

УДК 576.895.121 : 597.553.2

**ПОЛИМОРФИЗМ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ
PROTEOCERHALUS LONGICOLLIS ZEDER, 1800
(CESTODA: PROTEOCERHALIDAE) ИЗ ЕВРОПЕЙСКОЙ РЯПУШКИ
COREGONUS ALBULA L.**

© Л. В. Аникиева, В. Н. Харин, Е. Н. Спектор

Изучен полиморфизм и фенотипическое разнообразие гостальной экоформы *P. longicollis* из типичного хозяина — европейской ряпушки *Coregonus albula* L. Выявлена сложная фенотипическая структура популяции паразита и наличие морфологически различающихся группировок. По экстерьерным признакам выделено 4 группировки, по трофико-репродуктивным — 3, одна из которых обладает специфическими вариациями признаков. Сделан вывод о высокой внутривидовой и внутривидовой разнородности *P. longicollis* и стабилизирующей роли хозяина в процессе видообразования паразита.

Использование дискретных признаков фенотипа для характеристики отдельных группировок особей — одно из новых направлений исследований природных популяций паразитов рыб. Анализ работ показывает, что спектр групп паразитов, вовлекаемых в исследования с позиций фенетики популяций, сравнительно широк и охватывает разные систематические группы: моногеней, трематод, цестод, скребней (Шульман-Альбова, 1952; Фортунато, 1987; Пугачев, 1988; Евланов, 1992; Гиченок, 1995; Аникиева, 2000; Аникиева, Харин, 2003, и др.). Однако исследования выполнены на ограниченном числе объектов; они единичны, разрозненны и фрагментарны. Одной из главных причин такого положения является слабая разработанность вопросов эйдологии паразитов, структуры вида, структуры популяций, роли внутривидовых группировок в эволюции вида, структуры популяций, роли внутривидовых группировок в эволюции вида, механизмах формообразования (Ройтман, Казаков, 1977; Фрезе, 1987; Аникиева, 2000). Определенные трудности связаны также со сбором первичного материала вследствие отсутствия методологии популяционно-фенетических исследований паразитов. Кроме того, выбор признаков паразитов, пригодных для фенетических исследований, требует больших затрат сил и времени.

P. longicollis (синоним *P. exiguus*) — широко распространенный паразит лососевидных рыб Палеарктики. Типичные хозяева — сиговые рыбы планктофаги (сиг, ряпушка). Известно, что в разных видах хозяев *P. longicollis* образует отдельные экологические формы, обладающие специфическими параметрами морфометрических признаков (Иешко, Аникиева, 1980; Ани-

киева, 2000). В водоемах с крупной формой европейской ряпушки половозрелые гельминты обитают во всех размерно-возрастных группах хозяина и встречаются в течение всего года (Аникиева и др., 1983). Биохимическими и цитогенетическими методами выявлен полиморфизм 5 локусов энзимов эстеразы, трансминазы и фосфоглюкомутаза *P. longicollis* из радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) и выделено 3 типа стробил, различающиеся формой члеников (Hanzelova et al., 1995).

Цель настоящего исследования — изучение фенотипического разнообразия популяции *P. longicollis* из типичного хозяина — европейской ряпушки *Coregonus albula* L. В задачи исследования входило определение качественного характера признаков, выделение вариаций и анализ их встречаемости, установление уровней сходства и иерархии внутривидовых группировок *P. longicollis*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили сборы цестод из крупной формы европейской ряпушки оз. Урос (Южная Карелия). Фенотипическую изменчивость *P. longicollis* изучали по признакам, принадлежащим к основным функциональным системам цестод: прикрепительной (сколек и присоски) и трофико-репродуктивной (половозрелые членики, семенники, яичник). Выявляли наличие дискретных признаков. Название каждого признака кодировалось буквенными символами, составленными из начальных букв латинского названия признака, вариации обозначены кодом признака и порядковым номером вариации. Реальность выделенных вариаций признаков проверяли на живых цестодах. По частоте встречаемости вариации признаков были ранжированы по классам: от 1 до 10 % — редкие (I класс), 11—30 — малочисленные (II), 31—50 — обычные (III), 51—70 — субдоминирующие (IV) и более 71 % — доминирующие (V). Для анализа сочетаний вариаций признаков применили двухмерную систему координат (Решетников, 1980). Взаимосвязь признаков выявляли с помощью 4 методов статистического анализа: категорийного — для оценки независимости признаков, корреляционного — для оценки сходства сопряженных пар признаков, ранговой корреляции — для оценки парной зависимости между признаками и кластерного — для оценки разнородности фенотипов (Арири, Эйзен, 1982). Всего было изучено 145 экз. половозрелых цестод, собранных одновременно в августе 1964 г. из 50 экз. ряпушки разного возраста (0+—4+), размера (АС = 12.7—29 см), веса (21—270 г) и пола (самцы и самки).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате изучения морфологии *P. longicollis* было установлено наличие трех форм сколекса: ланцетовидной *Sk1*, ядровидной *Sk2* и булабовидной *Sk3* и трех типов расположения присосок: *S1* — дорзовентрально, *S2* — перекрестно фронтально-латерально и *S3* — перекрестно диагонально (рис. 1, 2). По форме половозрелых члеников выделено 4 вариации: короткие широкие *P1*, квадратные *P2*, удлиненные (субквадратные) *P3* и длинные *P4*, которым соответствовало 4 типа стробил: *Str1*, *Str2*, *Str3* и *Str4*. По форме семенников было выделено 2 вариации: овальные *Te1* и округлые *Te2* и

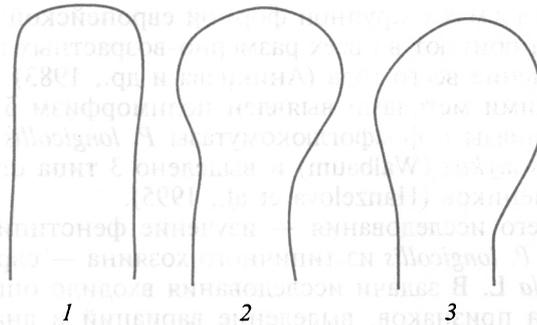


Рис. 1. Форма сколекса *P. longicollis*.

1 — ланцевидная *Sk1*, 2 — ядровидная *Sk2*, 3 — булавовидная *Sk3*.

Fig. 1. *P. longicollis* scolex shapes.

два типа их расположения: плотно прижатые друг к другу *T1* и разбросанные *T2*. По форме лопастей яичника — 4 вариации: уплощенная *O1*, округлая *O2*, высокая *O3*, очень плоская *O4* (рис. 3).

Встречаемость отдельных вариаций варьировала от 2 до 90 %. По характеру частотного распределения они принадлежали к 5 классам: доминантные (V класс) — сколекс *Sk2*, членик *P2* и семенники *Te2*; субдоминантные (IV) — присоски *S1*, семенники *T2* и яичник *O1*; обычные (III) — семенники *T1*, яичник *O2*; малочисленные (II) — сколекс *Sk1*, присоски *S2* и *S3*, членик *P3*, семенники *Te1*; редкие (I) — сколекс *Sk3*, членики *P1* и *P4*, яичник *O3* и *O4* (рис. 4).

По экстерьерным признакам (форма сколекса *Sk*, тип расположения присосок *S* и форма члеников *P*) было обнаружено 20 сочетаний вариаций. Наиболее распространено и характерно для всей особей *P. longicollis* сочетание ядровидной формы сколекса с дорзовентральными присосками. Ланцевидная форма сколекса со всеми тремя типами расположения присосок встречалась у гельминтов с тремя формами члеников. Булавовидная форма сколекса отмечена только у особей с квадратными и короткими широкими члениками, а особи с длинными члениками имели только ядровидную форму сколекса.

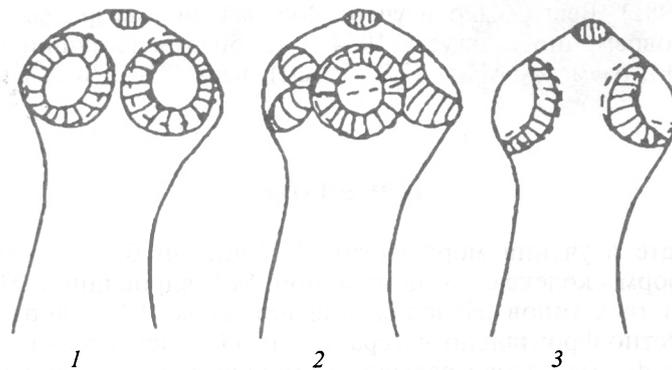


Рис. 2. Типы расположения присосок *P. longicollis*.

1 — дорзовентрально *S1*, 2 — перекрестно фронтально-латерально *S2*, 3 — перекрестно диагонально *S3*.

Fig. 2. Sucker arrangement types in *P. longicollis*.

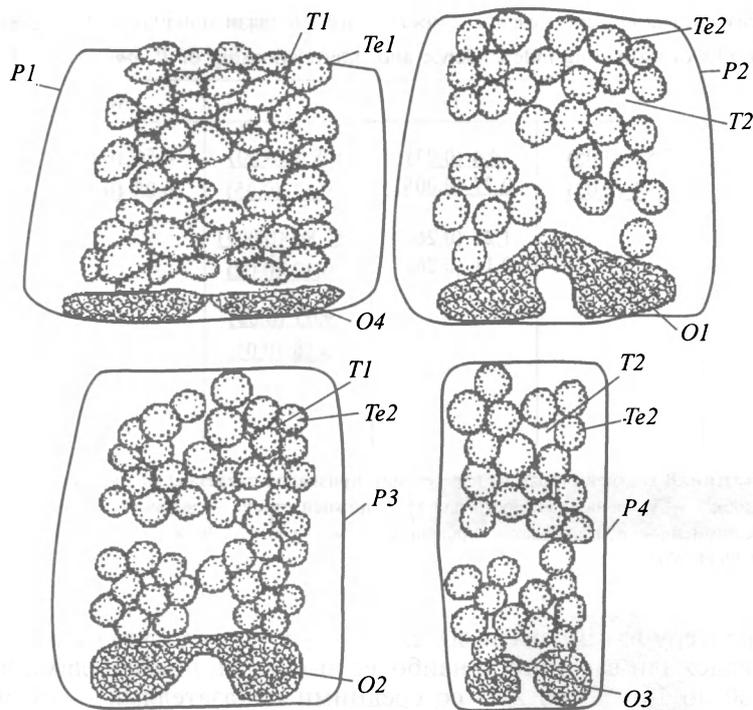


Рис. 3. Вариации трофико-репродуктивных признаков *P. longicollis*.

P — формы членика: *P1* — короткая широкая, *P2* — квадратная, *P3* — удлиненная (субквадратная), *P4* — длинная; *T* — типы расположения семенников: *T1* — плотный, *T2* — рыхлый; *Te* — формы семенников: *Te1* — овальная, *Te2* — округлая; *O* — формы лопастей яичника: *O1* — уплощенная, *O2* — округлая, *O3* — высокая, *O4* — очень плоская.

Fig. 3. Variations of feeding and reproductive features in *P. longicollis*.

По трофико-репродуктивным признакам (членик, семенники, яичник) выявлено 19 сочетаний вариаций. Наибольшее число сочетаний вариаций репродуктивных признаков было характерно для члеников *P2* и *P3*. Доминировали 1—2 сочетания, остальные были редкие и малочисленные. Наиболее часто встречались сочетания: членик *P2*, семенники *T1*, *T2*, *Te2* и яичник *O1*. Особи с таким сочетанием вариации признаков составили более 70 % общей численности выборки гельминтов.

Выявлена взаимосвязь 6 пар признаков. 3 пары признаков (форма членика *P* и форма сколекса *Sk*, форма членика *P* и тип расположения присосок *S*, тип расположения семенников *T* и их форма *Te*) оказались независимы (см. таблицу).

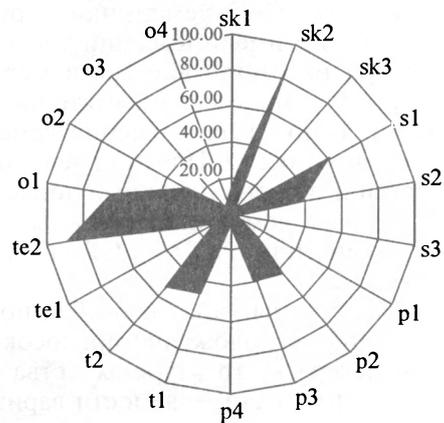


Рис. 4. Графическое изображение частот вариаций (%) *P. longicollis*.

Fig. 4. Graphic representation of *P. longicollis* variation frequencies (%).

Результаты оценки независимости и взаимосвязи признаков *P. longicollis*
 Results of estimating independence and interrelationship of *P. longicollis* features

	<i>T</i>	<i>Te</i>	<i>O</i>	<i>Sk</i>	<i>S</i>
<i>P</i>	<u>7.82 (0.05)</u>	<u>9.4 (0.02)</u>	<u>108.3 (0.00)</u>	4.51 (0.6)	6.22 (0.4)
	<u>0.14 (0.02)</u>	<u>0.27 (0.008)</u>	<u>-0.17 (0.05)</u>	0.08 (0.51)	-0.13 (0.33)
<i>T</i>		1.25 (0.26)	<u>11.84 (0.007)</u>		
		0.11 (0.26)	<u>-0.12 (0.02)</u>		
<i>Te</i>			<u>9.05 (0.03)</u>		
			<u>-0.16 (0.05)</u>		
<i>Sk</i>					<u>14.7 (0.005)</u>
					<u>-0.46 (0.000)</u>

Примечание. В верхней строке на пересечении признаков представлено значение критерия хи-квадрат (χ^2), в скобках — уровень значимости для χ^2 , в нижней строке — величина рангового коэффициента корреляции Спирмена — ρ , в скобках — уровень значимости для ρ . Значимая зависимость и взаимосвязь признаков подчеркнуты.

По характеру взаимосвязи выделено 3 уровня сопряженности вариаций. К 1 принадлежали вариации с наиболее высокими показателями взаимосвязи — от 60 до 100 %, ко 2 — со средними показателями — от 30 до 60 % и 3 — с низкими показателями — до 30 %. Анализ попарного сравнения встречаемости вариаций сколекса *Sk* с типом расположения присосок *S* показал, что высокий уровень характерен только одному сочетанию — ядровидной форме сколекса *Sk2* и дорзовентрально расположенным присоскам *S1*. При попарном сравнении формы членика *P* с вариациями репродуктивных признаков (типом расположения семенников *T*, их формой *Te* и формой лопастей яичника *O*) взаимосвязи члеников *P1* распались на 2 группы: с высокими показателями — 3 пары вариаций (*P1–T1*, *P1–Te2* и *P1–O4*) и низкими — все остальные. Взаимосвязи члеников, имеющих другую форму (*P2*, *P3*, *P4*), были представлены всеми тремя уровнями и имели высокие коэффициенты сходства: $r(P2, P3) = 0.84$, $r(P3, P4) = 0.82$, $r(P2, P4) = 0.62$. Среди показателей взаимосвязи между вариациями непосредственно самих репродуктивных признаков (*T–O* и *Te–O*) только 2 сочетания (семенники овальной формы и очень плоская форма лопастей яичника *Te1–O4* и семенники округлой формы и уплощенная форма яичника *Te–O1*) имели высокий уровень взаимосвязи. Следует отметить, что, несмотря на отсутствие связи между типом расположения семенников и их формой, обнаружена достаточно высокая взаимосвязь между тремя признаками: типом расположения семенников *T*, их формой *Te* и формой лопастей яичника *O*. Плотно расположенные семенники связаны с их овальной формой и очень плоскими лопастями яичника (*T1–Te–O4*), а рыхло расположенные семенники связаны с их округлой формой и уплощенными лопастями яичника (*T2–Te2–O1*). Коэффициент корреляции между ними равен 0.72.

Кластерный анализ особей по экстерьерным признакам (форме сколекса *Sk*, типу расположения присосок *S* и форме члеников *P*) позволил выделить 4 кластера в структуре сходства особей. 1-й кластер включал 35 % особей. По частотам встречаемости вариаций у них доминировали ядровидная фор-

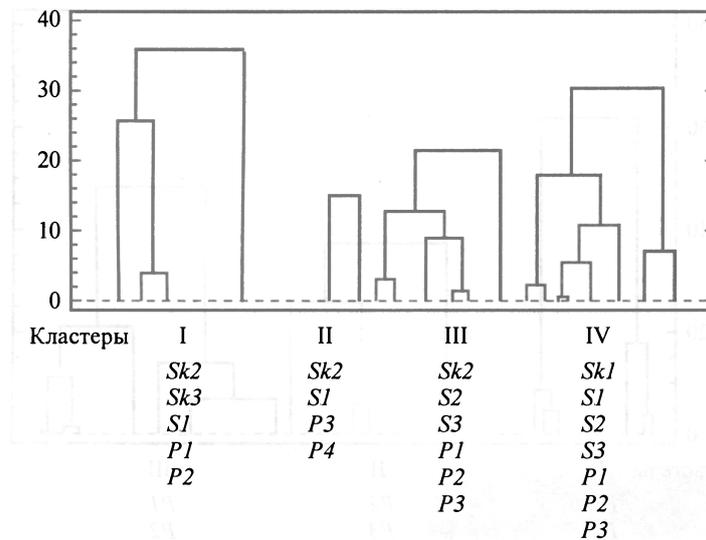


Рис. 5. Результаты кластерного анализа выборки *P. longicollis* по экстерьерным признакам (*Sk*, *S*, *P*).

Fig. 5. Results of clustering the *P. longicollis* sample by external features (*Sk*, *S*, *P*).

ма сколекса *Sk2*, дорзовентральный тип расположения присосок *S1* и квадратная форма членика *P2*. Вариация *S1* внесла наибольший вклад в сходство особей (33 %), у вариации *Sk2* — чуть меньший вклад (27 %). 2-й кластер, включающий 20 % особей, показал одинаковый и наибольший вклад в их сходство *Sk2* и *S1*. Коэффициент корреляции между этими кластерами как переменными величинами по значениям частот встречаемости вариаций экстерьерных признаков равен 0.6, что указывает на сходство 55 % особей выборки. 3-й кластер также содержал особей с ядровидной формой сколекса *Sk2*, но с иными типами расположения присосок — перекрестно фронтально-латерально *S2* и диагонально фронтально-латерально *S3* и различной формой члеников (*P1*, *P2*, *P3*). 4-й кластер наиболее своеобразен по форме головного конца и включал особей с ланцетовидной формой сколекса *Sk1* и всеми тремя типами расположения присосок *S1*, *S2*, *S3*. По представленности особей с разными формами члеников он сходен с третьим кластером (рис. 5). По сумме вкладов вариаций экстерьерных признаков в сходство особей во всех кластерах доминировали *Sk2* и *S1* (94.2 и 74.5 % соответственно).

Кластерный анализ выборки по совокупности трофико-репродуктивных признаков (*P*, *T*, *Te*, *O*) выявил в структуре сходства особей 3 кластера (рис. 6). 1-й кластер (17 % от общей выборки) образовали особи, наиболее сходные короткой широкой формой членика *P1*, плотно расположенными семенниками *T1* овальной формы *Te1* и очень плоскими лопастями яичника *O4*. 2-й (41 % — цестоды с квадратными и субквадратными члениками *P2* и *P3* плотно расположенными семенниками *T1* округлой формы *Te2* и уплощенными лопастями яичника *O1*. 3-й (42 %) — цестоды с разными формами члеников, рыхло расположенными семенниками *T2* округлой формы *Te2* и тремя вариациями формы лопастей яичника *O1*, *O2*, *O3*. Если исходить из сумм вкладов вариаций признаков в сходство особей, то наибольший вклад внесли округлая форма семенников *Te2*, тип рас-

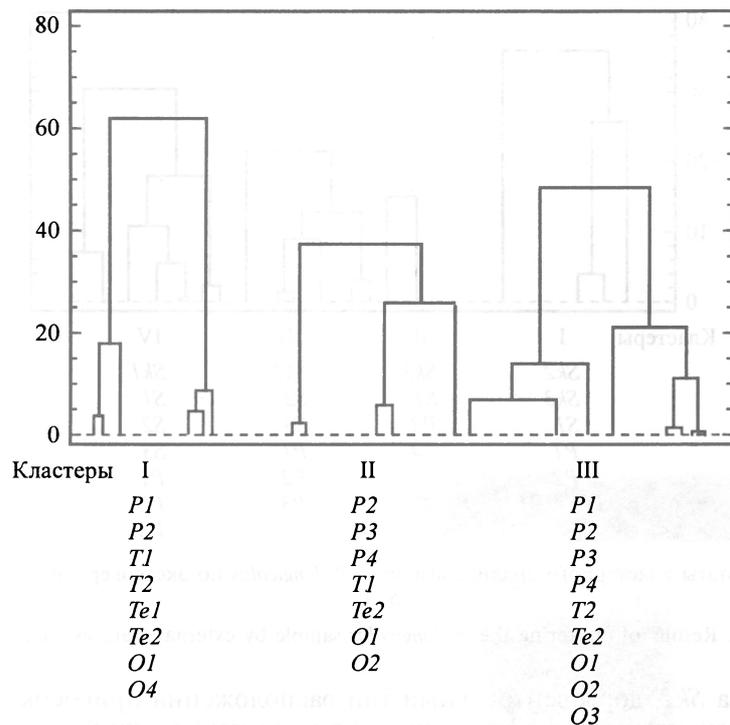


Рис. 6. Результаты кластерного анализа выборки *P. longicollis* по трофико-репродуктивным признакам (*P*, *T*, *Te*, *O*).

Fig. 6. Results of clustering the *P. longicollis* sample by feeding and reproductive features (*P*, *T*, *Te*, *O*).

положения семенников *T1* и форма лопастей яичника *O1* (69, 46 и 39 % соответственно).

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение морфологии *P. longicollis* — широко распространенного паразита сиговых рыб из типичного хозяина — европейской ряпушки оз. Урос (Карелия) выявило качественный характер изменчивости признаков, что позволяет отнести этот вид к полиморфным. Сопоставление полученных нами данных с описаниями и рисунками разных видов протеоцефалюсов из рыб подотряда Salmonoidei (Фрезе, 1965), которые в настоящее время признаны синонимами *P. longicollis* (Scholz, Hanzelova, 1998), показывает, что выделенные нами вариации были зарегистрированы в сиге *Coregonus lavaretus* озер Карелии, североамериканской ряпушке *Coregonus artedi*, радужной форели *Oncorhynchus mykiss* Центральной Европы, омуле *Coregonus autumnalis* оз. Байкал и широко распространены в ареала вида.

Изученные нами признаки *P. longicollis* принадлежат к основным функциональным комплексам цестод: прикрепительному и трофико-репродуктивному и характеризуют как внешнюю морфологию гельминтов, так и их внутреннюю организацию. Качественный характер изменчивости признаков, разнообразие вариаций и широкий спектр их сочетаний определяют

фенотипическую разнородность популяции *P. longicollis*, а частотное распределение отдельных вариаций — ее структуру. Анализ встречаемости и частотного распределения вариаций признаков *P. longicollis* показывает, что в структуре фенотипического разнообразия исследованной нами популяции доминирует и субдоминирует только одна из вариаций признаков, что свидетельствует о жесткой регуляции хозяином нормы реакции паразита. Однако широкий спектр сочетаний вариаций признаков повышает разнородность популяции. Применение математических методов позволило объединить особей в 4 группы по экстерьерным признакам и в 3 группы по трофико-репродуктивным признакам, связанных переходными формами. Иерархия группировок несет определенную функциональную нагрузку и может быть представлена в виде турессоновских рядов, члены которых физиологически разнокачественны и функционально неоднозначны. Так, кластерный анализ трофико-репродуктивных признаков выделил в 1-м кластере 2 подгруппы особей, одна из которых сформирована стробилами с короткими широкими члениками *P1*, вторая — стробилами с квадратными члениками *P2*; 2-й и 3-й кластеры включают ряды из трех подгрупп особей: стробил с квадратными члениками *P2*, стробил с субквадратными (удлиненными) члениками *P3* и стробил с длинными члениками *P4*, различающихся сочетаниями вариаций признаков семенников и яичника. Подтверждением точки зрения о функциональной неоднозначности трофико-репродуктивных группировок *P. longicollis* служит изучение гостального полиморфизма лентецов В. И. Фрезе. Согласно его данным (Фрезе, 1977, 1987), изменения внутренней морфологии лентецов, развивающиеся при неблагоприятных трофических условиях, приводят к ослаблению двигательной и репродуктивной функций стробил и сопровождаются снижением показателей выживаемости, темпа морфогенеза и сроков жизни цестод.

По характеру изменчивости (числу полиморфных признаков и их вариаций, уровню изменчивости и взаимосвязи между признаками) *P. longicollis*, принадлежащий к холодноводному арктическому фаунистическому комплексу (Шульман, 1958), значительно превосходит *Proteocephalus osculatus* — паразита обыкновенного сома *Silurus glanis* L., единственного европейского представителя древнего и теплолюбивого семейства сомовых (Аникиева, Харин, 2003).

Внутривидовое разнообразие *P. longicollis* сопоставимо с высоким полиморфизмом их хозяев, которое выступает как механизм поддержания экологического разнообразия и более полного освоения невысокой по биомассе и изменчивой по сезонам кормовой базы рыб северных водоемов (Потапова, 1978; Решетников, 1980). Полученные нами данные позволяют считать, что разнообразие внутривидовых форм *P. longicollis* является ответом на высокую экологическую изменчивость хозяев.

В целом проведенное нами исследование показывает, что в процессе видообразования *P. longicollis* и формирования гостальных экоформ взаимодействуют 2 разнонаправленных микроэволюционных фактора: высокая генетическая изменчивость паразита, которая проявляется в полиморфизме, высоких индивидуальных значениях фенотипической изменчивости и многочисленных комбинациях признаков, и стабилизирующий отбор под воздействием хозяина, определяющий доминирование в популяции паразита небольшого числа фенотипов.

Список литературы

- Аникиева Л. В. Популяционная морфология цестод рыб (на примере рода *Proteocephalus*: *Proteocephalidae*): Автореф. дис. ... докт. биол. наук в форме науч. докл. М., 2000. 73 с.
- Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука, 1983. 168 с.
- Аникиева Л. В., Харин В. Н. Фенотипическая структура и ее динамика на разных этапах репродуктивного периода *Proteocephalus osculatus* (Goeze, 1782) (Cestoda: *Proteocephalidae*) — паразита сома *Silurus glanis* L. // *Паразитология*. 2003. Т. 37, вып. 3. С. 191—200.
- Арири А., Эйзен С. Статистический подход с использованием ЭВМ. М.: Мир. 1982. 480 с.
- Гиченок Л. А. Изменчивость и фенотипическое разнообразие скребня *Echinorhynchus gadi* (*Acanthocephala*) из двух видов беломорских рыб // *Зоол. журн.* 1995. Т. 74, вып. 8. С. 15—26.
- Евланов И. А. Внутрипопуляционный полиморфизм плероцеркоидов *Digramma intergupta* (Cestoda, *Ligulidae*) и его роль в функционировании паразитарной системы // *Журн. общ. биол.* 1992. Т. 53, вып. 3. С. 368—372.
- Иешко Е. П., Аникиева Л. В. Полиморфизм *Proteocephalus exiguus* — массового паразита сиговых рыб // *Паразитология*. 1980. Т. 14, вып. 5. С. 422—426.
- Потапова О. И. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. Л.: Наука, 1978. 132 с.
- Пугачев О. Н. Феногеографический анализ *Dactylogyrus phoxini* Malewitskaja, 1949 // *Эколого-популяционный анализ паразито-хозяйинных отношений*. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 1988. С. 103—109.
- Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
- Ройтман В. А., Казаков Б. Е. Некоторые аспекты изучения морфологической изменчивости гельминтов (на примере трематод рода *Azygia*) // *Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР*. 1977. Т. 27. С. 110—128.
- Фортунато М. Э. Выделение неметрических вариаций и характеристика некоторых группировок *Dactylogyrus vastator* Nyb., 1924 (*Monogenea*) паразита карповых рыб // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*. 1987. Т. 161. С. 51—62.
- Фрезе В. И. Протеоцефалы — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М.: Наука, 1965. 538 с.
- Фрезе В. И. Лентецы Европы (экспериментальное изучение полиморфизма) // *Тр. ГЕЛАН*. М.: Наука, 1977. Т. 27. С. 174—204.
- Фрезе В. И. Модификационный полиморфизм лентецов (морфофункциональные, экологические и эволюционные аспекты): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1987. 46 с.
- Шульман С. С. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза // *Основные проблемы паразитологии*. Л., 1958. С. 184—230.
- Шульман-Альбова Р. Е. К вопросу об изменчивости дигенетического сосальщика рыб *Podocotyle atomon* (Rud.) Odhner // *Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та. Сер. биол.* 1952. Т. 141 (28). С. 110—126.
- Hanzelova V., Snabel V., Spakulova M., Kralova I., Fagerholm H.-P. A comparative study of the fish parasites *Proteocephalus exiguus* and *P. percae* — (Cestoda: *Proteocephalidae*): morphology, isoenzymes and karyotype // *Can. Journ. Zool.* 1995. Vol. 73. P. 1191—1198.
- Scholz T., Hanzelova V. Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: *Proteocephalidae*), parasites of fishes in Europe. Praha, 1998. 118 p.

Институт биологии КарНЦ РАН, Поступила 10 X 2003
Институт прикладных математических исследований КарНЦ РАН,
Петрозаводск

POLYMORPHISM AND STRUCTURE OF THE POPULATION
OF PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS ZEDER, 1800
(CESTODA: PROTEOCEPHALIDAE) IN THE VENDACE COREGONUS ALBULA L.

L. V. Anikieva, V. N. Kharin, E. N. Spector

Key words: phenotypic diversity, *Proteocephalus longicollis*, Cestoda, vendace, *Coregonus albula*.

SUMMARY

Polymorphism and phenotypic diversity of a hostal ecoform of *Proteocephalus longicollis* from its typical host, the vendace, *Coregonus albula* L., were studied. A complex phenotypic structure of the parasite population and presence of morphologically different groupings were revealed. We distinguished four groupings based on the external characters and three groupings based on the feed and reproduction features; among latter groupings one has very specific variations of features. We conclude that *P. longicollis* has high intraspecific and intrapopulation heterogeneity, and the host plays a stabilising role in the parasite species formation.