генетическими методами (Поспехова и др., 2018) позволила наметить некоторые филогенетические связи внутри рода. Однако эти методы не всегда применимы для видовой идентификации, поскольку в настоящий момент только пять видов рода *Mesocestoides* подтверждены и морфологическими, и молекулярно-генетическими данными: *M. lineatus* (Goeze, 1782), *M. litteratus* (Batsch, 1786), *M. canislagopodis* (Rudolphi, 1810) (Krabbe 1865), *M. corti* (Hoeppli 1925) (= *M. vogae* (Etges 1991)) и *M. melesi* Yanchev and Petrov 1985 (Yanchev 1986; Gubány and Eszterbauer 1998; Nickisch-Rosenegk et al., 1999; Padgett and Boyce 2005; Literák et al., 2006; Hřčková et al., 2011; Skirnisson et al., 2016; Bajér et al., 2020; Jouet et al., 2023).

Целью нашей работы стало определение нуклеотидных последовательностей митохондрий

Таблица 1. Образцы тетратидиев *Mesocestoides*, использованные в данной работе, с указанием мест отлова хозяев, номеров образцов и гаплотипов, а также номеров в GenBank. Образец № 11 (MG873046 от *Myodes rutilus* из Магаданской области) взят из нашей предыдущей работы (Поспехова и др., 2018)

Table 1. Samples of *Mesocestoides* tetrathyridia used in the present article with host capture sites, sample and haplotype numbers, and GenBank numbers. Sample 11 (MG873046 from *Myodes rutilus* from Magadan Oblast) was taken from our previous publication (Pospekhova et al., 2018)

Гаплотип	Номер образца	Номер в GenBank	Хозяин	Место отлова хозяина
Mes12S_1	11	MG873046	<i>Myodes rutilus</i>	пос. Кулу, Магаданская обл.
—»—	13	—»—	<i>Myodes rufocanus</i>	о. Большой Шантар, Хабаровский кр.
—»—	14	—»—	<i>Myodes rufocanus</i>	пос. Кулу, Магаданская обл.
—»—	15	—»—	<i>Sorex caecutiens</i>	пос. Кулу, Магаданская обл.
—»—	28	—»—	<i>Myodes rufocanus</i>	устье р. Умара, Магаданская обл.
—»—	48	ON855057	<i>Myodes rufocanus</i>	устье р. Умара, Магаданская обл.
—»—	50	ON855063	<i>Sorex caecutiens</i>	стационар «Контакт», Магаданская обл.
—»—	53	ON855059	<i>Sorex tundrensis</i>	Бот. сад, г. Якутск, Респ. Саха (Якутия)
—»—	58	OP133169	<i>Sorex unguiculatus</i>	пос. Сокол, о. Сахалин
—»—	59	OP133171	<i>Sorex unguiculatus</i>	пос. Сокол, о. Сахалин
Mes12S_2	52	OP133176	<i>Sorex caecutiens</i>	Бот. сад, г. Якутск, Респ. Саха (Якутия)
Mes12S_3	49	ON855060	<i>Sorex cinereus</i>	г. Фербенкс, Аляска, США
—»—	51	ON855065	<i>Myodes rufocanus</i>	о. Недоразумения, Магаданская обл.
—»—	54	ON855061	<i>Sorex caecutiens</i>	пойма р. Дукча, Магаданская обл.
Mes12S_4	47	ON855064	<i>Micromys minutus</i>	с. Георгиевка, Хабаровский кр.
—»—	56	OP133172	<i>Rattus norvegicus</i>	с. Георгиевка, Хабаровский кр.
—»—	57	OP133168	<i>Apodemus agrarius</i>	с. Георгиевка, Хабаровский кр.
Mes12S_5	60	OP133173	<i>Sorex caecutiens</i>	пос. Шахтёрский, Чукотский АО
Mes12S_6	55	OP133170	<i>Sorex isodon</i>	пос. Охотск, Хабаровский кр.
Mes12S_7	12	MH846243	<i>Sorex isodon</i>	о. Большой Шантар, Хабаровский кр.

дов (пн), локализация 420–608 (625) пн от начала гена, или 9955–10143 (10160) пн полного митохондриального генома) проводили с применением составленных в лаборатории праймеров LMes12s9915 ggg gaa ggt gtg ttg taa agg atg и RMes12s10155 gtg acg ggc ggt gtg tac cca agc taa ac. Протокол полимеразной цепной реакции выполнялся в соответствии с методикой предыдущих авторов: денатурирующая стадия 94 °C – 5 мин.; затем 40 циклов: 94 °C – 30 сек., 52 °C – 30 сек., 72 °C – 1 мин.; заключительная стадия 72 °C – 5 мин. (Hrčková et al., 2011). Гаплотипам фрагмента гена *12S pPHK* исследованных образцов *Mesocestoides* sp. присвоена аббревиатура Mes12S. Амплифицированные участки мтДНК очищались и подготавливались к секвенированию по стандартной методике с применением набора реагентов Diatom™ DNA Clean-Up «Лаборатория Изоген». Строение нуклеотидной последовательности гена *12S pPHK* определялась от 420 пн (от начала гена *12S pPHK*) с использованием праймера LMes12s9915 по стандартной методике с применением наборов для циклического секвенирования ДНК Big Dye Terminator (Applied Biosystems, v. 3.1) и генетического анализатора ABI Prism 3500xL (Applied Biosystems, США). Фрагмент гена *12S pPHK* картировали относительно полной нуклеотидной последова-

тельности мтДНК *Mesocestoides corti* GenBank № AP017667 (Kikuchi et al., не опубликовано). Результаты занесены в GenBank (табл. 1). Фрагменты гена *12S pPHK* от образцов 13, 14, 15 и 28 оказались идентичными фрагменту *12S pPHK* от образца 11 из предыдущей работы (Поспехова и др., 2018), поэтому мы не вносили их в GenBank, но обозначили в табл. 1 (столбец «Номер в GenBank») их идентичность последовательности MG873046 от образца 11 (—»—).

Для филогенетического анализа полученных последовательностей нуклеотидов гена *12S pPHK* из GenBank были взяты сведения о соответствующем фрагменте данного гена образцов, относящихся к роду *Mesocestoides* (табл. 2). Среди них также обнаружены последовательности, идентичные друг другу. Так, нуклеотидной последовательности *12S pPHK* MH011122 *M. corti* (Yildiz, Tong, 2011), которую мы использовали для построения дерева, идентичны последовательности MH924025, MH992719, MH992706 (Hirzmann et al., не опубликовано). Последовательности *12S pPHK* *M. litteratus* MN505210 (Bayer et al., 2020) идентичны: MN505195, MN505199, MN505200–MN505205, MN505210 (Bayer et al., 2020); MF495482 (Sindicic, не опубликовано) и MH992703, MH992705, MH992710, MH992711, MH992712, MH992713 (Hirzmann et

Таблица 2. Нуклеотидные последовательности *12S pPHK Mesocestoides*, взятые для сравнения из GenBankTable 2. *Mesocestoides 12S rRNA nucleotide sequences taken for comparison from GenBank*

Вид цестод/ клада/группа	Номер в GenBank, автор	Страна	Хозяин
<i>M. corti</i>	HM011122 (Yildiz, Tong, 2011)	Турция	<i>Canis familiaris</i>
<i>M. corti</i>	AB031363 (Nakao, 1999 unp.)	Япония	<i>Laboratory line</i>
<i>M. corti</i>	MH843161 (Yasur-Landau et al., 2019)	Израиль	<i>Canis familiaris</i>
<i>M. lineatus</i>	EF567417 (Wirtherle et al., 2007)	Германия	<i>Canis familiaris</i>
<i>M. lineatus</i>	L49450 (Nickisch-Rosenegk et al., 1999)	Германия	<i>Vulpes vulpes</i>
<i>M. lineatus</i>	JF268555 (Hrckova et al., 2011)	Словакия	<i>Vulpes vulpes</i>
<i>M. canislagopodis</i>	KT232152 (Skirnisson et al., 2016)	Исландия	<i>Vulpes lagopus</i>
<i>M. leptothylacus</i>	L49451 (Nickisch-Rosenegk et al., 1999)	Германия	<i>Vulpes vulpes</i>
<i>M. litteratus</i>	JF268578 (Hrckova et al., 2011)	Словакия	<i>Vulpes vulpes</i>
<i>M. litteratus</i>	JN088186 (Zalesny, Hildebrand, 2012)	Польша	<i>Myodes glareolus</i>
<i>M. litteratus</i>	MN505210 (Bayer et al., 2020)	Польша	<i>Lynx lynx</i>
<i>M. melesi</i>	MN505193 (Bayer et al., 2020)	Польша	<i>Meles meles</i>
<i>M. melesi</i>	MN505208 (Bayer et al., 2020)	Польша	<i>Meles meles</i>
<i>M. melesi</i>	MN505209 (Bayer et al., 2020)	Польша	<i>Meles meles</i>
<i>Mesocestoides</i> sp.	KP941431 (Haussler et al., 2016)	Германия	<i>Canis familiaris</i>
<i>Mesocestoides</i> sp.	MG323571 (McAllister et al., 2018)	США	<i>Scincella lateralis</i>
<i>Mesocestoides</i> sp. A	DQ102744 (Padgett et al., 2005)	США	<i>Urocyon littoralis</i>
<i>Mesocestoides</i> sp. B	DQ102754 (Padgett et al., 2005)	США	<i>Canis familiaris</i>
<i>Mesocestoides</i> sp. B	DQ102756 (Padgett et al., 2005)	Швейцария	<i>Mus musculus</i>
<i>Mesocestoides</i> sp. B	DQ102757 (Padgett et al., 2005)	США	<i>Canis familiaris</i>
<i>Mesocestoides</i> sp. C	DQ102761 (Padgett et al., 2005)	США	<i>Canis familiaris</i>
<i>Mesocestoides</i> sp.	MG873046 (Mes12S_1-A, № 11) (Поспехова и др., 2018)	Россия	<i>Myodes rutilus</i>
<i>Mesocestoides</i> sp.-1	AB787553 (Ulziijargal et al., 2020)	Монголия	<i>Canis familiaris</i>
<i>Mesocestoides</i> sp.-1	AB792712 (Ulziijargal et al., 2020)	Монголия	<i>Vulpes corsac</i>
<i>Mesocestoides</i> sp.-2	AB787555 (Ulziijargal et al., 2020)	Монголия	<i>Vulpes vulpes</i>
<i>Mesocestoides</i> sp.-2	AB787556 (Ulziijargal et al., 2020)	Монголия	<i>Uncia uncia</i>
<i>Mesocestoides</i> sp.-2	AB793741 (Ulziijargal et al., 2020)	Монголия	<i>Canis lupus</i>

Примечание: unp. – не опубликовано.

al., не опубликовано). Нуклеотидная последовательность *12S pPHK* образца 11 из нашей предыдущей работы (MG873046, *Mesocestoides* sp.), которую мы взяли для построения дерева, идентична двум последовательностям образцов от хищных млекопитающих из Монголии, названных *Mesocestoides* sp.-1: AB787552 и AB787554 (Ulziijargal et al., 2020). В качестве внешней группы использовалась последовательность нуклеотидов соответствующего фрагмента гена *12S pPHK Parabreviscolex niepini* Xi, Oros, Chen & Xie, 2018 – MG674140 (Xi et al., 2018).

Анализ генетических данных проводился с помощью пакетов программ MEGA 10.0.2.74 (Tamura et al., 2013) и ARLEQUIN ver. 3.5 (Excoffier et al., 2005). В анализе гаплотипов фрагмента гена *12S pPHK* использовалось филогенетическое ML-дерево, построенное по методу максимального правдоподобия. Устойчивости узлов ветвления оценивалась бутстреп-методом (500 итераций), который позволяет оценить надёжность обособления клад.

Программа ARLEQUIN не может обрабатывать нуклеотидные последовательности, содержащие неинформативные сайты, поэтому в полученные последовательности гена *12S pPHK* для расчёта нуклеотидной изменчивости были внесены следующие корректировки:

Mes12_1 – удалены 1–13 нуклеотиды, 62, 63 (см. Mes12_4), 147 (см. Mes12_3, Mes12_6), удалены 204–209 нуклеотиды;

Mes12_2 – удалены 1–13 нуклеотиды, 62, 63 (см. Mes12_4), 147 (см. Mes12_3, Mes12_6), удалены 204–228 нуклеотиды;

Mes12_3 – удалены 1–13 нуклеотиды, 62, 63 (см. Mes12_4), 64 – делеция заполнена Т, 147 – удалена инсерция G, удалены 204–228 нуклеотиды;

Mes12_4 – 62, 63 – удалена инсерция GT, 147 (см. Mes12_3, Mes12_6), удалены 204–228 нуклеотиды;

Mes12_5 – удалены 1–13 нуклеотиды, 62, 63 (см. Mes12_4), 147 (см. Mes12_3, Mes12_6);

Mes12_6 – удалены 1–13 нуклеотиды, 62, 63 (см. Mes12_4), 64 – делеция заполнена Т, 147 – удалена инсерция G, удалены 204–230 нуклеотиды;

Mes12_7 – удалены 1–13 нуклеотиды, 62, 63 (см. Mes12_4), 123 – делеция заполнена А, 124 – делеция (предположительно горячая точка) заполнена G (50 % встречаемости у остальных образцов), 125 – делеция (предположительно горячая точка) заполнена Т (66.6 % встречаемости у остальных образцов), 147 (см. Mes12_3, Mes12_6), удалены 204–228 нуклеотиды.

Таким образом, для всех гаплотипов произведены расчёты по участку длиной в 187 пн (433–620 пн от начала гена *12S pPHK*), а из представленных в GenBank нуклеотидных последовательностей *12S pPHK* для сравнения были взяты только те, в которых присутствует соответствующий участок митохондриального генома.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые участие бурозубок в жизненном цикле *Mesocestoides* было установлено на основании находок тетратиридиев у *S. caecutiens* из окрестностей пос. Шахтёрский (Чукотский авт. округ), *S. isodon* и *S. gracillimus* из окрестностей пос. Охотск (Хабаровский край), а также анализа кормовой базы хищных птиц и млекопитающих региона (Докучаев, Гуляев, 2004). Последующие вскрытия добавили в список потенциальных промежуточных хозяев ещё три вида бурозубок – *S. tundrensis* из Якутии, *S. unguiculatus* с о. Сахалин и *S. cinereus* из окрестностей Фэрбенкса (Аляска, США).

У бурозубок тетратиридии чаще располагались в ткани печени (рис. 2) или большом лимфоидном органе, реже – свободно в полости тела и в петлях кишечника. При низкой интенсивности инвазии (менее 10 экз.) тетратиридии локализовались, как правило, в печени или лимфоидном органе, как в случае *S. isodon* с о. Большой Шантар (4 экземпляра в печени) или *S. caecutiens*, пойманных близ устья р. Дукча (9 экз. в большом лимфоидном органе). И только при множественной инвазии метацисты регистрировались в полости тела. У *S. cinereus* из окрестностей Фэрбенкса выявлено 106 тетратиридиев, 33 из которых находились в печени.

Следует отметить, что у грызунов тетратиридии в первую очередь размещаются в полости тела, как у *Craseomys rufocanus* из различных локаций: о. Большой Шантар (Хабаровский край), о. Недоразумения, устье р. Умара, пос. Кулу (Магаданская область). Та же ситуация наблюдается у *Rattus norvegicus* (тетратиридии свободно лежали в полости тела и петлях кишечника), а у *Apodemus agrarius* тетратиридии находились в цистах на поверхности печени. У мыши-малютки

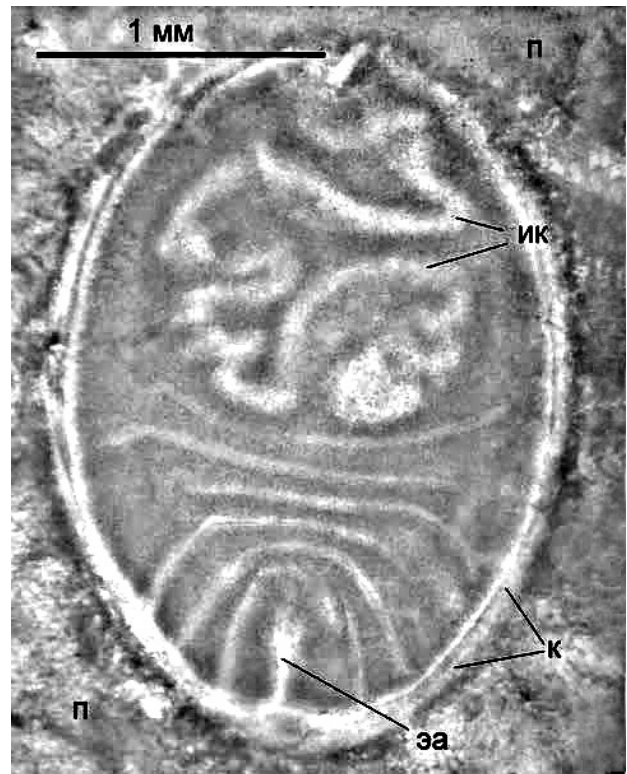


Рис. 2. Тетратиридий *Mesocestoides* sp. в ткани печени *Sorex isodon* (о. Большой Шантар, Хабаровский край). Фото Н. Е. Докучаева. Обозначения: ик – инвагинационный канал, к – капсула, п – печень, за – экскреторный атриум.

Fig. 2. *Mesocestoides* sp. tetrathyridium in *Sorex isodon* liver tissue (Bolshoi Shantar Island, Khabarovsk Krai). Photo by N. E. Dokuchaev. Designations: ик – invagination canal, к – capsule, п – liver, за – excretory atrium.

отмечен случай гиперинвазии тетратиридиями: всего было обнаружено 484 экземпляра, из которых 178 локализовались в печени.

У полёвки-экономки, отловленной в окрестностях Чаунского биологического стационара ИБПС ДВО РАН (Северо-Западная Чукотка), тетратиридии были инкапсулированы в печени хозяина (Поспехова, Кусенко, 2022).

Заражённость тетратиридиями мышевидных грызунов, упомянутых в нашей работе (красная и красно-серая полёвки, полевая мышь, мышь-малютка и серая крыса), уже отмечалась ранее в разных регионах (Дубинин, 1953; Губанов, 1964; Губанов, Фёдоров, 1970; Домнич, 1985; Фёдорович и др., 2010; Zalesny, Hildebrand, 2012; Однокурцев, 2015), однако молекулярно-генетические исследования тетратиридиев из этих хозяев единичны (Zalesny, Hildebrand, 2012; Поспехова и др., 2018).

Характеристика нуклеотидных последовательностей гаплотипов Mes12S_1–Mes12S_7 фрагмента гена *12SpPHK* образцов *Mesocestoides* sp.

Получена информация о нуклеотидной последовательности 206–223 пн гена *12S pPHK* у девятнадцати образцов *Mesocestoides* sp., извлечённых из хозяев, относящихся к различным видам и родам, отловленных в разных локальностях (табл. 1). Обнаружено семь гаплотипов Mes12S. В общей сложности, без учета делеций, обнаруженные Mes12S_1–Mes12S_7 различаются в 40 сайтах 54 нуклеотидными заменами (нз) (рис. 3).

Количество и тип нуклеотидных замен позволяют разделить нуклеотидные последовательности гена *12S pPHK Mesocestoides* sp. на три гаплогруппы – А (гаплотипы Mes12S_1, Mes12S_2, Mes12S_5, Mes12S_7), Б (Mes12S_3, Mes12S_6) и В (Mes12S_4) (табл. 3). В исследованной выборке наиболее представлена гаплогруппа А. Гаплотип Mes12S_1 – самый распространённый. Он был обнаружен нами и другими авторами (табл. 1, 2) у образцов *Mesocestoides* от хозяев из разных систематических групп, обитавших в географически удалённых местностях.

В гаплогруппе А нуклеотидная последовательность Mes12S_2 отличается от наиболее распространённой – исходя из распределения делеций и инсерций, по-видимому референтных Mes12S_1, – одной транзицией G486A. Вариант Mes12S_5 разнится с Mes12S_1 трансверсией G457T и транзицией T460C. Гаплотип Mes12S_7 имеет делецию A543, 544G, 545T. Значения индексов молекулярного разнообразия этой гаплогруппы (табл. 3) свидетельствуют о низком полиморфизме нуклеотидной последовательности фрагмента гена *12S pPHK* у *Mesocestoides* sp., относящихся к гаплогруппе А, и, по-видимому, принадлежности гаплотипов Mes12S_1, Mes12S_2, Mes12S_5, Mes12S_7 к особям одного вида.

Гаплогруппа Б включает два гаплотипа, отличающиеся только одной трансверсией G557T (рис. 3). Приведённые в табл. 3 низкие индексы молекулярного разнообразия гаплогруппы Б позволяют предположить, что особи, имеющие гаплотипы Mes12S_3 и Mes12S_6, из хозяев разных видов, относящихся к разным родам и обитавших в географически удалённых местностях

(рис. 1, табл. 1), принадлежат экземплярам одного вида *Mesocestoides* sp.

Гаплогруппа В представлена одним гаплотипом Mes12S_4, обнаруженным у трёх особей, паразитировавших на хозяевах, относящихся к разным родам, но отловленных в одной локальности (рис. 1, табл. 1).

Гаплогруппа А отличается от Б одиннадцатью транзициями – T545C, G549A, A557G, A560G, G566A, A570G, G591A, G600A, T606C, C609T, A610G; двадцатью двумя трансверсиями – T485A, G(A)486T, G522T, T487A, T488A, T513A, G544T, T546A, G548T, T550A, T551A, G554T, A557T, T559A, A561T, C562A, T563G, T564A, T565A, A569T, T601G и пятью делециями. Результаты метода попарной дифференциации показали высоко достоверную генетическую обособленность гаплогрупп А и Б ($F_{ST} \pm PF_{ST} = 0.98059 \pm 0.0000$).

Гаплогруппа А от В отличается четырнадцатью транзициями – G450A, A464G, A519G, G522A, G544A, G548A, T550C, A556G, A560G, G566A, G574A, T606C, C609T, A610G; четырьмя трансверсиями – C562G, T565A, A598C, A616T и шестью делециями.

Различия гаплогрупп Б и В – двенадцать транзиций – G450A, G464A, A519G, C545T, A549G, A556G, G557A, A562G, G560A, G564A, A591G, A600G; двадцать одна трансверсия – A485T, T486G, A487T, A488T, A513T, T522A, T544A, A546T, T548A, A550C, A551T, T554G, T557A, A559T, T561A, G563T, A564T, T569A, A598C, G601T, A616T и четыре делеции.

В общей сложности Mes12S_1–Mes12S_7 фрагмента гена *12S pPHK Mesocestoides* sp. на диапазоне 450–616 пн различаются 23 транзициями, 31 трансверсией (рис. 3) и 7 делециями. Индексы молекулярного разнообразия выборки в целом имеют высокие значения (табл. 3). Нуклеотидное разнообразие и среднее число попарных различий между гаплотипами в общей выборке более чем на порядок превышает таковые в гаплогруппах А и Б. Полученные результаты могут свидетельствовать о принадлежности особей,

4444444455	5555555555	5555555555	5555666666		
5566888811	2444445555	5566666666	7799000011		
0704567839	2456890146	7901234569	0418016906		
MG873046_Mes12_1	GGTATGTTTA	GGTTGGTTGA	ATAACTTTGA	AGGAGTTCAA	
OP133176_Mes12_2	A.....				А
ON855060_Mes12_3	.TC.ATAAA.	TTTCATAAAT.	GAGTAGAAAT	G.A.AGCTG.	А
ON855064_Mes12_4	ATCG.....G	AA..A.C..G	..G.G..AA.	.A.C..CTGT	Б
OP133173_Mes12_5	.TC.....				В
OP133170_Mes12_6	.TC.ATAAA.	TTTCATAAAT.	TAGTAGAAAT	G.A.AGCTG.	А
MN846243_Mes12_7		..--.....			Б

ГАПЛОГРУППА	ДОЛЯ В ВЫБОРКЕ
А	0.4736
А	0.0526
Б	0.1579
В	0.1579
А	0.0526
Б	0.0526
А	0.0526

Рис. 3. Гаплотипы Mes12S_1–Mes12S_7 фрагмента гена *12S pPHK Mesocestoides* sp. Сайты замен показаны относительно нуклеотидной последовательности Mes12S_1 от начала гена *12S pPHK*.

Fig. 3. Mes12S_1–Mes12S_7 haplotypes of the *12S rRNA* gene fragment of *Mesocestoides* sp. Substitution sites are shown in reference to the Mes12S_1 nucleotide sequence from the beginning of the *12S rRNA* gene.

Таблица 3. Характеристика гаплотипов Mes12s_1-Mes12s_7 фрагмента гена 12S rRNA *Mesocestoides* sp. и гаплотипов А, Б, В
Table 3. Haplotype characterization of the Mes12s_1-Mes12s_7 12S rRNA gene fragment of *Mesocestoides* sp. and haplogroups A, B, V

Гаплогруппа	Гаплотип	Доля в выборке		N	n/m	k	Доля замен			Индексы молекулярного разнообразия		
		Гаплотип	Гаплогруппа				Транзиция	Трансверсия	Делеция	$\pi \pm sd$	$h \pm sd$	$Pi \pm sd$
А	Mes12s_1	0.5455										
	Mes12s_2	0.0455										
	Mes12s_5	0.0455	0.6818	15	6/3	4	0.4000	0.2000	0.4000	0.0036±0.0032	0.3714±0.1532	0.6667±0.5412
	Mes12s_7	0.0455										
Б	Mes12s_3	0.1364	0.1818	4	1/1	2	-	1.00	0.00	0.0027±0.0033	0.5000±0.2652	0.5000±0.5191
	Mes12s_6	0.0455										
В	Mes12s_4	0.1364	0.1364	3	-	1	-	-	-	-	-	-
Между А и Б		-		19	38/33	6	0.2895	0.5784	0.1316	-	-	-
Между А и В		-		18	24/21	5	0.5833	0.1667	0.2500	-	-	-
Между Б и В		-		7	37/32	3	0.3243	0.5676	0.1081	-	-	-
Общая выборка		-		22	61/40	7	0.3770	0.5082	0.1148	0.0770 ± 0.0400	0.6883 ± 0.0982	14.3939 ± 6.7060

Примечание: N – объём выборки; n – количество замен, включая делеции; m – количество полиморфных сайтов; k – количество гаплотипов в выборке; π – нуклеотидное разнообразие; h – гаплотипическое разнообразие; Pi – среднее число попарных различий между гаплотипами; sd – стандартное отклонение; «-» – данные не вычисляются.

имеющих нуклеотидные последовательности гаплогрупп А, Б и В, к разным видам.

Филогенетические отношения нуклеотидных последовательностей гаплотипов фрагмента гена *12S pPHK* образцов *Mesocestoides* sp.

Результаты анализа филогенетических связей нуклеотидных последовательностей Mes12S_1–Mes12S_7 фрагмента гена *12S pPHK* *Mesocestoides* sp. и привлечённых данных элек-

тронной базы GenBank (табл. 2) представлены на рис. 4.

Полученные результаты свидетельствуют о наличии в структуре ML – филогенетического дерева нуклеотидных последовательностей фрагмента гена *12S pPHK* *Mesocestoides* sp. трёх крупных клад. Все нуклеотидные последовательности выделенной нами гаплогруппы А и привлечённые из базы GenBank *Mesocestoides*

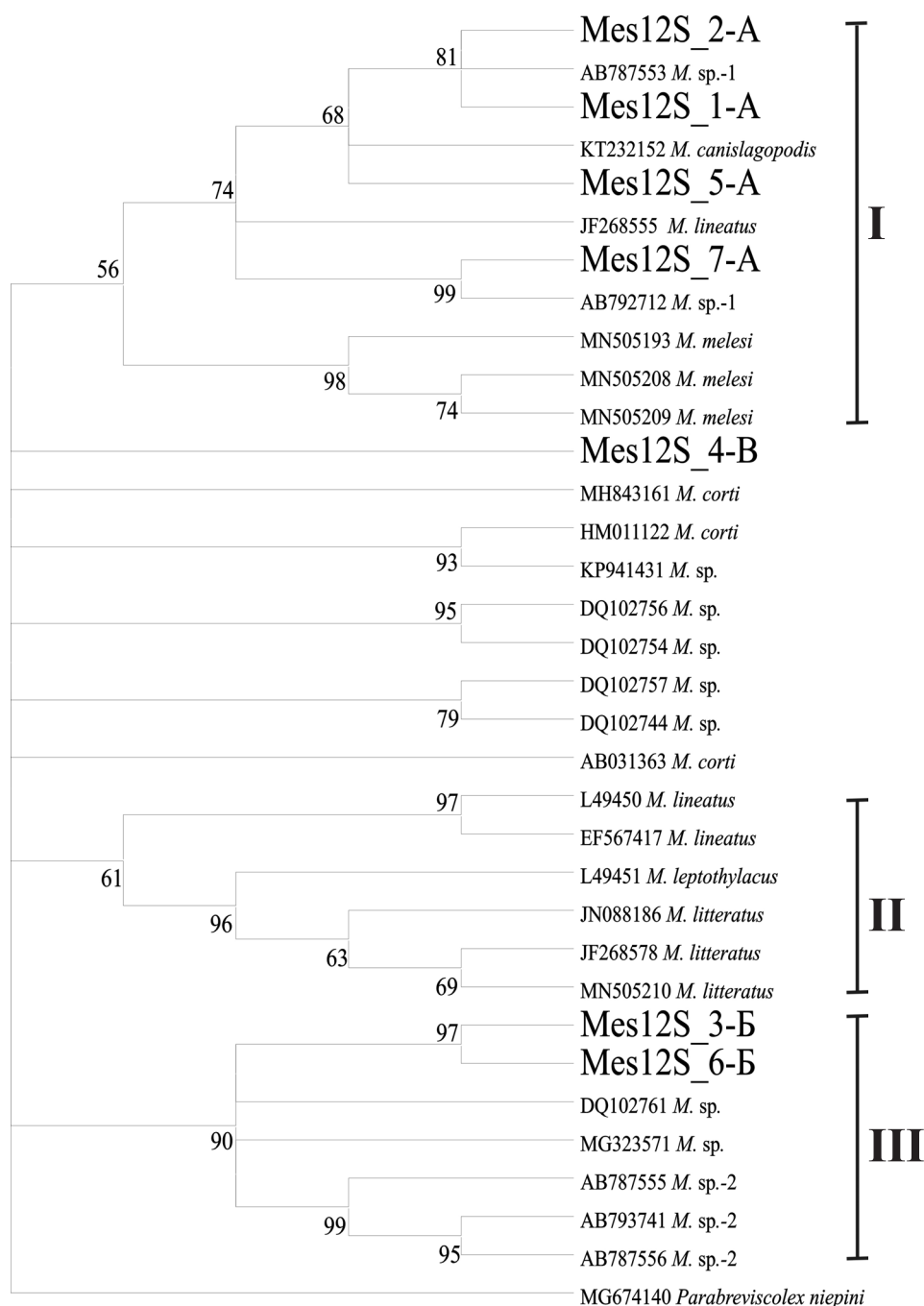


Рис. 4. ML-филогенетическое дерево, построенное по данным об изменчивости нуклеотидной последовательности исследуемых гаплотипов фрагмента гена *12S pPHK* *Mesocestoides* sp. и привлеченных данных электронной базы GenBank. В узлах ветвления указаны бутстреп-индексы (> 50 %).

Fig. 4. ML-phylogenetic tree based on the data on the variability of the nucleotide sequence of the studied haplotypes of the *Mesocestoides* sp. *12S rRNA* gene fragment and on the data from the GenBank electronic database. The bootstrap indices (> 50 %) are presented at the branch nodes.

sp.-1 (AB787553, AB792712), KT232152 *M. canislagopodis*, JF268555 *M. lineatus* и MN505208, MN505209, MN505193 *M. melesi* формируют кладу I. Следует отметить, что все три гаплотипа *M. melesi* образуют отдельный субкластер, что свидетельствует о генетической обособленности нуклеотидных последовательностей фрагмента гена *12S pPHK* этого вида от других гаплотипов, составляющих кладу I. Входящие в данный кластер остальные нуклеотидные последовательности, по-видимому, принадлежат особям одного или очень близких видов. Учитывая небольшое число нуклеотидных последовательностей исследуемого фрагмента гена *12S pPHK*, однозначных выводов о видовой принадлежности исследуемых *Mesocestoides* sp. сделать невозможно. Однако можно предположить, что все особи *Mesocestoides* sp., фрагменты гена *12S pPHK* которых составляют гаплогруппу А, и привлеченные из базы данных GenBank *Mesocestoides* sp.-1, относятся к одному виду. Гаплотипы Mes12S_1 и Mes12S_2 различаются одной нз, Mes12S_1 и Mes12S_5 – двумя, Mes12S_2 и Mes12S_5 – тремя нз. Нуклеотидная последовательность KT232152 *M. canislagopodis* отличается от Mes12S_1 и Mes12S_2 пятью транзициями, а от Mes12S_5 четырьмя транзициями и одной трансверсией. Учитывая, что данный гаплотип был обнаружен только у *Mesocestoides* в Исландии, можно предположить, что данная особенность связана с микроэволюционными процессами в условиях островной изоляции – эффектом основателя, миграцией генов и отбором.

Клада II объединяет последовательности *M. litteratus* и *M. leptothylacus* от европейских хищных млекопитающих и грызунов; кроме того, в ней же находятся гаплотипы *M. lineatus*, которые, однако, отличаются (бутстеп-индекс 97 %) от *M. litteratus*. Правильность видовой идентификации *M. lineatus* (последовательности L49450, EF567417) и *M. leptothylacus* (L49451) (Nickisch-Rosenegk et al., 1999; Wirtherle et al., 2007) оспаривалась некоторыми авторами, предположившими, что, на основании генетического сходства, упомянутые последовательности принадлежат образцам *M. litteratus* (Hrčková et al., 2011; Zalesný, Hildebrand, 2012). В нашем случае это предположение кажется приемлемым только для последовательности *M. leptothylacus* (L49451) (Nickisch-Rosenegk et al., 1999).

В структуре ML – филогенетического дерева имеют место три субкластера с высокими значениями бутстеп-индексов, что, возможно, может свидетельствовать о принадлежности особей, имеющих схожие нуклеотидные последовательности, к одному виду *Mesocestoides*: *M. corti* HM011122 и *Mesocestoides* sp. KP941431 (бутстеп-индекс 93 %); *Mesocestoides* sp. DQ102744 и

DQ102757 (бутстеп-индекс 79 %); *Mesocestoides* sp. DQ102754 и DQ102756 (бутстеп-индекс 95 %). Последний субкластер содержит последовательности, отнесенные к виду *M. vogae* (= *M. corti*) (Padgett et al., 2005).

Следует отметить, что нуклеотидные последовательности представителей гаплогруппы В из исследованных нами образцов от мыши-малютки, серой крысы и полевой мыши (Mes 12S_4–В, ON855064, OP133172 и OP133168), отловленных в окрестностях с. Георгиевка (Хабаровский край) и идентифицированные как *M. corti* MH843161 (Yasur-Landau et al., 2019) и AB031363 (Nakao, 1999) (табл. 2), имеют высокий и сопоставимый уровень отличий как в общей группе, так и друг от друга. При этом фрагмент 199 пн (без учета делеций) образцов MH843161 и AB031363 различаются 28 нз; Mes 12S_4–В и MH843161 также 28 нз; Mes 12S_4–В и AB031363 отличаются 26 нз. Полученный результат может свидетельствовать о том, что все три образца относятся к разным видам *Mesocestoides* (рис. 4).

Клада III образована нуклеотидными последовательностями *Mesocestoides* sp. Mes12S_3 и Mes12S_6 гаплогруппы Б от бурозубок из пос. Охотск и окрестностей Фэрбенкса (США), *Mesocestoides* sp.-2 от хищных млекопитающих Монголии (Ulziijargal et al., 2020) и двух североамериканских гаплотипов *Mesocestoides* sp. от собаки и сцинка (Padgett et al., 2005; McAllister et al., 2018). Бутстеп-поддержка данной клады 90 %, что свидетельствует о схожести нуклеотидных последовательностей входящих в неё гаплотипов и их генетической обособленности от остальных вариантов фрагмента гена *12S pPHK*, взятых в анализ.

Судя по нашим результатам, а также имеющимся литературным данным, исследованные гаплотипы *Mesocestoides* от микромамманий Востока России и Аляски не принадлежат ни к одному из пяти подтвержденных морфологически и молекулярно-генетически видов рода, а именно: *M. lineatus*, *M. litteratus*, *M. corti* (= *M. vogae*), *M. canislagopodis* и *M. melesi* (Yanchev, 1986; Gubány and Eszterbauer, 1998; Nickisch-Rosenegk et al., 1999; Padgett and Boyce, 2005; Literák et al., 2006; Hrčková et al., 2011; Skirnisson et al., 2016; Bajér et al., 2020; Jouet et al., 2023). При этом среди представленных в GenBank фрагментов нуклеотидных последовательностей гена *12S* имеются образцы, полностью идентичные фрагменту MG873046 *Mesocestoides* sp., извлечённому из тетратиридиев от красной полёвки (Поспехова и др., 2018), а также от красной и красно-серой полёвок и равнозубой бурозубки, исследуемых в настоящей работе. Эти идентичные последовательности из электронной базы GenBank были получены из яиц *Mesocestoides* от хищных млекопитающих Монголии: AB787552 от *Canis lu-*

pus, AB787554 от *Vulpes vulpes* – и первоначально отнесены к виду *M. lineatus*, а впоследствии – к *Mesocestoides* sp.-1 (Ulziijargal et al., 2020).

Для уточнения полученных результатов требуется анализ большего участка генома, а также использование других маркеров, что будет являться предметом следующих наших публикаций.

Авторы выражают благодарность рецензентам за конструктивные замечания.

Исследование проведено в ходе выполнения государственного задания по темам: «Гельминты в биоценозах Северо-Восточной Азии: биоразнообразие, морфология и молекулярная филогенетика», № регистрации 1021060307693-0 и «Млекопитающие Арктики и Субарктики: структура и динамика сообществ, проблемы охраны», № гос. регистрации АААА-А18-118010990006-3 (Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук).

ЛИТЕРАТУРА

- Губанов Н. М. Гельминтофауна промысловых млекопитающих Якутии // Москва : Наука, 1964. 165 с.
- Губанов Н. М., Фёдоров К. П. Фауна гельминтов мышевидных грызунов Якутии // Фауна Сибири. Новосибирск : Наука, 1970. С. 18–47.
- Докучаев Н. Е., Гуляев В. Д. Землеройки-бурозубки (*Sorex*, *Insectivora*) как паратенические хозяева цестод рода *Mesocestoides* // Териологические исследования. Вып. 5. Санкт-Петербург, 2004. С. 135–138.
- Домнич И. Ф. Гельминтофауна наземных млекопитающих Магаданской области (фауна, жизненные циклы, экология) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1985. 15 с.
- Домнич И. Ф., Обушенков И. Н. Гельминтофауна хищных млекопитающих Северо-Восточной Азии // Деп. рукопись № 3624-83, ИБПС ДВНЦ АН СССР. 1983. 17 с.
- Дубинин В. Б. Паразитофауна мышевидных грызунов и ее изменения в дельте Волги // Паразитологический сборник. Москва ; Ленинград, 1953. Т. 15. С. 252–301.
- Козлов Д. П. Определитель гельминтов грызунов фауны СССР. Москва : Наука, 1978. 232 с.
- Коняев С. В., Есаулова Н. В., Найденов С. В., Давыдова О. Е., Лукаревский В. С., Эрнандес-Бланко Х. А., Литвинов М. Н., Котляр А. К., Сидорчук Н. В., Рожнов В. В. Обнаружение *Mesocestoides paucitesticulus* Sawada et Kugi, 1973 у азиатского барсука (*Meles leucurus*) на территории России // Российский паразитологический журнал. 2011. Т. 4. С. 35–40.
- Однокурцев Е. А. Паразитофауна позвоночных животных Якутии. Новосибирск : СО РАН, 2015. 309 с.
- Поспехова Н. А., Кусенко К. В. Ультраструктура тегумента и морфология капсулы, окружающей тетраэтидии рода *Mesocestoides* Vaillant, 1863 в печени полёвки-экономки // Паразитология. 2022. Т. 56. Вып. 4. С. 314–329. DOI: 10.31857/S0031184722040056.
- Поспехова Н. А., Переверзева В. В., Докучаев Н. Е. Первые молекулярно-генетические данные по тетраэтидиям рода *Mesocestoides* от красной полёвки из Магаданской области // Паразитология. 2018. Т. 52. Вып. 5. С. 382–394. DOI: 10.7868/0031184718050037.
- Солдатова А. П. К изучению цикла развития цестод *Mesocestoides lineatus* (Goeze, 1782), паразитирующих у хищных млекопитающих // Доклады АН СССР. 1944. № 7. С. 330–332.
- Федорович В. В., Калмыков А. П., Иванов В. М., Семёнова Н. Н., Паришина О. Ю. Мониторинг зараженности гельминтами грызунов в дельте Волги // Юг России: экология, развитие. 2010. № 1. С. 141–145.
- Черткова А. Н., Косупко Г. А. Подотряд *Mesocestoidata* Skrjabin, 1940. Тетраэтидиаты и мезоцестодидаты – ленточные гельминты птиц и млекопитающих : Основы цестодологии. Т. IX. Москва : Наука, 1978. С. 118–229.
- Янчев Я. Морфология, таксономия и разпространение на видовой уровень от рода *Mesocestoides* Vaillant, 1863 в България // Хелминтология. 1986. Т. 21. С. 45–65.
- Bajer A., Alsarraf M., Dwuznik D., Mierzejewska E. J., Kolodziej-Sobocinska M., Behnke-Borowczyk J., Banasiak L., Grzybek M., Tolkacz K., Kartawik N., Stanczak L., Opalinska P., Krokowska-Paluszak M., Gorecki G., Alsarraf M., Behnke J. M. Rodents as intermediate hosts of cestode parasites of mammalian carnivores and birds of prey in Poland, with the first data on the life-cycle of *Mesocestoides melesi* // Parasit Vectors. 2020. Vol. 13. P. 95. DOI: 10.1186/s13071-020-3961-2.
- Cho S. H., Kim T. S., Kong Y., Na B. K., Sohn W. M. Tetrahyridia of *Mesocestoides lineatus* in Chinese snakes and their adults recovered from experimental animals // Korean Journal of Parasitology. 2013. Vol. 51. P. 531–536. DOI: 10.3347/kjp.2013.51.5.531.
- Crosbie P. R., Nadler S. A., Platzer E. G., Kerner C., Mariaux J., Boyce W. M. Molecular systematics of *Mesocestoides* spp. (Cestoda: Mesocestoididae) from domestic dogs (*Canis familiaris*) and coyotes (*Canis latrans*) // Journal of Parasitology. 2000. Vol. 86. P. 350–357. DOI: 10.1645/0022-3395-(2000)086[0350:MSOMSC]2.0.CO;2.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis // Evolutionary Bioinformatics Online. 2005. Vol. 1. P. 47–50.
- Gubány A., Eszterbauer E. Morphological investigation of *Mesocestoides* (Cestoda, Mesocestoididae) species parasitizing *Vulpes vulpes* in Hungary // Miscellanea Zoologica Hungarica. 1998. Vol. 12. P. 11–9.
- Haußler T. C., Peppler C., Schmitz S., Bauer C., Hirzmann J., Kramer M. Canine peritoneal larvae Zestodose durch *Mesocestoides* spp. // Tierärztliche Praxis Kleintiere. 2016. Vol. 44, No 2. P. 123–128. DOI: 10.15654/TPK-150309.
- Hrčková G., Miterpakova M., O'Connor A., Snabel V., Olson P. D. Molecular and morphological circumscription of *Mesocestoides* tapeworms from red foxes (*Vulpes vulpes*) in Central Europe // Parasitology. 2011. Vol. 138, No 5. P. 638–647. DOI: 10.1017/S0031182011000047.
- Jouet D., Snæþórsson A. Ö., Skirnisson K. Wood mouse (*Apodemus sylvaticus* L.) as intermediate host for *Mesocestoides canislagopodis* (Rudolphi, 1810) (Krabbe 1865) in Iceland // Parasitology Research. 2023. DOI: 10.1007/s00436-023-07911-6.

- Kryštufek B., Shenbrot G. I. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palearctic Region. Maribor : University Press, 2022. 437 p. DOI: 10.18690/um.fnm.2.2022.
- Lenta Chervy. The terminology of larval cestodes or metacestodes // Systematic Parasitology. 2002. Vol. 52. P. 1–33. DOI: 10.1023/a:1015086301717.
- Literák I., Tenora F., Letkova V., Goldova M., Torres J., Olson P. D. *Mesocestoides litteratus* (Batsch, 1786) (Cestoda: Cyclophyllidae: Mesocestoididae) from the red fox: Morphological and 18S rDNA characterization of European isolates // Helminthologia. 2006. Vol. 43. P. 191–195.
- Mariaux J. A molecular phylogeny of the Eucestoda // Journal of Parasitology. 1998. Vol. 84. P. 114–124.
- McAllister C. T., Tkach V., Conn D. B. Morphological and molecular characterization of post-larval pre-tetrathyridia of *Mesocestoides* sp. (Cestoda: Cyclophyllidae) from ground skink, *Scincella lateralis* (Sauria: Scincidae), from southeastern Oklahoma, USA // Journal of Parasitology. 2018. DOI: 10.1645/17–178.
- Nickisch-Rosenegk von M., Richard L., Loos-Frank B. Contributions to the phylogeny of the Cyclophyllidae (Cestoda) inferred from mitochondrial 12S rDNA // Journal of Molecular Evolution. 1999. Vol. 48. P. 586–96. DOI: 10.1007/pl00006501.
- Padgett K. A., Boyce W. M. Ants as first intermediate hosts of *Mesocestoides* on San Miguel Island, USA // Journal of Helminthology. 2005. Vol. 79. P. 67–73. DOI: 10.1079/joh2005275.
- Padgett K. A., Nadler S. A., Munson L., Sacks B., Boyce W. M. Systematics of *Mesocestoides* (Cestoda: Mesocestoididae): evaluation of molecular and morphological variation among isolates // Journal of Parasitology. 2005. Vol. 91. P. 1435–1443. DOI: 10.1645/GE-3461.1.
- Rausch R. L. Family Mesocestoididae Fuhrmann, 1907 // Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates. Eds. L. F. Khalil, A. Jones, R. A. Bray. Wallingford : CAB International, 1994. P. 309–314.
- Sambrook J., Fritsch E. R., Maniatis T. Molecular Cloning: A Laboratory Manual. 2nd ed. Cold Spring Harbor, NY, 1989. 1659 p.
- Skirnisson K., Jouet D., Ferte H., Nielsen O. K. Occurrence of *Mesocestoides canislagopodis* (Rudolphi, 1810) (Krabbe, 1865) in mammals and birds in Iceland and its molecular discrimination within the *Mesocestoides* species complex // Parasitology Research. 2016. Vol. 115, No. 7. P. 2597–2607. DOI: 10.1007/s00436-016-5006-5.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. MEGA-6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. // Molecular Biology and Evolution. 2013. Vol. 30. P. 2725–2729. DOI: 10.1093/molbev/mst197.
- Tokiwa T., Taira K., Yamazaki M., Kashimura A., Une Y. The first report of peritoneal tetrathyridiosis in squirrel monkey (*Saimiri sciureus*) // Parasitology International. 2014. Vol. 63. P. 705–707. DOI: 10.1016/j.parint.2014.06.005.
- Ulziijargal G., Yeruult C., Khulan J., Gantsetseg C., Wandra T., Yamasaki H., Narankhajid M. Molecular identification of *Taenia hydatigena* and *Mesocestoides* species based on copro-DNA analysis of wild carnivores in Mongolia // International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife. 2020. Vol. 11. P. 72–82. DOI: 10.1016/j.ijppaw.2019.12.004.
- Wirtherle N., Wiemann A., Ottenjann M., Linzmann H., Grinten van der E., Kohn B., Gruber A. D., Clausen P. H. First case of canine peritoneal larval cestodosis caused by *Mesocestoides lineatus* in Germany // Parasitology International. 2007. Vol. 56, No 4. P. 317–320. DOI: 10.1016/j.parint.2007.06.006.
- Xi B. W., Zhang D., Li W. X., Yang B. J., Xie J. Characterization of the complete mitochondrial genome of *Parabreviscolex niepini* Xi et al., 2018 (Cestoda, Caryophyllidae) // Zookeys. 2018. Vol. 783. P. 97–112. DOI: 10.3897/zookeys.783.24674.
- Yasur-Landau D., Salant H., Levin-Gichon G., Boteiro-Anug A.-M., Zafrany A., Mazuz M. L., Baneth G. Urinary incontinence associated with *Mesocestoides vogae* infection in a dog // Parasitology Research. 2019. DOI: 10.1007/s00436-019-06216-x.
- Yildiz K., Tong S. Peritoneal larval cestodosis in a dog // Tierärztliche Praxis Kleintiere. 2011. Vol. 6. P. 448–450.
- Zalesny G., Hildebrand J. Molecular identification of *Mesocestoides* spp. from intermediate hosts (rodents) in central Europe (Poland) // Parasitology Research. 2012. Vol. 110, No 2. P. 1055–1061. DOI: 10.1007/s00436-011-2598-7.

Поступила в редакцию 18.08.2023.

Поступила после доработки 30.08.2023.

PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS OF REPRESENTATIVES OF THE GENUS *MESOCESTOIDES* VAILLANT, 1863 FROM SMALL MAMMALS IN THE EAST OF RUSSIA AND ALASKA

N. A. Pospekhova, V. V. Pereverzeva, N. E. Dokuchaev, A. A. Primak

Institute of Biological Problems of the North, Magadan

The article presents the data on structures of the nucleotide sequence fragments of the 12S ribosomal RNA gene (12S rRNA) for 19 tetrathyridia specimens of the genus *Mesocestoides* Vaillant, 1863 from representatives of 10 insectivore and rodent species from different regions of Russia's East and Alaska (USA). For the first time, the participation of three shrew species in the life cycle of *Mesocestoides* has been established. Nucleotide sequence fragments of the 12S rRNA gene have been analyzed phylogenetically. The researched tetrathyridia do not assumingly belong to any of the

confirmed species of the genus; however, the identity of five of the 12S rRNA sequence fragments from micromammalian tetrathyridia and two nucleotide sequences of 12S rRNA from carnivorous mammals of Mongolia, placed in GenBank, has been established.

Keywords: *Mesocestoides*, tetrathyridium, Eulipotyphla, Rodents, 12S rRNA, genetic polymorphism, phylogenetic analysis.

REFERENCES

- Bajer, A., Alsarraf, M., Dwuznik, D., Mierzejewska, E. J., Kolodziej-Sobocinska, M., Behnke-Borowczyk, J., Banaśiak, L., Grzybek, M., Tolkacz, K., Kartawik, N., Stanczak, L., Opalinska, P., Krokowska-Paluszak, M., Gorecki, G., Alsarraf, M., Behnke, J. M., 2020. Rodents as Intermediate Hosts of Cestode Parasites of Mammalian Carnivores and Birds of Prey in Poland, with the First Data on the Life-Cycle of *Mesocestoides melesi*, *Parasit Vectors*. 13, 95. DOI: 10.1186/s13071-020-3961-2.
- Chertkova, A. N., Kosupko, G. A., 1978. Suborder Mesocestoidata Skrjabin, 1940. Tetrabothriates and Mesocestoidates: Tapeworms of Birds and Mammals, *Osnovy tsetodologii IX*. Moscow, Nauka, 118–229 [In Russian].
- Cho, S. H., Kim, T. S., Kong, Y., Na, B. K., Sohn, W. M., 2013. Tetrathyridia of *Mesocestoides lineatus* in Chinese Snakes and Their Adults Recovered from Experimental Animals, *Korean Journal of Parasitology*. 51, 531–536. DOI: 10.3347/kjp.2013.51.5.531.
- Crosbie, P. R., Nadler, S. A., Platzer, E. G., Kerner, C., Mariaux, J., Boyce, W. M., 2000. Molecular Systematics of *Mesocestoides* spp. (Cestoda: Mesocestoididae) from Domestic Dogs (*Canis familiaris*) and Coyotes (*Canis latrans*), *Journal of Parasitology*. 86, 350–357. DOI: 10.1645/0022-3395(2000)086[0350:MSOMSC]2.0.CO;2.
- Dokuchaev, N. E., Gulyaev, V. D., 2004. Shrews (Sorex, Insectivora) as Paratenic Hosts of Cestodes of the Genus *Mesocestoides*, *Teriologicheskije Issledovaniya*. 5, 135–138 [In Russian].
- Domnich, I. F., 1985. Helminth Fauna of Terrestrial Mammals in Magadan Oblast (Fauna, Life Cycles, Ecology). Avtoref. Dis. ... Kandidata Biol. Nauk. Moscow [In Russian].
- Domnich, I. F., Obushenkov, I. N., 1983. Helminth Fauna of Predatory Mammals in Northeast Asia, *Dep. Manuscript No. 3624-83, IBPN FESC AS USSR* [In Russian].
- Dubin, V. B., 1953. Parasite Fauna of Murine Rodents and Its Changes in the Volga Delta, *Parazitologicheskij Sbornik*. 15, 252–301. [In Russian].
- Excoffier, L., Laval, G., Schneider, S., 2005. Arlequin ver. 3.0: An Integrated Software Package for Population Genetics Data Analysis, *Evolutionary Bioinformatics Online*. 1, 47–50.
- Fedorovich, V. V., Kalmykov, A. P., Ivanov, V. M., Semyonova, N. N., Parshina, O. Yu., 2010. Monitoring of Rodent Helminth Infestation in the Volga Delta, *South of Russia: Ecology & Development*. 1, 141–145 [In Russian].
- Gubanov, N. M., 1964. Helminth Fauna of Commercial Mammals in Yakutia. Moscow, Nauka [In Russian].
- Gubanov, N. M., Fyodorov, K. P., 1970. Helminth Fauna of Mouse-Like Rodents in Yakutia, *Fauna Sibiri*. Novosibirsk, Nauka, 18–47 [In Russian].
- Gubány, A., Eszterbauer, E., 1998. Morphological Investigation of *Mesocestoides* (Cestoda, Mesocestoididae) Species Parasitizing *Vulpes vulpes* in Hungary, *Miscellanea Zoologica Hungarica*. 12, 11–9.
- Haußler, T. C., Peppler, C., Schmitz, S., Bauer, C., Hirzmann, J., Kramer, M., 2016. Kanine Peritoneale Larvale Zestodose durch *Mesocestoides* spp., *Tierärztliche Praxis Kleintiere*. 44 (2), 123–128. DOI: 10.15654/TPK-150309.
- Hrčková, G., Miterpakova, M., O'Connor, A., Sna-bel, V., Olson, P. D., 2011. Molecular and Morphological Circumscription of *Mesocestoides* Tapeworms from Red Foxes (*Vulpes vulpes*) in Central Europe, *Parasitology*. 138 (5), 638–647. DOI: 10.1017/S0031182011000047.
- Jouet, D., Snæþórsson, A. Ö., Skirnisson, K., 2023. Wood Mouse (*Apodemus sylvaticus* L.) as Intermediate Host for *Mesocestoides canislagopodis* (Rudolphi, 1810) (Krabbe 1865) in Iceland, *Parasitology Research*. DOI: 10.1007/s00436-023-07911-6.
- Konyaev, S. V., Yesaulova, N. V., Naydenko, S. V., Davydova, O. E., Lukarevsky, V. S., Hernandez-Blanco, J. A., Litvinov, N. M., Kotlyar, A. K., Sidorchuk, N. V., Rozhnov, V. V., 2011. *Mesocestoides paucitesticulus* Sawada et Kugi, 1973 Discovery at the Asian Badger (*Meles leucurus*) on the Territory of the Russia, *Russian Journal of Parasitology*. 4, 35–40 [In Russian].
- Kozlov, D. P., 1978. Key to Rodent Helminths of the Fauna of the USSR. Moscow, Nauka [In Russian].
- Kryštufek, B., Shenbrot, G. I., 2022. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region. Maribor, University Press. DOI: 10.18690/um.fnm.2.2022.
- Lenta Chervy, 2002. The Terminology of Larval Cestodes or Metacestodes, *Systematic Parasitology*. 52, 1–33. DOI: 10.1023/a:1015086301717.
- Literák, I., Tenora, F., Letkova, V., Goldova, M., Torres, J., Olson, P. D., 2006. *Mesocestoides litteratus* (Batsch, 1786) (Cestoda: Cyclophyllidae: Mesocestoididae) from the Red Fox: Morphological and 18S rDNA Characterization of European Isolates, *Helminthologia*. 43, 191–195.
- Mariaux, J., 1998. A Molecular Phylogeny of the Eucestoda, *Journal of Parasitology*. 84, 114–124.
- McAllister, C. T., Tkach, V., Conn, D. B., 2018. Morphological and Molecular Characterization of Post-Larval Pre-Tetrathyridia of *Mesocestoides* sp. (Cestoda: Cyclophyllidae) from Ground Skink, *Scincella lateralis* (Sauria: Scincidae), from Southeastern Oklahoma, USA, *Journal of Parasitology*. DOI: 10.1645/17–178.
- Nickisch-Rosenegk, von M., Richard, L., Loos-Frank, B., 1999. Contributions to the Phylogeny of the Cyclophyllidae (Cestoda) Inferred from Mitochondrial 12S rDNA, *Journal of Molecular Evolution*. 48, 586–96. DOI: 10.1007/pl00006501.
- Odnokurtsev, E. A., 2015. Fauna of Vertebrate Parasites in Yakutia. Novosibirsk, SB RAS [In Russian].

- Padgett, K. A., Boyce, W. M., 2005. Ants as First Intermediate Hosts of *Mesocestoides* on San Miguel Island, USA, *Journal of Helminthology*. 79, 67–73. DOI: 10.1079/joh.2005275.
- Padgett, K. A., Nadler, S. A., Munson, L., Sacks, B., Boyce, W. M., 2005. Systematics of *Mesocestoides* (Cestoda: Mesocestoididae): Evaluation of Molecular and Morphological Variation among Isolates, *Journal of Parasitology*. 91, 1435–1443. DOI: 10.1645/GE-3461.1.
- Pospekhova, N. A., Kusenko, K. V., 2023. Tegument Ultrastructure and Morphology of the Capsule Surrounding the Tetrathyridia of the Genus *Mesocestoides* Vaillant, 1863 in the Root Vole Liver, *Doklady Biological Sciences*. 510, 214–222. DOI: 10.1134/S0012496623700461.
- Pospekhova, N. A., Pereverzeva, V. V., Dokuchaev, N. E., 2018. The First Molecular Genetic Data on the Tetrathyridia of the Genus *Mesocestoides* from the Red-Backed Vole from Magadan Oblast, *Parazitologiya*. 52 (5), 382–394. DOI: 10.7868/S0031184718050037 [In Russian].
- Rausch, R. L., 1994. Family Mesocestoididae Fuhrmann, 1907, *Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates*. Eds. L. F. Khalil, A. Jones, R. A. Bray. Wallingford, CAB International, 309–314.
- Sambrook, J., Fritsch, E. R., Maniatis, T., 1989. Molecular Cloning: A Laboratory Manual. 2nd ed. Cold Spring Harbor, NY.
- Skirnisson, K., Jouet, D., Ferte, H., Nielsen, O. K., 2016. Occurrence of *Mesocestoides canislagopodis* (Rudolphi, 1810) (Krabbe, 1865) in Mammals and Birds in Iceland and Its Molecular Discrimination within the *Mesocestoides* Species Complex, *Parasitology Research*. 115 (7), 2597–2607. DOI: 10.1007/s00436-016-5006-5.
- Soldatova, A. P., 1944. To the Study of the Development Cycle in Cestoda *Mesocestoides lineatus* (Goeze, 1782), Parasite of Carnivorous Mammals, *Doklady Akademii Nauk*. 7, 330–332 [In Russian].
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D. et al., 2013. MEGA-6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0., *Molecular Biology and Evolution*. 30, 2725–2729. DOI: 10.1093/molbev/mst197.
- Tokiwa, T., Taira, K., Yamazaki, M., Kashimura, A., Une, Y., 2014. The First Report of Peritoneal Tetrathyridiosis in Squirrel Monkey (*Saimiri sciureus*), *Parasitology International*. 63, 705–707. DOI: 10.1016/j.parint.2014.06.005.
- Ulziijargal, G., Yeruult, C., Khulan, J., Gantsetseg, C., Wandra, T., Yamasaki, H., Narankhajid, M., 2020. Molecular Identification of *Taenia hydatigena* and *Mesocestoides* Species Based on Copro-DNA Analysis of Wild Carnivores in Mongolia, *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*. 11, 72–82. DOI: 10.1016/j.ijppaw.2019.12.004.
- Wirtherle, N., Wiemann, A., Ottenjann, M., Linzmann, H., Grinten, van der E., Kohn, B., Gruber, A. D., Clausen, P. H., 2007. First Case of Canine Peritoneal Larval Cestodosis Caused by *Mesocestoides lineatus* in Germany, *Parasitology International*. 56 (4), 317–320. DOI: 10.1016/j.parint.2007.06.006.
- Xi, B. W., Zhang, D., Li, W. X., Yang, B. J., Xie, J., 2018. Characterization of the Complete Mitochondrial Genome of *Parabrevicolex niepini* Xi et al., 2018 (Cestoda, Caryophyllidea), *Zookeys*. 783, 97–112. DOI: 10.3897/zookeys.783.24674.
- Yanchev, Y., 1986. Morphology, Taxonomy and Distribution of the Species of the Genus *Mesocestoides* Vaillant, 1863 in Bulgaria, *Khelminologiya*. 21, 45–65 [In Bulgarian].
- Yasur-Landau, D., Salant, H., Levin-Gichon, G., Bortero-Anug, A.-M., Zafrany, A., Mazuz, M. L., Baneth, G., 2019. Urinary Incontinence Associated with *Mesocestoides vogae* Infection in a Dog, *Parasitology Research*. DOI: 10.1007/s00436-019-06216-x.
- Yildiz, K., Tong, S., 2011. Peritoneal Larval Cestodosis in a Dog, *Tierärztliche Praxis Kleintiere*. 6, 448–450.
- Zalesny, G., Hildebrand, J., 2012. Molecular Identification of *Mesocestoides* spp. from Intermediate Hosts (Rodents) in Central Europe (Poland), *Parasitology Research*. 110 (2), 1055–1061. DOI: 10.1007/s00436-011-2598-7.