

УДК

П.И. Герасев¹, Е.В. Дмитриева², К. Огава³,
О.Н. Пугачев¹, Н.В. Колпаков⁴

¹ Зоологический институт Российской Академии наук,
г. Санкт-Петербург, Россия; ² Институт биологии южных морей Национальной
Академии наук Украины, г. Севастополь, Украина; ³ Токийский университет,
Япония; ⁴ Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
г. Владивосток, Россия)

gerasev_vermes@zin.ru

МОНОГЕНЕИ (MONOGENEA; PLATYHELMINTHES)
КАК ЗЕРКАЛО ИСТОРИИ БИОГЕОГРАФИЧЕСКИХ РЕГИОНОВ:
РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДАКТИЛОГИРИДЕЙ (DACTYLOGYRIDEA)
НА РЫБАХ ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА.

II. ФАКТЫ

Рассмотрены все возможные случаи нетипичного паразитирования моногеней на "неожиданных" хозяевах или встречаемости на них "букетов видов" моногеней для Японского моря и пресноводных водоемов юга Дальнего Востока. Выделено 12 групп моногеней, паразитирующих на пресноводных рыбах юга Дальнего Востока России и эвригалинных рыбах Японского моря. Одна из них (*Dactylogyrus pseudaspis*) обитает на типичных для них, но ушедших в другую среду обитания хозяевах (*Tribolodon* spp.). Для большинства других групп моногеней показано взрывообразное видообразование на типичных хозяевах: *Dactylogyrus* spp. на двух видах рода *Hemibarbus* (8 видов червей) и на двух видах рода *Saurogobio* (11 видов); на *Mugil cephalus* и на *Liza haematocheilus* по 7 видов *Ligophorus*; Ancylo-discoididae на *Silurus soldatovi* (8 видов) и *Parasilurus asotus* (21); 14 видов *Salmonchus* (Tetraonchidae) на *Hucho taimen*, двух видах ленков *Brachymystax* и молоди двух видов *Oncorhynchus* — или наличие букетов видов, вероятно, морских по происхождению моногеней на "нетипичных" для них пресноводных хозяевах, но обитающих в "своей" среде — 14 видов *Ancyrocephalus* (s.l.) на *Hemibarbus* и *Squalidus*. Реже отмечено активное видообразование моногеней на нетипичных хозяевах, обитающих в нетипичной для этих паразитов морской среде — 3 вида *Dactylogyrus* на *Lateolabrax japonicus*. Представители двух родов сем. Pseudodactylogyridae встречаются на весьма далеких систематически, но обладающих сходной экологией трех родах рыб. Представители рода *Bothitrema* были неожиданно обнаружены на пресноводных пестроногих подкаменщиках (*Cottus* spp.).

Gerasev P.I., Dmitrieva E.V., Ogawa K., Pugachev O.N., Kolpakov N.V. Monogeneans (Monogenea; Platyhelminthes) as a mirror of biotic districts history: distribution of dactylogyriids (Dactylogyriidae) on fishes from the southern Far East. II. Facts // Izv. TINRO. — 2008. — Vol. 153. — P. 318-334.

All cases of the monogeneans atypical parasitizing on "unexpected" hosts or the cases of "bouquet of parasitic species" are considered for the Japan Sea and fresh waters of the southern Far East. Twelve groups of monogenean parasites are re-

vealed. One of them (*Dactylogyrus pseudaspis*) has typical host that changed its habitat (*Tribolodon* spp.). Many other groups have explosion speciation on the hosts typical for them: *Dactylogyrus* spp. — on two species of the genus *Hemibarbus* (8 species of worms on both hosts) and two species of the genus *Saurogobio* (11 species); *Ligophorus* (7 species) — on *Mugil cephalus* and *Liza haematocheilus*; Ancylo-discoididae — on *Silurus soldatovi* (8 species) and *Parasilurus asotus* (21 species); *Salmonchus* (Tetraonchidae) (14 species) — on *Hucho taimen*, two species of *Brachymystax*, and two young representatives of the genus *Oncorhynchus*. The "bouquets of parasitic species" are found for the monogeneans of marine origin who infected atypical for them freshwater hosts living in their "own" environment, as 14 species of the genus *Ancyrocephalus* (s.l.) parasitizing on *Hemibarbus* and *Squalidus*. The speciation of monogeneans in the marine environments, unusual for them, on atypical hosts is rare: only three species of *Dactylogyrus* infect *Lateolabrax japonicus*. The representatives of two genera from the family Pseudodactylogyridae occur on three systematically distant but ecologically similar groups of fishes. Representatives of the genus *Bothitrema* are unexpectedly found on the freshwater spotted sculpins *Cottus* spp.

В предыдущей публикации (Колпаков и др., 2007) была сформулирована задача исследования филогеографии, экологии рыб и видообразования паразитов через анализ особенностей распространения на рыбах их узкоспецифичных паразитов — моногеней. Этот методический подход также должен отразить геологическую историю формирования Японского моря и пресноводных водоемов юга Дальнего Востока. В данной работе для этих водоемов рассмотрены все случаи нетипичного паразитирования моногеней на "неожиданных" хозяевах или встречаемости на них "букетов видов" моногеней.

Дактилогиридеи (Dactylogyridea; Monogenea) рыб Приморья и Японского моря

При кладистическом моделировании филогенеза моногеней на основе морфологических признаков (Boeger, Kritsky, 1993, 2001) отряд Dactylogyridea Burchowsky, 1937 подразделяется на пять подотрядов, два из которых распространены на рыбах из анализируемого региона: Dactylogyridinea Boeger, Kritsky, 1993 и Tetraonchoinea Boeger, Kritsky, 1993. В Приморье и в Японском море из первого подотряда паразитируют представители четырех семейств: Dactylogyridae (s.s.) sensu Burchowsky et Nagibina, 1978; Ancylo-discoididae sensu Lim, Timofeeva et Gibson, 2001; Ancyrocephalidae sensu Burchowsky et Nagibina, 1978 и Pseudodactylogyridae Le Brun et al., 1986. Второй подотряд представлен семействами Tetraonchidae Burchowsky, 1937 и Bothitrematidae Burchowsky, 1957*.

Дактилогириды (Dactylogyridae) карповых рыб

Семейство Dactylogyridae sensu stricta & sensu Burchowsky et Nagibina, 1976 (подотряд Dactylogyridinea Boeger, Kritsky, 1993) объединяет род *Dactylogyrus* Diesing, 1850 и еще около 12 родов (Gibson et al., 1996; Timofeeva et al., 1997). Представители рода *Dactylogyrus*, который сейчас объединяет более 900 номинальных таксонов (Gibson et al., 1996), паразитируют в подавляющем большинстве на жабрах пресноводных карпообразных (Cypriniformes) рыб, обитающих на многих континентах, за исключением Южной Америки, Австралии и, естественно, Антарктиды. Другие малочисленные роды семейства (Timofeeva et al., 1997) включают всего около 100 видов, обитающих на тех же группах хозяев.

* Это семейство по морфологическим признакам (Boeger, Kritsky, 1993) было отнесено к отряду Gyrodactylidea Burchowsky, 1937, но молекулярные данные указывают на его родственные связи с тетраонхидами и его принадлежность к одноименному подотряду (Justine et al., 2002; Simkova et al., 2003, 2006).

Все представители этого семейства характеризуются двумя уникальными чертами — наличием в прикрепительном диске одной пары срединных крючьев, ориентированных у взрослых особей на дорсальную сторону тела, и парой рудиментов краевых крючьев. Последние для простоты построения кладограмм принимаются за рудименты срединных крючьев (Boeger, Kritsky, 1993), но большинство исследователей считает, что это рудименты краевых крючьев (см. обзоры: Герасев, 1989а; 2001, 2002; Gerasev, 2001a).

Представители рода *Dactylogyrus* обычно строго приурочены к определенным родам и видам рыб и обладают ярко выраженной специфичностью (см. обзор: Герасев, 2005, в печати). Проводимый в течение многих лет (Герасев, 1981, 1989а, б, 1990а, б, 1991; Герасев и др., 1996; Герасев, Тимофеева, 1997; и др.) анализ морфологии этих червей показал, что род подразделяется на три большие группы, связанные в своем обитании: с индо-африканской фауной; китайской фауной рыб; рыбами Голарктической зоогеографической области, объединяющей приблизительно северную часть Евразии (плюс северо-восточная Африка (Атласские горы), Средняя Азия и Месопотамия; в Азии граница проходит приблизительно по р. Амур) и Северную Америку.

Африканская фауна дактилогирюсов, паразитирующая в основном на *Varbinae* s.l. и характеризующаяся оригинальными типами копулятивного органа и срединных крючьев, была подразделена на 7 монофилетических морфологических групп (Герасев и др., 1996).

В свою очередь, амуро-китайская фауна дактилогирюсов обладает несколькими десятками собственных уникальных монофилетических морфологических групп, приуроченных к *Gobioninae*, *Cultrinae*, *Hypophthalmichthinae*, *Xenocyrininae*, *Acheilognathinae* и другим подсемействам карповых рыб китайской равнинной ихтиофауны.

Связь палеарктической и неарктической субфаун дактилогирюсов (3-я группа) была показана А.В. Гусевым (1978). По его мнению, все северо-американские дактилогирюсы являются дериватами видов, обитающих на палеарктических гольянах (*Phoxinus*) и лине (*Tinca*). Сейчас генетическая связь гольянов с североамериканскими ельцовыми, так же как и определенная обособленность линея, доказаны генетическими методами (Cunha et al., 2002).

Палеарктическая субфауна дактилогирюсов паразитирует (Гусев, 1985) в основном на ельцовых (*Leuciscinae*), европейских усачах (*Varbinae* s.s.), реке вьюновых (*Cobitidae*) рыбах. Она характеризуется 20 оригинальными монофилетическими морфологическими группами дактилогирюсов (Герасев, Тимофеева, 1997).

В то же время часть представителей ельцовых, распространяясь на восток в сторону Берингии, осталась обитать на юге Дальнего Востока (гольяны, красноперки рода *Tribolodon* и амурский жерех *Pseudaspius leptcephalus*)*, и на них по-прежнему паразитируют представители палеарктических морфологических групп дактилогирюсов. При этом не произошел как переход этих червей на амуро-китайских рыб, так и обратные гостальные переключения. Эта же строгая и узкая специфичность, как без гостальной радиации (захвата) новых хозяев, так и без перехода на "рыб-иммигрантов" червей с "аборигенных" рыб, отмечена для пескарей (*Gobioninae*) и горчаков (*Acheilognathinae*), перемещавшихся в другом направлении — с востока на запад**.

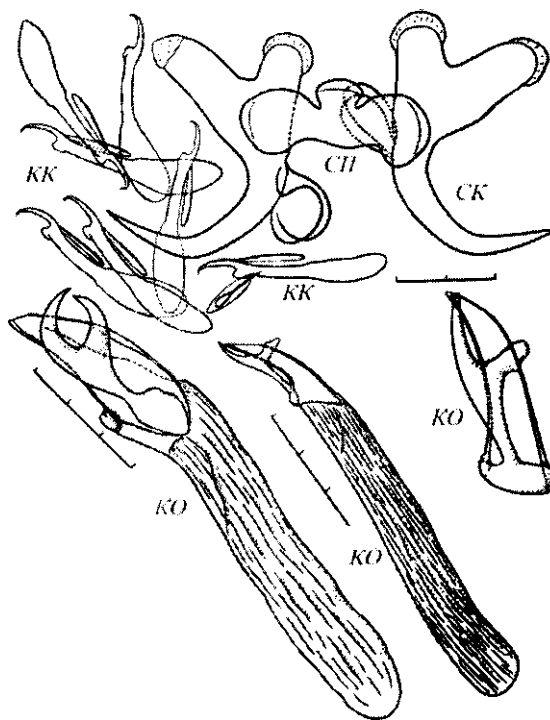
* На алтайских и монгольских османах (*Oreoleuciscus*), также как и на гольянах, паразитирует одна и та же *Dactylogyrus phoxinus* group spp., морфологическая группа дактилогирюсов. Но представители этого рода рыб не смогли проникнуть в реки Приморья.

** Некоторые современные исследователи (Богущая, 1988, 1990; Богущая, Насека, 2002, 2004), вслед за предыдущими авторами (Крыжановский, 1947, 1949), помещают дальневосточных толстолобиков (роды *Hypophthalmichthys* и *Aristichthys*) и желтощека *Elopichthys bambusa* в палеарктических по происхождению ельцовых, а дальневосточных *Stenopharyngodon*, *Mylopharyngodon* и *Squaliobarbus* в *Varbinae* (Богущая, Насека, 2002, 2004). Критический разбор этих положений предполагается сделать в третьей части этой серии статей.

Дактилогирусы (*Dactylogyrus*; *Dactylogyridae*) на ельцовых рыбах (*Leuciscinae*) в Японском море. По мнению А.В. Гусева (1985) *Dactylogyrus pseudaspiei* Gussev, 1953 (syn. *D. iwanowi* Burchowsky, 1957) (рис. 1) паразитирует на жаберных лепестках дальневосточных красноперок (*Tribolodon* spp.) в низовьях Амура (оз. Чля) и в зал. Петра Великого и на амурском жерехе в низовьях Амура.

Рис. 1. *Dactylogyrus pseudaspiei* Gussev, 1953 (Гусев, 1985, рис. 150, В, часть Б). Здесь и далее: БП — брюшная соединительная пластинка; БСК — брюшной срединный крючок; В — вагина; ДП — дополнительная пластинка; КК — краевой крючок; КО — копулятивный орган; ПД — прикрепительный диск; СК — срединный крючок; СП — спинная соединительная пластинка; ССК — спинной срединный крючок. Здесь и далее цена деления масштабной линейки равна 0,01 мм

Fig. 1. *Dactylogyrus pseudaspiei* Gussev, 1953 (Гусев, 1985, fig. 150, В, part В). Notation conventions: БП — ventral connective bar; БСК — ventral anchor; В — vagina; ДП — additional bar; КК — marginal hook; КО — copulatory organ; ПД — haptor; СК — anchor; СП — dorsal bar; ССК — dorsal anchor. Here and further division of drawing scale is 0.01 mm



А.В. Гусев (1985) считает, что поскольку описание *Dactylogyrus iwanowi* практически не было опубликовано, его нужно считать *nomen nudum*. В материалах, собранных Т.А. Тимофеевой с *Tribolodon* sp. в 1979 г. в Амурском заливе, оказались черви с хитиноидными образованиями, сходными с таковыми у синтипов *D. pseudaspiei*. Переисследование А.В. Гусевым препаратов *D. iwanowi* Burchowsky, 1957 показало, что наряду с экземплярами червей размером 0,4-1,7 мм со слабо развитыми желточниками и недоразвитыми рукоятками краевых крючков имеются черви огромных размеров, длиной до 3,5 мм*. Крючья и пластинка диска у них соответствуют таковым у *D. pseudaspiei* Gussev, 1953 с амурского жереха. Копулятивный орган *D. iwanowi* анхоратусного типа и сходен с копулятивным органом *D. pseudaspiei*, а также *D. vastator* и *D. crassus*, паразитирующих, однако, на *Cyprinus* и *Carassius*. У *Dactylogyrus pseudaspiei* он может формировать длинную "рукоятку", отходящую от поддерживающей части.

По нашим сборам в сентябре 2006 г. в юго-западной части зал. Петра Великого (зал. Посьет, бухта Экспедиции, р. Гладкая в 7 км выше устья), на мелкочешуйной красноперке *Tribolodon brandtii* (размер 30-35 см) паразитирует типичный *Dactylogyrus pseudaspiei* Gussev, 1953, морфология которого полностью соответствует описанной ранее (Гусев, 1985). Таким образом, на *Tribolodon* spp. и *Pseudaspius leptocephalus* паразитирует один вид. А.В. Гусев (1985) предполагает, что основным хозяином паразита служат красноперки. Последние заходят в реки на нерест, и в этот же период происходит размножение червей. Личинки паразита попадают здесь на еще не скатившихся в море взрослых красноперок и их молодь, обитающую в реках. В нижнем течении Амура часть личинок может попасть на жереха.

* Размеры дактилогирусов обычно не превышают одного миллиметра.

В случае паразитирования *Dactylogyrus pseudaspis* на *Tribolodon* spp. мы имеем пример "ухода" типичных палеарктических ельцовых рыб с их типичными палеарктическими дактилогирисами через эстуарии в морские воды Японского моря.

Дактилогирисы (*Dactylogyrus*) с пресноводных окунеобразных (*Perciformes*). Довольно редки примеры паразитирования дактилогирид на пресноводных окунеобразных. На ерше *Gymnocephalus cernuus* (Percidae) отмечены два вида дактилогирисов *Dactylogyrus amphibothrium* и *D. hemiamphibothrium*, на байкальских широколобках (Cottocomphoridae) обнаружен *D. colonus*, а из Северной Америки с *Cottus bairdi* (Cottidae) был описан *Dactylogyrus unguiformis* и с этого же хозяина плюс с *Cottus cognatus* — *Dactylogyrus buddi*. Эти 5 видов имеют просто организованный прикрепительный диск без дополнительной вентральной пластинки, укрепляющей его вентральную сторону (Герасев, 1991), и копулятивный орган исходного для голарктических дактилогирид (Герасев, 1989a) анхоратусного типа.

Эти морфологически близкие виды, паразитируя в Голарктике (на значительном расстоянии друг от друга) на древних пресноводных окунеобразных трех семейств и имея черты исходных палеарктических дактилогирид*, являются своего рода "реликтовым излучением" в этом семействе моногеной, как след Большого Взрыва, образовавшего нашу Вселенную.

Дактилогирисы (*Dactylogyrus*) с эвригаллиных бычков (*Gobiidae*). На эвригаллиных эстуарных бычках мировой фауны, по литературным данным (Gibson et al., 1996; Liu, Wang, 2001), обнаружено 12 видов дактилогирисов**. Из них 5 видов зарегистрировано на *Glossogobius* в Африке и Индии и 6 на *Acanthogobius*, *Ctenogobius*, *Glossogobius*, *Microgobius* и *Synechogobius* в Китае.

Для вида *Dactylogyrus gudaoensis* Chen, 1982 с *Acanthogobius*, в связи с наличием у него эмбриональных краевых крючьев без рукоятки, был образован род *Leptonchides* Chen, 1987***. К этому "роду" можно отнести и *Dactylogyrus bialatus* Wu et al., 1988 с *Synachogobius ommaturus*.

У части дактилогирисов с пресноводных бычков из Китая копулятивный орган типичного криптомересного типа, а в диске может как отсутствовать, так и присутствовать дополнительная пластинка. Эти факты указывают на неоднократные и независимые переходы разных дальневосточных дактилогиридей на эстуарных бычков.

Дактилогирисы на морских окунеобразных (*Perciformes*) в Японском море. Наиболее оригинальным и беспрецедентным примером гостального переключения дактилогирид является их паразитирование на морских окунеобразных Японского моря. А.В. Гусев (1985) пишет, что в приустьевых участках рек южного Приморья — Сейфун, Тумень-ула и др. — на жабрах *Lateolabrax*

* Подобный тип анхоратусного копулятивного органа, отмеченного для этих дактилогирисов с пресноводных окунеобразных, характерен для паразитов с *Cyprinus* и *Carassius*. Любопытно, что у *Dactylogyrus amphibothrium* он может формировать длинную "рукоятку", отходящую от поддерживающей части, гомологичную таковой у копулятивного органа *D. pseudaspis* с дальневосточных красноперок и у *D. vastator* и *D. crassus*, паразитирующих на *Cyprinus* и *Carassius*.

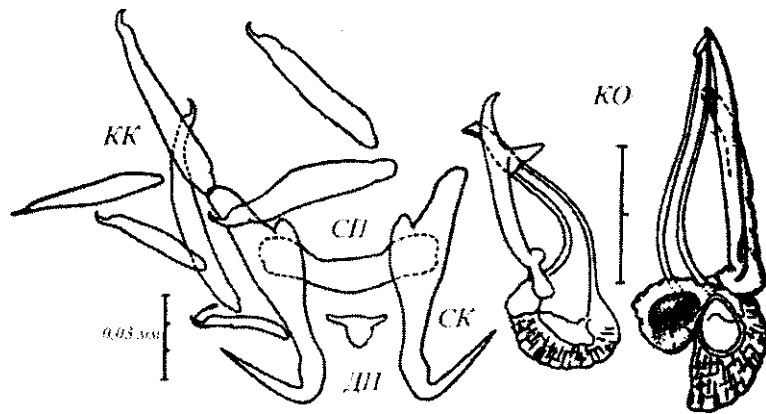
** Однако паразитирование на *Proterorhynchus* моногеной *Dactylogyrus fallax*, типичного паразита пресноводного язя *Leuciscus idus*, представляется невероятным и должно быть отнесено к серии многочисленных ошибок или описок при определении дактилогирисов, неоднократно встречающихся в литературе (Gibson et al., 1996).

*** По нашему мнению, как правомочность обоснования этого рода по одному признаку, так и вообще отнесение этих видов с эмбриональными краевыми крючьями к *Dactylogyridae* s.s. сомнительно. Последний таксономический акт может оправдать только подтверждение наличия у них рудиментов краевых крючьев. Ведь довольно часто дактилогириды описывались на основе 4 крючковых анцилодискоидид или анцироцефалид при отрыве у них одной из пар срединных крючьев (Гусев, 1978).

*japonicus**, входящих из моря довольно далеко в пресные воды, могут быть встречены *Dactylogyrus inversus* Goto et Kikuchi, 1917, *D. gotoi* Gussev, 1967 и *D. kikuchii* Gussev, 1967 (рис. 2). Эти три вида обладают относительно сходными структурами прикрепительного аппарата, но сильно различаются по строению копулятивного органа. Наиболее оригинальной чертой прикрепительного диска этих моногеней является мощное развитие краевых крючьев. Именно по этому признаку все три вида могут быть отнесены к одному морфологическому типу и объединены в одну группу.

Рис. 2. *Dactylogyrus kikuchii* Gussev, 1967 (Гусев, 1985, рис. 282, В)

Fig. 2. *Dactylogyrus kikuchii* Gussev, 1967 (Гусев, 1985, fig. 282, В)



Остается непонятной возможность и длительность существования этих моногеней в морских водах и место их размножения. Однако японский морской судак *Lateolabrax japonicus* — эвригалитный солоноватоводный вид, для которого характерны миграции в эстуарии рек (Secor et al., 1998; Hibino et al., 1999), поэтому весьма вероятно, что размножаются эти моногеней во время посещения их хозяином рек.

Обращает на себя внимание наличие на одном виде хозяина трех близких видов дактилогирусов. В данном примере мы видим переход исконно пресноводных дактилогирусов на типично морскую по происхождению рыбу с образованием на ней "букета видов" (Гусев, 1955) моногеней.

Дактилогирусы, паразитирующие на пескарях (*Gobioninae*). На 31 виде из 13 родов пескарей мировой фауны паразитирует 48 видов дактилогирусов (Герасев, Насека, 2006; Герасев, в печати, а, б). Дактилогирусы пескарей были разделены на 30 морфологических групп, объединяемых в 13 эволюционных уровней, которые оказались строго приуроченными к подсемейству, а конкретные группы — к трибе (по: Насека, 1998), группе родов (по: Yang et al., 2006), роду или виду пескарей (наши данные). Большинство групп дактилогирусов встречаются на одном роде рыб, но некоторые из них паразитируют на двух родах хозяев.

По нашим данным, на зараженных дактилогирусами пескарях паразитируют мономорфные, монофилетичные группы этих червей, обычно строго приуроченные к одному, реже 2-3 родам пескарей. На одном роде хозяев может паразитировать несколько различных морфологических групп дактилогирусов. Если черви одной группы поражают несколько родов пескарей, то последние всегда относятся к одной трибе (по: Насека, 1998) или одной "группе родов" (по: Yang et al., 2006).

* Японский морской судак *Lateolabrax japonicus* Cuvier in Cuvier et Valenciennes, 1828 (*Lateolabracidae*) является приазиатским субтропическим видом, обитающим в прибрежных водах в их придонном слое. Его ареал охватывает воды Южно-Китайского, Восточно-Китайского, Желтого и Японского морей, тихоокеанские воды Японии и южную часть Охотского моря у северного побережья Хоккайдо (Линдберг, Красюкова, 1969).

Анализ распределения групп дактилогирусов по хозяевам показывает, что одни роды пескарей несут на себе в большем числе группы дактилогирусов, относимые к низшим уровням организации (рис. 3, А). Так, например, на *Saurogobio* (Pseudogobio "group genera", no: Yang et al., 2006) обнаружено 8 морфологических групп этих червей, из которых 3 относятся к первому уровню, 4 ко второму и только 1 к седьмому (рис. 3, В). При этом на двух видах этого рода отмечено 11 видов дактилогирусов.

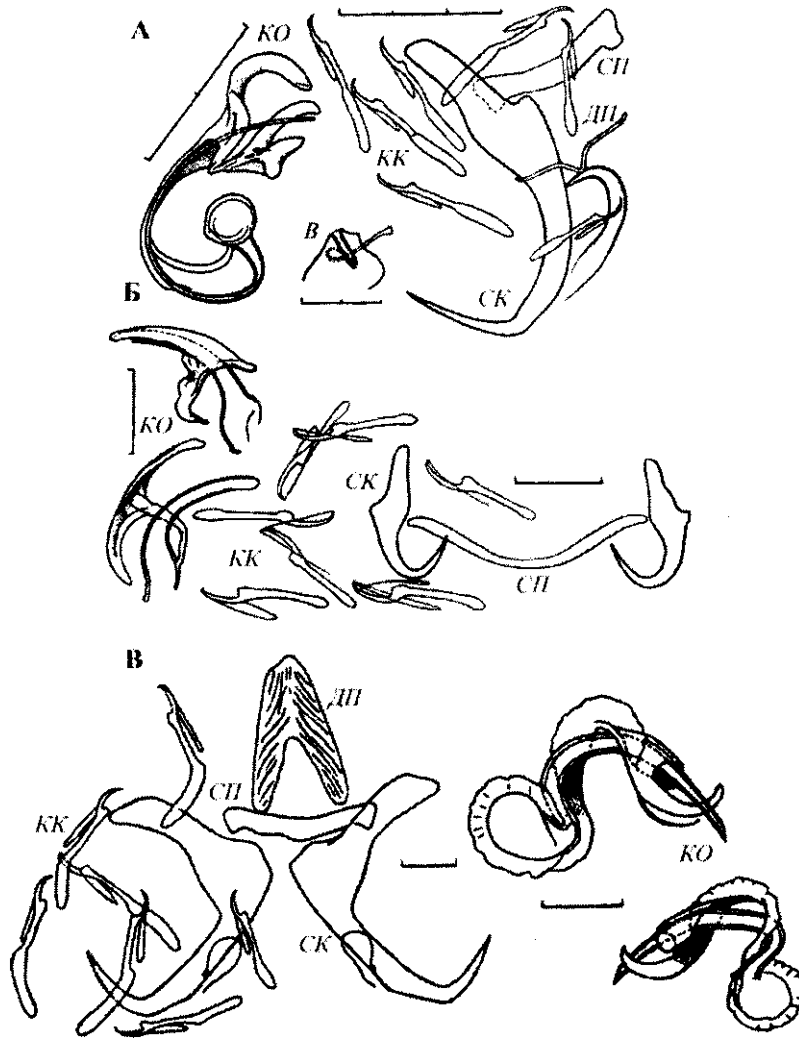


Рис. 3. Моногеней рода *Dactylogyrus*: А — представитель III уровня организации с *Hemibarbus labeo* и *H. maculatus* — *Dactylogyrus rostrum* Gussev, 1955 (Гусев, 1985, рис. 189), закрепляющийся на жабрах распорным закориванием; Б — представитель X уровня организации с *Sarcocheilichthys szerskii* — *Dactylogyrus singularis* Gussev, 1955 (Гусев, 1985, рис. 143), закрепляющийся на жабрах обхватом; В — представитель VII уровня организации с *Abbottina rivularis* и *Saurogobio dabryi* — *Dactylogyrus faseus* Gussev, 1955 (Гусев, 1985, рис. 177), закрепляющийся на жабрах защемлением

Fig. 3. Monogeneans of genus *Dactylogyrus*: А — representatives of III level of organization of genus *Dactylogyrus* from gudgeon (by: Gerasev, 2008 a, b) from *Hemibarbus labeo* and *H. maculatus* — *Dactylogyrus rostrum* Gussev, 1955 (Gussev, 1985, fig. 189), which fasten onto gills by manner of thrust moored; Б — representatives of X level of organization of genus *Dactylogyrus* from gudgeon (by: Gerasev, 2008 a, b) — *Dactylogyrus singularis* Gussev, 1955 (Gussev, 1985, fig. 143), which fasten onto gills by manner of circumference; В — representatives of VII level of organization of genus *Dactylogyrus* from gudgeon (by: Gerasev, 2008 a, b) from *Abbottina rivularis* and *Saurogobio dabryi* — *Dactylogyrus faseus* Gussev, 1955 (Гусев, 1985, fig. 177), which fasten onto gills by manner of jamming

Другие роды хозяев имеют редкие, малочисленные, но высоко специализированные группы червей (рис. 3, Б). Например, из 7 групп, обитающих на *Sarcocheilichthys* (*Sarcocheilichthys* "group genera", по: Yang et al., 2006), только одна относится к первому уровню, одна ко второму, а остальные являются группами уровней номер 4, 6, 9, 10, 11. При этом на 5 видах этого рода обнаружено "только" 8 видов дактилогирусов.

На большинстве других родов паразитируют моногенеи как из примитивных, так и из морфологически продвинутых групп.

На двух представителях рода *Hemibarbus* (*H. labeo*, *H. maculatus*) были обнаружены 8 видов дактилогирусов, относящихся к третьему уровню организации. Пять из этих видов являются общими как для обоих видов пескарей, так как часто могут быть обнаружены вместе и на отдельной особи каждого из этих двух видов рыб. Этот уровень организации дактилогирусов не встречается на других родах трибы *Gobionini* или на других "группах родов" пескарей (Герасев, в печати).

По молекулярным данным (Yang et al., 2006), *Hemibarbus* "group genera" формирует первый паттерн на кладограмме подсемейства пескарей, а по мнению ведущих специалистов по морфологии и систематике этих рыб (Banarescu, 1992), эти моногенеи являются для пескарей анцестральной (предковой, исходной) группой.

Таким образом, среди пескарей мы имеем примеры родов, несущих на себе в основном примитивные и многочисленные в видовом отношении группы дактилогирусов (на двух видах рода *Saurogobio* 11 видов червей); родов, на которых паразитируют относительно простые, но оригинальные и состоящие из многих видов группы червей (на двух видах рода *Hemibarbus* 8 видов дактилогирусов); родов с высокоорганизованными, но малочисленными по видам группами дактилогирусов (на пяти видах *Sarcocheilichthys* 8 видов моногеней).

Анцироцефалиды (Аncyrocephalidae) Дальнего Востока

В отличие от собственно дактилогирид, представители семейства *Ancyrocephalidae* sensu Burchowsky et Nagibina, 1978 (подотряд *Dactylogyridinea* Boeger, Kritsky, 1993) паразитируют в основном на пресноводных и морских окунеобразных. Эта группа моногеней отчетливо обособлена от *Dactylogyridae* s.s. по наличию в прикрепительном диске двух пар срединных крючьев. Монофилия семейства сомнительна, так как при привлечении молекулярных данных (Simkova et al., 2003, 2006) оно распадается на две клады, объединяющие или морских или пресноводных червей.

Систематика пресноводных анцироцефалид до настоящего времени не разработана и весьма запутанна. Еще Б.Е. Быховским и Л.Ф. Нагибиной (1978) были приведены примеры 2-3 кратных переносов отдельных видов анцироцефалид из рода в род. И позже, например в одном и том же ключе "Определителя ..." (Гусев, 1985) вперемешку определяются виды, относимые к разным родам (*Ancyrocephalus* s.l. и *Cleidodiscus*). В то же время представители рода *Ancyrocephalus* s.l., встречающиеся в пресных водах Евразии, при применении морфологических критериев, уже использованных для дактилогирид (Герасев, 1989а; 1990а, б, 1991; и др.), по нашему мнению, могут быть разделены на следующие неравноценные группы:

— три вида с судака, окуня и берша (типовой вид *A. (s.l.) paradoxus* Creplin, 1839), которые, по мнению Б.Е. Быховского и Л.Ф. Нагибиной (1978), только и могут быть отнесены к *Ancyrocephalidae* s.s.;

— пять видов с систематически неродственных амуро-китайских хозяев, характеризующиеся отсутствием соединения между поддерживающей частью копулятивного органа и началом его трубки (типовой вид *A. (s.l.) mogurndae* (Yamagiti, 1940));

— по крайней мере 9 видов исключительно с вьюновых (*Cobitidae*) (типовой вид *A. (s.l.) cruciatus* (Wedl, 1857));

— 18 видов, паразитирующих на пескарях (Герасев, в печати).

Анцироцефалюсы (*Ancyrocephalus* s.l., *Ancyrocephalidae*), паразитирующие на вьюнах (*Cobitiidae*). Представители рода *Ancyrocephalus* (s.l.) Steplin, 1839 отмечены в Китае на родах *Parabotia* и *Leptobotia*, а в Европе на обыкновенном вьюне *Misgurnus fossilis*. Все анцироцефалюсы с китайских вьюнов представляют собой мономорфную группу, виды которой имеют копулятивный орган с трубкой, делающей 1,5 оборота, и поэтому он напоминает цифру "6". "Европейский" анцироцефалюс имеет саблевидно изогнутую трубку копулятивного органа.

Анцироцефалюсы (*Ancyrocephalus* s.l., *Ancyrocephalidae*), паразитирующие на пескарях (*Gobioninae*). На 31 виде из 13 родов пескарей, зараженных моногенеями, паразитируют 18 видов *Ancyrocephalus* s.l. (Герасев, в печати). По особенностям строения копулятивного органа и структур прикрепительного диска анцироцефалюсы с пескарями подразделяются на два уровня организации (Герасев, Насека, 2006; Герасев, в печати). Характерно, что первый уровень объединяет 8 видов (рис. 4, А), паразитирующих исключительно на представителях рода *Hemibarbus* (*H. labeo*, *H. maculatus* и *H. macracanthus*), относящегося (Насека, 1998) к трибе *Gobionini* или занимающего анцестральное (Banarescu, 1992) и обособленное (Yang et al., 2006) положение среди пескарей. На *Squalidus*, из *Hemibarbus* "group genera", паразитируют 6 видов, относящихся ко второму уровню (рис. 4, Б) морфологической организации (Герасев, в печати) этих червей. Анцироцефалюсы с *Hemibarbus* более высоко организованы.

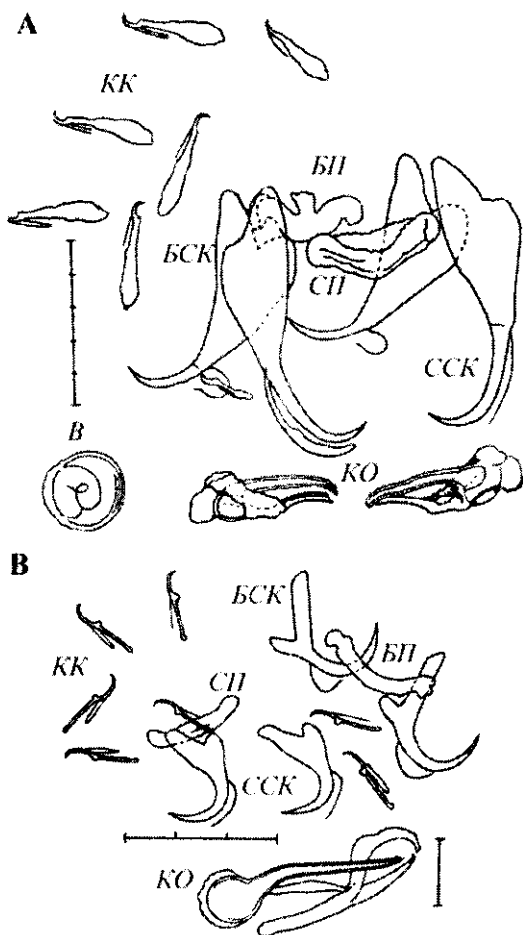


Рис. 4. Моногенеи рода *Ancyrocephalus*: А — представитель I уровня организации с *Hemibarbus labeo* и *H. maculatus* — *Ancyrocephalus* (s.l.) *hemibarbi* Achmerow, 1952 (Гусев, 1985, рис. 307), с мощно развитыми структурами диска (имеются рукоятки краевых крючьев и отросток на брюшной пластинке); Б — представитель II уровня организации с *Squalidus chankaensis* — *Ancyrocephalus* (s.l.) *ogawai* Gussev, 1985 (Гусев, 1985, рис. 317), с изящными структурами диска (краевые крючья без рукояток, пластинки диска простой формы)

Fig. 4. Monogeneans of genus *Ancyrocephalus*: А — Representatives of I level of organization of genus *Ancyrocephalus* (s.l.) from gudgeon (by: Gerasev, 2008 a, b) from *Hemibarbus labeo* и *H. maculatus* — *Ancyrocephalus* (s.l.) *hemibarbi* Achmerow, 1952 (Gusev, 1985, fig. 307), with powerful development structure of haptor (present handle of marginals and process in ventral bar); Б — representatives of II level of organization of genus *Ancyrocephalus* (s.l.) from gudgeon (by: Gerasev, 2008 a, b) from *Squalidus chankaensis* — *Ancyrocephalus* (s.l.) *ogawai* Gussev, 1985 (Gusev, 1985, fig. 317), with refined structure of haptor (marginals without handle, bars has simple form)

Таким образом, моногенеями рода *Ancyrocephalus* s.l. оказались зараженными 5 видов из двух родов *Hemibarbus* "group genera". Всего на этой группе родов обнаружено 14 из 18 видов анцироцефалюсов, паразитирующих на пескарях.

Лигофорусы (*Ligophorus*, *Ancyrocephalidae*) — паразиты кефалей (*Mugilidae*). На жабрах кефалей обитают строго специфичные к ним моногеней (рис. 5) рода *Ligophorus* Euzet & Suriano, 1977 (*Ancyrocephalidae*), который сейчас насчитывает более 30 видов (Euzet & Suriano, 1977; Zhang et al., 2003; Dmitrieva et al., 2007, наши данные).

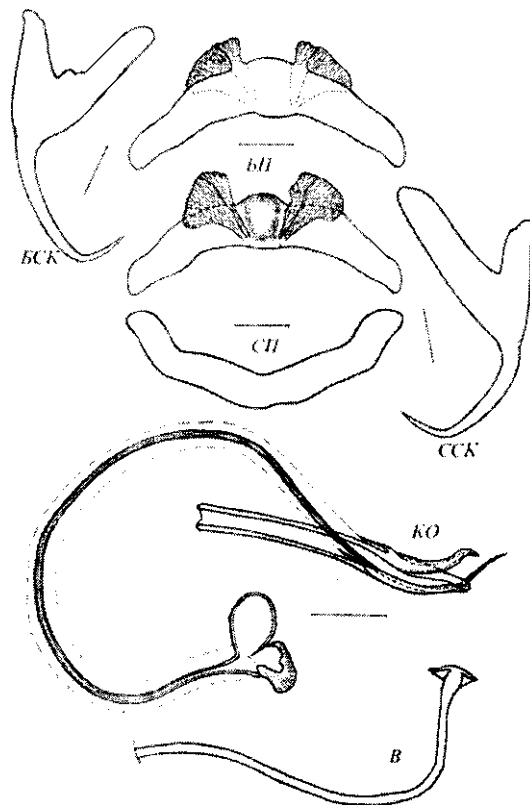


Рис. 5. *Ligophorus gussevi* Miroshnichenko et Maltsev, 2004 с *Liza haematocheilus* (оригинал)

Fig. 5. *Ligophorus gussevi* Miroshnichenko et Maltsev, 2004 from *Liza haematocheilus* (original)

Общепринятым является мнение об узкой и строгой специфичности этих моногеней, число видов которых на одном хозяине не превышает 3-4 (Euzet & Suriano, 1977; Mariniello et al., 2004; и др.). В морских водах Приморья, в эстуариях и реже в пресных водах рек встречаются два вида кефалей: лобан *Mugil cephalus* и пиленгас *Liza haematocheilus*. Согласно электронной базе данных Британского музея естественной истории, мировая фауна лигофорусов на космополите лобане и автохтоне пиленгасе насчитывает соответственно 8 и 5 видов лигофорусов, два из которых являются общими для этих двух хозяев. Кроме того, в последнее время описаны еще три вида лигофорусов с дальневосточного лобана (Rubtsova et al., 2007). В то же время наш сугубо предварительный анализ сборов разных коллекторов, и в том числе собственных оригинальных материалов по лигофорусам с кефалей Дальнего Востока за 2006 г., позволяет увеличить этот список и для лобана и для пиленгаса, обитающих на Дальнем Востоке, до 7 видов для каждого хозяина.

Псеудодактилогриды (*Pseudodactylogyridae*) с "японских" рыб

По молекулярным данным семейство *Pseudodactylogyridae* Le Brun et al., 1986 является сестринской группой по отношению к:

- морским анцироцефалидам (Justine et al., 2002);
- кладе пресноводные дактилогриды + морские анцироцефалиды (Simkova et al., 2003);
- пресноводным *Dactylogyridae* (s.s.) sensu Bychowsky et Nagibina, 1978 (Simkova et al., 2006).

В настоящее время семейство объединяет два рода — *Pseudodactylogyrus* Gussev, 1965, два вида которого паразитируют на трех видах проходных угрей (*Anguilla*), а один на эстуарном золотистом бычке *Acanthogobius flavimanus**, и род *Pseudodactylogyroides* Ogawa, 1986, один вид которого известен с прибрежной рыбы *Apogon semilineatus* (Ogawa, Egusa, 1976; Ogawa, 1984; Ogawa et al., 1985; Ogawa, 1986). Согласно данным А.В. Гусева (1985), два "угревых" вида псеудодактилогирисов были обнаружены на европейском *A. anguilla*, японском *A. japonica* угрях и угре *A. reinhardtii* из Австралии. Таким образом, в водах Японии на трех весьма далеких друг от друга в систематическом отношении видах рыб обитают три вида из двух близкородственных родов одного семейства моногеней.

Анцилодискоидиды (Ancylo-discodidae) сомообразных (Siluriformes) Дальнего Востока

Представители семейства Ancylo-discodidae sensu Lim, Timofeeva et Gibson, 2001 (подотряд Dactylogyridinea Voeger, Kritsky, 1993) в основном приурочены к сомообразным (Gussev, 1976; Гусев, 1978, 1985; Lim et al., 2001). Анцилодискоидиды, так же как и анцироцефалиды, отличаются от представителей дактилогирид наличием в диске не одной, а двух пар срединных крючьев (рис. 6), морфология которых, однако, резко различна в этих четырехкрючковых семействах. Таким образом, имеет место параллельная, сопряженная эволюция трех семейств моногеней (дактилогириды, анцироцефалиды и анцилодискоидиды) и трех систематических группировок (надотрядов) рыб. Достоверные "переходы" анцилодискоидид на окунеобразных и карпообразных, как и данные о паразитировании анцироцефалид и дактилогирид на сомообразных, в литературе отсутствуют.

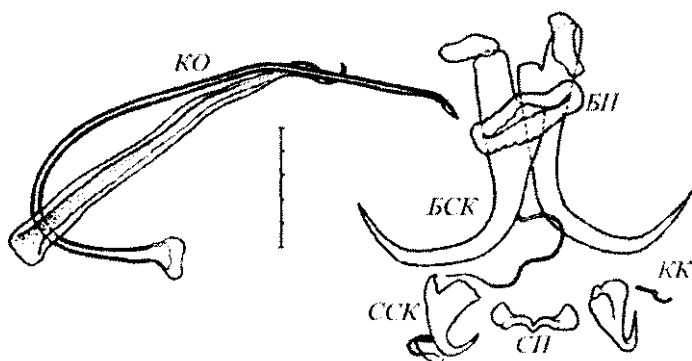


Рис. 6. *Thaparocleidus asoti* (Yamaguti, 1937) (Гусев, 1985, рис. 356)

Fig. 6. *Thaparocleidus asoti* (Yamaguti, 1937) (Гусев, 1985, fig. 356)

В бассейне Амура широко распространены два вида сомов (Siluridae: *Silurus soldatovi* и *Parasilurus asotus*) и три вида косаток (Bagridae). На амурском соме обнаружено 8 видов анцилодискоидид, а на соме Солдатова — более 20 видов, относящихся к этому семейству моногеней (Гусев, Герасев, 1982; Гусев, 1985; Lim et al., 2001), из которых только в Амуре встречаются 17 видов! В противоположность этому феномену на трех видах косаток из Амура обитает в среднем "всего" по два вида анцилодискоидид (Гусев, 1985).

Тетраонхины (Tetraonchinea) дальневосточных рыб

Рассмотрим некоторые особенности систематического положения и распространения по хозяевам 4 родов подотряда Tetraonchinea Voeger et Kritsky, 1993.

* Один из соавторов (К. Огава) планирует изучить материалы по роду *Leptonchides* Chen, 1987 и *Dactylogyrus bialatus* Wu et al., 1988, а также "дактилогирисам" с эстуарных китайских бычков сем. Gobiidae на предмет отнесения всех их к роду *Pseudodactylogyrus*.

Б.Е. Быховский (1957) помещал *Bothitrema bothi* (McCallum, 1916; Price, 1936), паразита Pleuronectiformes (Bothidae), в ранге нового семейства в им же обоснованный отряд Tetraonchidea. При кладистическом моделировании филогенеза класса моногеней на основе морфологических признаков (Boeger & Kritsky, 1993) сем. Bothitrematidae попало в отряд Gygodactylidea Burchowsky, 1937, в котором в основном объединяются живородящие моногеней, распространенные на большинстве континентов и в морских водах.

Однако по молекулярным данным род *Bothitrema* родственен (Justine et al., 2002) роду *Anoplodiscus* (с морских рыб сем. Sparidae из Средиземного моря и морей, омывающих Австралию и Японские острова) и роду *Sundanonchus* (с Channidae из Малайзии). В то же время два последних рода сближаются (Simkova et al., 2003, 2006) с *Tetraonchus monenteron*, который паразитирует на щуках (сем. Esocidae); другие роды и виды семейства Tetraonchidae паразитируют на рыбах сем. Thymallidae, Coregonidae, Salmonidae.

Сейчас эти 4 рода моногеней (*Bothitrema*, *Anoplodiscus*, *Sundanonchus* и *Tetraonchus*), в ранге семейств, объединяются в подотряд Tetraonchinea Boeger et Kritsky, 1993 из отряда Dactylogyridea, т.е. семейство Bothitrematidae осталось в том же таксоне, который приобрел, однако, ранг подотряда. Обращает на себя внимание паразитирование представителей этих 4 родов моногеней на систематически далеких группировках морских и пресноводных рыб. Но эти роды паразитов весьма близки по одному из рибосомальных генов, а у представителей пресноводных родов *Tetraonchus* и *Sundanonchus* имеется определенное морфологическое сходство (Gerasev, 2001b).

Ботитрема (*Bothitrema*, Bothitrematidae) на подкаменщиках (*Cottidae*)

Bothitrema cotti Ermolenko et Lukjantschenko, 1988 (сем. Bothitrematidae Burchowsky, 1957) (рис. 7) паразитирует на жабрах и плавниках пестроногих подкаменщиков (*Cottus* spp.) в реках Единка и Фроловка на севере Приморского края*. Два других вида этого рода являются паразитами морских камбал (Pleuronectiformes: Bothidae).

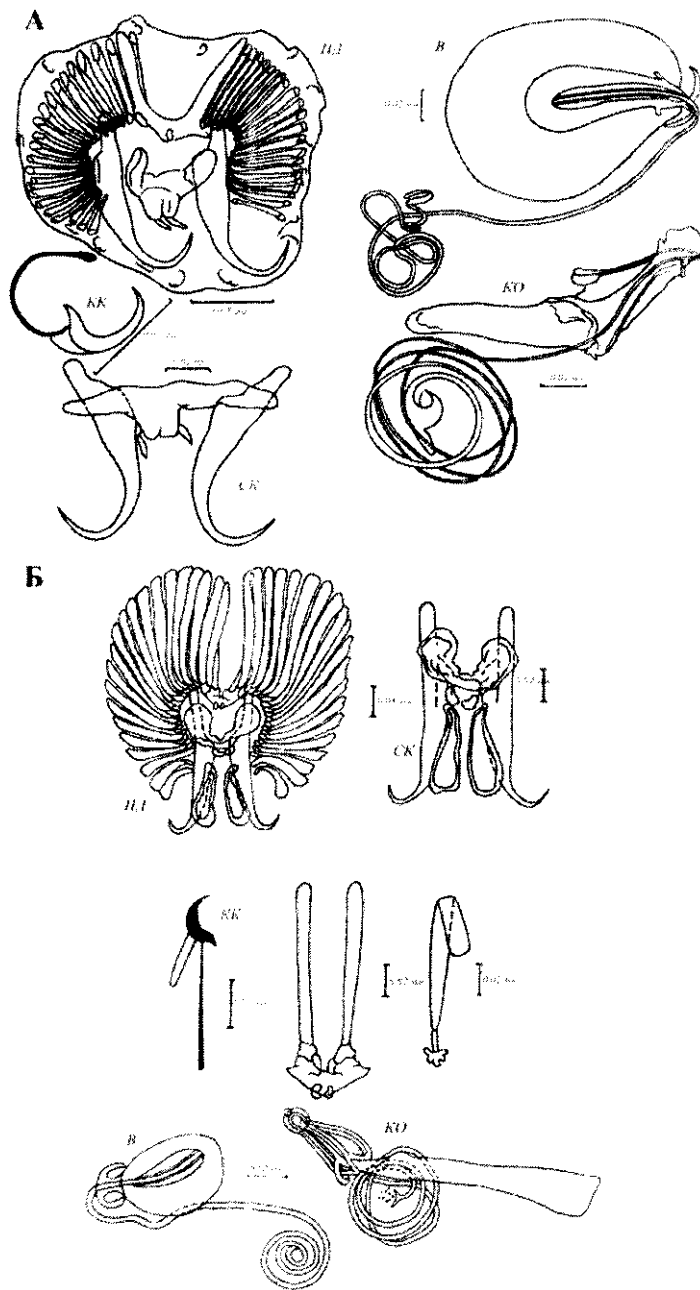
Тетраонхиды (*Tetraonchidae*) на пресноводных щук и лососевидных (*Protacanthopterygii*)

Кладограмма сем. Tetraonchidae, построенная по морфологическим признакам (Герасев, 2004), распадается на три паттерна. Первый включает два вида (*Tetraonchus monenteron* (рис. 8, А) и *T. borealis*) с щук и хариусов, причем *T. monenteron* отмечен во всей Голарктике на трех видах щук, а *T. borealis* встречается на многих видах, подвидах и "морфах" хариусов, показывая при этом незначительную вариабельность, описанную в качестве "форм" (Гусев, Пугачев, 1985).

Вторая клада объединяет 4 вида с сигов (*"Tetraonchus" grumosus* с *Coregonus autumnalis*, *Coregonus nasus*; *"Tetraonchus" variabilis* с *Coregonus cylindricus*), гольцов (*"Tetraonchus" alaskensis* (рис. 8, Б) с *Salvelinus alpinus*, *S. malma*, *S. leucomaensis*) и форелей (*"Tetraonchus" alaskensis* с *Salmo mykiss* и *"T." gussevi* с *Salmo trutta* (Болгария)).

Третий паттерн представляет собой букет видов из 14 представителей рода *Salmonchus* (рис. 8, В), обитающих на таймене (*Hucho taimen*), двух видах лен-

* Описание этого вида разными исследователями (Ермоленко, Лукьянченко, 1988; Буторина, Михайлов, 1998) сильно различаются по зарисовке и размерам всех признаков, используемых при характеристике этого вида. О возможных причинах этого предполагается сообщить в третьей публикации этой серии.



ков (*Brachymystax*) и молоди двух видов дальневосточных лососей (*Oncorhynchus*). И именно представители рода *Salmonchus* широко представлены в Приморье, где они характеризуются бурной видовой дивергенцией.

Рис. 7. *Bothitrema cotti*: А — по А.В. Ермоленко, Т.И. Лукьянченко (1988); Б — по Т.Е. Буториной и А.В. Михайлову (1998)

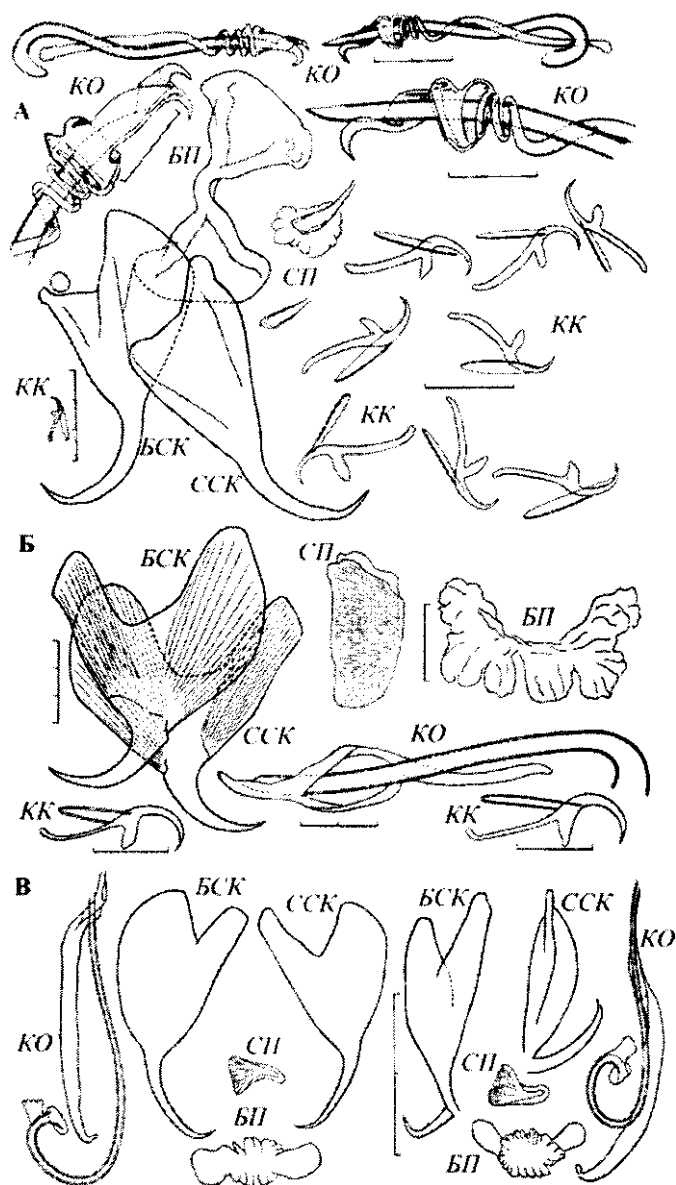
Fig. 7. *Bothitrema cotti*: А — by: Ermolenko et Luk'jnenko (Ермоленко, Лукьянченко, 1988); Б — by: Butorina et Mikhajlov (Буторина, Михайлов, 1998)

Заключение

Рассмотренные 12 групп моногеней, паразитирующих на рыбах юга Дальнего Востока и Японского моря характеризуются обитанием на хозяевах, типичных для них, но ушедших в другую среду обитания — *Dactylogyrus pseudaspis* на *Tribolodon* spp. Для значительной их части показательно взрывообразное видообразование на типичных для них хозяевах — *Dactylogyrus* spp. на *Hemibarbus* и *Saurogobio*; *Ligophorus* spp. на Mugilidae; Ancylo-discoididae на Siluriformes; Tetraonchidae на пресноводных лососях — или наличие букетов видов морских по происхождению моногеней на "нетипичных" для них пресноводных хозяевах — *Ancyrocephalus* (s.l.) spp. на *Hemibarbus* и *Squalidus*. Реже отмечено активное видообразование моногеней на нетипичных хозяевах, обитающих в нетипичной для этих паразитов морской среде — *Dactylogyrus* spp. на *Lateolabrax japonicus*. Оказалось неожиданным обнаружение *Bothitrema* spp. на пресноводных пестро-

Рис. 8. Моногенеи сем. Tetraonchidae: А — *Tetraonchus monenteron* (Wagener, 1857) (Гусев, 1985, рис. 391); Б — "*Tetraonchus* s.l." *alaskensis* Price, 1937 (Гусев, 1985, рис. 397); В — *Salmonchus huchonis* (Bauer, 1948) (Гусев, 1985, рис. 404)

Fig. 8. Monogeneans of fam. Tetraonchidae: А — *Tetraonchus monenteron* (Wagener, 1857) (Gussev, 1985, fig. 391); Б — "*Tetraonchus* s.l." *alaskensis* Price, 1937 (Gussev, 1985, fig. 397); В — *Salmonchus huchonis* (Bauer, 1948) (Гусев, 1985, fig. 404)



ногих подкаменщиках. Представители двух родов сем. Pseudodactylogyridae встречаются на весьма далеких систематически, но обладающих сходной экологией трех родах рыб. Для последующего сравнительного анализа были привлечены группы червей с "нетипичных" для них хозяев: пресноводные *Dactylogyrus* spp. с пресноводных окунеобразных и эвригалинных бычков: *Ancyrocephalus* (s.l.) spp., имеющие морское происхождение, с пресноводных вьюновых. В будущем авторами планируется провести анализ этих примеров необычной встречаемости и видообразования моногеней на рыбах юга Дальнего Востока.

Авторы признательны Российскому фонду фундаментальных исследований (РФФИ) за финансовую поддержку проведения исследований по сопряженной эволюции тетраонхид и их хозяев (грант РФФИ № 02-04-48581), дактилогиридей и пескарей (грант РФФИ № 04-04-49785), а также лигофорусов и кефалей (грант № 06-04-48236а). Мы благодарны Генеральному директору ФГУП "ТИНРО-центр" д-ру техн. наук Л.Н. Бочарову, заместителю генерального директора д-ру биол. наук С.Е. Позднякову, зав. лабораторией ресурсов континентальных водоемов и рыб эстуарных систем канд.

биол. наук *Е.И. Барабанщикову* за организационную поддержку экспедиции 2006 г. по сбору материалов в пресноводных водоемах Дальнего Востока и в Японском море (грант РФФИ № 06-04-63074к) и помощь в организации экспедиции в Приморье в 2007 г. Авторы признательны зав. сектором паразитологии ФГУП "ТИНРО-центр" канд. биол. наук *Л.С. Швецову* и канд. биол. наук *А.В. Ермоленко (БПИ ДВО РАН)* за предоставление для просмотра препаратов лигофорусов, изготовленных из червей, собранных ими в разные годы.

Мы также глубоко благодарны *А.В. Ермоленко* за ряд ценных замечаний, использованных нами при подготовке рукописи к печати.

Список литературы

Богуцкая Н.Г. Морфологические основы системы карповых рыб подсемейства ельцовых (Leuciscinae, Cyprinidae). Сообщение 2 // *Вопр. ихтиол.* — 1990. — Т. 30, вып. 6. — С. 920-933.

Богуцкая Н.Г. Объем и морфологические особенности подсемейства Leuciscinae карповых рыб (Cyprinidae) // *Тр. ЗИН АН СССР.* — 1988. — Т. 181. — С. 96-113.

Богуцкая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. — 389 с.

Богуцкая Н.Г., Насека А.М. Пресноводные рыбы России. Электронный ресурс. — 2002. <http://www.zin.ru/Animalia/Pisces>.

Буторина Т.Е., Михайлов А.В. О новых находках *Bothitrema cotti* (Tetraonchidae: Bothitrematidae) на пестроногих подкаменщиках в Приморье // *Паразитология.* — 1998. — Т. 22, вып. 2. — С. 188-192.

Быховский Б.Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. — М.: Л.: Наука, 1957. — 502 с.

Быховский Б.Е., Нагибина Л.Ф. К ревизии Ancyroccephalinae Burchowsky, 1937 (Monogeneida) // *Паразитол. сб.* — 1978. — Т. 28. — С. 5-15.

Герасев П.И. Дактилогириды (Dactylogiridae: Monogenea) с нетипичным числом срединных крючьев, их происхождение и филогенетическое значение. Оригинальные данные // *Паразитология.* — 2001. — Т. 35, вып. 6. — С. 545-551.

Герасев П.И. Дактилогириды (Monogenea: Dactylogiridae) с нетипичным числом срединных крючьев, их происхождение и филогенетическое значение. Литературные данные // *Паразитология.* — 2002. — Т. 36, вып. 2. — С. 146-157.

Герасев П.И. К феномену сопряженной эволюции дактилогирусов (*Dactylogyrus*; Monogenea) и карповых рыб (Cyprinidae) // *Материалы 2-й Межрегион. науч. конф.* — Новосибирск, 2005. — С. 40-42.

Герасев П.И. Мышечные системы прикрепительных дисков и механизм прикрепления некоторых дактилогирусов (Monogenea, Dactylogiridae) // *Паразитол. сб.* — 1981. — Т. 30. — С. 190-205.

Герасев П.И. Принципы ревизии рода *Dactylogyrus* // *Зоол. журн.* — 1990а. — Т. 69, № 7. — С. 17-24.

Герасев П.И. Систематическое значение способа и места прикрепления дактилогирид (Monogenea) // *Паразитология.* — 1990б. — Т. 24, вып. 5. — С. 361-368.

Герасев П.И. Типы дополнительной пластинки дактилогирусов (Monogenea), ее функциональное и систематическое значение // *Паразитология.* — 1991. — Т. 25, вып. 3. — С. 219-227.

Герасев П.И. Типы копулятивного органа и срединных крючьев у дактилогирусов (Monogenea), их филогенез и систематическое значение // *Паразитол. сб.* — 1989а. — Т. 35. — С. 174-193.

Герасев П.И. Основные мышцы срединных крючьев амуро-китайских дактилогирусов // *Паразитологические исследования.* — Владивосток, 1989б. — С. 39-45.

Герасев П.И. Фауна моногеней (Monogenea; Platyhelminthes) пескарей (Goboininae, Cyprinidae). 1. Состав, структура и особенности распространения // *В печати, а.*

Герасев П.И. Фауна моногеней (Monogenea; Platyhelminthes) пескарей (Goboininae, Cyprinidae). 2. Особенности сопряженной эволюции // *В печати, б.*

Герасев П.И. Филогенетический анализ семейства Tetraonchidae (Platyhelminthes: Monogenea) // *Паразитология.* — 2004. — Т. 38, № 5. — С. 426-436.

- Герасев П.И., Насека А.М.** Моногенеи (Monogenea) пескарей (Gobioninae, Cyprinidae, Pisces) // Фауна, биология, морфология и систематика паразитов: Материалы Междунар. науч. конф. — Москва, 2006. — С. 86-88.
- Герасев П.И., Тимофеева Т.А.** Мировая фауна семейства Dactylogyridae (Monogenea). Палеарктика // Паразитология. — 1997. — Т. 31, вып. 4. — С. 364-372.
- Герасев П.И., Тимофеева Т.А., Пугачев О.Н.** Мировая фауна семейства Dactylogyridae (Monogenea). Африка // Паразитология. — 1996. — Т. 30, вып. 2. — С. 149-152.
- Гусев А.В.** Monogenoidea пресноводных рыб. Принципы систематики, анализ мировой фауны и ее эволюция // Паразитол. сб. — 1978. — Т. 28. — С. 98-198.
- Гусев А.В.** Моногенетические сосальщики рыб системы реки Амур // Тр. ЗИН АН СССР. — 1955. — Т. 19. — С. 171-398.
- Гусев А.В.** Отряд Dactylogyridea // Определитель пресноводных паразитов рыб фауны СССР / под ред. О. Н. Бауера. — Л.: Наука, 1985. — Т. 2. — С. 15-251.
- Гусев А.В., Герасев П.И.** Новый вид моногеней амурского сома // Паразиты и паразитозы человека и животных. — Киев: Наук. думка, 1982. — С. 103-105.
- Гусев А.В., Пугачев О.Н.** Отряд Tetraonchidea // Определитель пресноводных паразитов рыб фауны СССР / под ред. О.Н. Бауера. — Л.: Наука, 1985. — Т. 2. — С. 253-268.
- Ермоленко А.В., Лукьянченко Т.И.** Новый вид моногеней *Bothitrema cotti* sp. n. (Tetraonchidae, Bothitrematidae) // Паразитология. — 1988. — Т. 22, вып. 1. — С. 84-86.
- Колпаков Н.В., Герасев П.И., Пугачев О.Н.** Моногенеи (Monogenea; Platyhelminthes), как зеркало истории биогеографических регионов: распространение дактилогоридей (Dactylogyridea) на рыбах юга Дальнего Востока. I. Введение // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 150. — С. 238-249.
- Крыжановский С.Г.** Система семейства карповых рыб (Cyprinidae) // Зоол. журн. — 1947. — Т. 26, вып. 1. — С. 53-64.
- Крыжановский С.Г.** Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinoidei и Siluroidei) // Тр. Ин-та морфол. животн. АН СССР. — 1949. — Вып. 1. — С. 5-332.
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В.** Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 3. — Л.: Наука, 1969.— 479 с.
- Насека А.М.** Сравнительно-морфологические основы системы карповых рыб подсемейства пескаревых (Gobioninae, Cyprinidae) мировой фауны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — СПб.: ЗИН АН СССР, 1998. — 18 с.
- Vanarecu P.** A critical update checklist of Gobioninae (Pisces, Cyprinidae) // Travaux Du Museum D'histoire Naturelle "Grigore Antipa". — 1992. — Vol. 32. — P. 303-330.
- Boeger W.A., Kritsky D.C.** Phylogenetic relationships of the Monogenoidea // Interrelations of the Platyhelminthes. — L., 2001. — P. 92-102.
- Boeger W.A., Kritsky D.C.** Phylogeny and a revised classification of the Monogenoidea Burchowsky, 1937 (Platyhelminthes) // System. Parasitol. — 1993. — Vol. 26. — P. 1-32.
- Cunha C., Mesquita N., Dowling T.E. et al.** Phylogenetic relationships of Eurasian and American cyprinids using cytochrome *b* sequences // J. Fish. Biol. — 2002. — Vol. 61. — P. 929-944.
- Dmitrieva E.V., Gerasev P.I. and Pron'kina N.V.** *Ligophorus llewellyni* n. sp. (Monogenea: Ancyrocephalidae) from the redlip mullet *Liza haematocheilus* (Timminck & Schlegel) introduced into the Black Sea from the Far East // Syst. Parasitol. — 2007. — Vol. 67. — P. 51-64.
- Euzet L. & Suriano D.M.** *Ligophorus* n. g. (Monogenea, Ancyrocephalidae) parasite des Mugilidae (Teleosteans) en Mediterranee // Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle. Serie 3, Zoologie. — 1977. — Vol. 472. — P. 799-821.
- Gerasev P.** About the homology of pin-like structures, marginal hooks and vestiges of the anchors in the haptor of dactylogyrids (Monogenea) // 4th Inter. Sympos. on Monogenea: Program abstracts. — Brisbane, Australia, 2001a. — P. 32.
- Gerasev P.I.** The discovery of *Sundanonchus tomanorum* Kritsky & Lim, 1995 and some comments on the limits and structure of the order Dactylogyridea (Monogenea) // 4th Inter. Sympos. on Monogenea: Program abstracts. — Brisbane, Australia, 2001b. — P. 114.
- Gibson D.I., Timofeeva T.A., Gerasev P.I.** A catalogue of the nominal species of the monogenean genus *Dactylogyrus* Diesing, 1850 and their host genera // Syst. Parasitol. — 1996. — Vol. 35. — P. 3-48.

- Gussev A.V.** Freshwater Indian Monogeneoidea. Principles of systematics, analysis of the world faunas and their evolution // *Ind. J. Helm.* — 1976. — Vol. 25-26. — P. 1-241.
- Hibino M., Ueda H., Tanaka M.** Feeding habits of Japanese temperate bass and copepod community in the Chikugo River estuary, Ariake Sea, Japan // *Jap. Soc. Sci. Fish.* — 1999. — Vol. 65, № 6. — P. 1062-1068.
- Justine J.-L., Lovelin R., Neifar L. et al.** Phylogenetic position of the Bothitrematidae and Neocalceostomatidae (Monopisthocotylean monogeneans) inferred from 28S rDNA sequences // *Сотр. Parasitol.* — 2002. — Vol. 69, № 1. — P. 20-25.
- Lim L.H.S., Timofeeva T.A., Gibson D.I.** Dactylogyridean monogeneans of the siluriform fishes of the Old World // *Syst. Parasitol.* — 2001. — Vol. 50. — P. 159-197.
- Liu L., Wang W.** Monogenea of Chinese marine fishes. 13. Two new species of the genus *Dactylogyrus* Diesing, 1850 and a new record in China // *J. South Chin. Norm. Univ (Nat. Sci. Ed.)*. — 2001. — № 4, pt. 94. — P. 108-111.
- Mariniello L., Ortis M., D'Amelio S. & Petrarca V.** Morphometric variability between and within species of *Ligophorus* Euzet & Suriano, 1977 (Monogenea: Ancyrocephalidae) in the Mediterranean Sea // *Syst. Parasitol.* — 2004. — Vol. 57. — P. 183-190.
- Ogawa K.** *Pseudodactylogyroides* gen. n. (Monogenea: Ancyrocephalidae, Pseudodactylogyrinae subfam. n.), with a redescription of *P. apogonis* (Yamaguti, 1940) comb. n. // *Zool. Sci.* — 1986. — Vol. 3, № 1. — P. 181-185.
- Ogawa K.** *Pseudodactylogyrus haze* sp. nov., a gill monogenean from the Japanese goby, *Acantogobius flavimanus* // *Jap. J. Parasitol.* — 1984. — Vol. 33, № 5. — P. 403-405.
- Ogawa K., Chung H.-Y., Kou G.-H., Imada R.** On the validity of an eel monogenean *Pseudodactylogyrus microrchis* Ogawa et Egusa, 1976 // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* — 1985. — Vol. 51, № 3. — P. 381-385.
- Ogawa K., Egusa S.** Studies on eel pseudodactylogyrosis — I. Morphology and classification of three eel dactylogyrids with a proposal of a new species, *Pseudodactylogyrus microrchis* // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* — 1976. — Vol. 42, № 4. — P. 395-404.
- Rubtsova N.Yu., Balbuena J.A., Sarabeev V.L.** Three new species of *Ligophorus* (Monogenea: Dactylogyridae) on the gills of *Mugil cephalus* (Teleostei: Mugilidae) from the Japan Sea // *J. Parasitol.* — 2007. — Vol. 93, № 4. — P. 772-780.
- Secor D.H., Ohta T., Nakayama K., Tanaka M.** Use of otolith microanalysis to determine estuarine migrations of Japanese sea bass *Lateolabrax japonicus* distributed in Ariake Sea // *Fish. Sci.* — 1998. — Vol. 64, № 5. — P. 740-743.
- Simkova A., Matejusova I., Cunningham C.O.** A molecular phylogeny of the Dactylogyridae sensu Kritsky & Boeger (1989) (Monogenea) based on the D1-D3 domains of large subunit *rDNA* // *Parasitol.* — 2006. — Vol. 133. — P. 43-53.
- Simkova A., Plaisance L., Matejusova I. et al.** Phylogenetic relationships of the Dactylogyridae Bychowsky, 1933 (Monogenea: Dactylogyridea): need for the systematic revision of the Ancyrocephalinae Bychowsky, 1937 // *Syst. Parasitol.* — 2003. — Vol. 54. — P. 1-11.
- Timofeeva T.A., Gerasev P.I., Gibson D.I.** A catalogue of the nominal species of the monogeneans family Dactylogyridae Bychowsky, 1933 (excluding *Dactylogyrus* Diesing, 1850) // *Syst. Parasitol.* — 1997. — Vol. 38. — P. 153-158.
- Yang J., He S^M, Freyhof J. et al.** The phylogenetic relationships of the Gobioninae (Teleostei: Cyprinidae) inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene sequences // *Hydrobiologia.* — 2006. — Vol. 553. — P. 255-266.
- Zhang J., Yang T., Liu L., Ding X.** A list of monogeneans from Chinese marine fishes // *Syst. Parasitol.* — 2003. — Vol. 54. — P. 111-130.

Поступила в редакцию 21.12.07 г.