

УДК 576.895.122

## МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ МОНОГЕНЕЙ (PLATHELMINTHES, MONOGENEA) НА ПРИМЕРЕ ПАРАЗИТОВ КЕФАЛЕЙ (MUGILIDAE)

© 2010 г. П. И. Герасев<sup>1</sup>, Е. В. Дмитриева<sup>2</sup>, О. Н. Пугачев<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034, Россия

<sup>2</sup> Институт биологии южных морей НАН Украины, Севастополь 99011, Украина  
e-mail: gerasev\_vermes@zin.ru

Поступила в редакцию 08.02.2008 г.

После переработки 00.00.2009 г.

Рассмотрены некоторые особенности и предложены новые методы сбора и изготовления тотальных препаратов из представителей класса моногеней. Обсуждены недостатки описания новых видов, их диагностики, изучения фенотипической изменчивости и т.д. у ряда групп моногеней, связанные с качеством препаратов. Критически проанализированы новые термины, используемые для обозначения отдельных структур прикрепительного диска представителей отряда Dactylogyridea. На основе литературных данных и прижизненных оригинальных наблюдений описаны и проанализированы особенности функциональной морфологии: вентральной пластинки прикрепительного диска представителей рода *Ligophorus*; копулятивного органа; связки краевых крючков. Показана неприемлемость использования в качестве таксономических критериев степени выдвинутости (эрекции) трубки копулятивного органа по отношению к его поддерживающей части, признания различий в строении двух сторон вентральной пластинки в качестве ее двух "морф"; и т.п. Предложена принципиально новая схема промеров срединного крючка дактилогирей, основанная на морфо-функциональном подходе.

Представители класса моногеней (Monogenea, Plathelminthes) — широко распространенные паразиты жабр, поверхности тела (реже внутренних полостей) обычно рыб, иногда других водных позвоночных животных (Быховский, 1957).

По мнению Комба (Combes, 1988, p. 6), "... пришло время, когда моногенеи изучаются не только сами по себе, но и как модели для решения проблем паразитологии и биологии в целом. То, что они имеют короткий жизненный цикл, высокую продуктивность, узкую специфичность, большое видовое разнообразие, широкий спектр мест обитания и диет и изучаются специалистами в течение длительного времени, делает моногеней превосходными кандидатами на эту роль". Именно эти особенности моногеней позволяют использовать их как модельные объекты для изучения видообразования паразитов и становления их специфичности (Герасев и др., 2007; Пронькина и др., 2007), как зеркало истории филогеографии рыб отдельных регионов (Колпаков и др., 2007; Герасев и др., 2008; Gerasev et al., 2007).

Моногенеи являются, в основном, эктопаразитами, и поэтому их сбор представляется относительно более легким, чем поиски эндопаразитов. Эти черви имеют простой жизненный цикл, включающий яйцо, плавающую личинку и взрослую особь, или они живородящи, в связи с чем перед исследователем не стоит задача расшифровки их жизненного цикла. Их систематика основана

на относительно просто организованных структурах — на строении органов прикрепления и половой системы.

Практическое значение моногеней заключается в их способности вызывать эпизоотии при искусственном рыборазведении (Бауер и др., 1981), когда экстремальная и неестественно высокая плотность популяции рыб; плохая аэрация и загрязнение водоема; несбалансированное искусственное питание; ослабленность посадочного материала и другие причины "вынуждают" моногеней выступать в качестве регуляторов численности их хозяев. Кроме того, моногенеи при попадании на несвойственных им хозяев могут приводить к резкому сокращению численности нового для них вида или популяции рыб. Классическими примерами подобных взаимоотношений является попадание *Nitzschia sturionis* на аральского шипа (*Acipenser nudiiventris*) (Bauer et al., 2002) и *Gyrodactylus salaris* на лосося (*Salmo salar*) с побережья Норвегии (Bakke et al., 1992; Johnsen, Jensen, 1992 и др.).

Таким образом, неискушенному исследователю может показаться, что моногенеи не только благодатные, но и весьма доступные для сбора и понимания биологические объекты.

Однако, как пишет Гусев (1983, с. 14, 42): "Моногенеи — одна из наиболее трудных для сбора и исследования групп паразитов рыб и самая большая по видовому разнообразию (до 10—15 видов

на одном виде рыб). При современном бурном росте потока научной информации большое значение приобретает упорядочение терминологии и борьба с тенденцией к неоправданному дублированию уже имеющихся терминов или введению новых".

#### Особенности сбора моногеней и изготовления из них препаратов

На жабрах, поверхности тела и в ротовой полости рыб и даже в мочевом пузыре амфибий достаточно просто увидеть и снять препарировальными иглами крупных (от одного до десятков миллиметров длиной) моногеней с клапанами на диске (*Mazocraeidea*), червей с блюдцеобразным диском в виде присоски (*Monocotylidea*, *Capssalidea*) или паразитов с присосками на диске (*Polystomatidea*). Для последующей окраски и монтировки в тотальные препараты они должны быть зафиксированы под покровным стеклом в уплотненном виде (часто под легким прессом). Специалисты по каждой из этих групп моногеней предлагают много методов их окраски, часть спектра которых указана в работе Критского и Феннесси (*Kritsky, Fennessi, 1999*). У червей с клапанами, например, широко распространенных в пресных водах представителей семейства *Diplozoidae*, рекомендуется отрезать прикрепительный диск и изготавливать из него отдельные глицерин-желатиновые препараты (*Хотеновский, 1974*). Только при таких условиях возможно корректное определение этих материалов до вида. Помещение в балзам несплюснутых моногеней делало невозможным их определение часто до рода.

Методы изготовления препаратов из мелких моногеней отряда *Dactylogyridea*, наряду с руководством Гусева (*1983*), рассмотрены в начальных статьях обширной серии публикаций известного американского исследователя моногеней Делане Критски (*Kritsky et al., 1986, 1987, и др.*).

Особняком стоит работа Сайто Ямагути (*Yamaguti, 1965*), который предложил фиксировать дактилогиридей жидкостью Шаудина как простейших, а окрашивать железным гематоксилином Гейденгайна как срезы (с дифференцировкой насыщенным раствором пикриновой кислоты). В начале 80-х г. мы испытали эту методику. Она позволяет исследовать не только строение окрашенных мягких тканей моногеней, но даже и окрашенные мышцы прикрепительного диска!

Окраска без расплывания мелких дактилогиридей квасцовым кармином приводит к отрицательным результатам. К сожалению, даже в типовой коллекции Британского Музея Естественной Истории (Лондон) находятся окрашенные препараты дактилогиридей (№ BMNH 2003.8.4.13-14), предо-

ставленные в музей авторами вида и этикетированные как *Ligophorus pilengas* Sarabeev et Balbuena 2004, но определение которых до вида невозможно.

Несоблюдение этих правил и определение "по хозяину" приводит к образованию так называемых *complex species*. По литературным данным (*Мирошниченко, 2008*), на всех видах кефалей Черного моря регистрируется вид "*Microcotyle mugilis*", представители которого, по нашим данным, с разных хозяев различаются числом и строением клапанов и которые являются, как минимум, тремя видами (*Williams, 1991; Jianyin, Tingbao, 2001*) другого рода — *Soloslamenides* (*S. pseudomugilis, S. mugilis и S. platyorchis*). А с другой стороны, на разных видах карповых рыб было описано много видов рода *Paradiplozoon*, большинство из них обладает различиями в размерах клапанов, но по молекулярно-генетическим данным (*Matejusova et al., 2002*) ряд из них можно рассматривать в качестве синонимов.

На жабрах и коже рыб обитают многочисленные (до нескольких сотен червей на одной рыбе), мелкие (в среднем 500—700 мкм) дактилогиридеи (*Dactylogyridea*) и гиродактилидеи (*Gyrodactylidea*). В то же время, при поиске этих червей нужно учитывать особенности их сезонной встречаемости. Так, общеизвестно, что гиродактилюсы холодолюбивы и летом малочисленны (*Шульман, 1977; Malmberg, 1973; Kirby, 1981*). Хотя для некоторых видов этого обширного рода показано два пика численности (*Дмитриева, 1997*) в июне и октябре при 18°C<sup>1</sup>. Пресноводные дискокотилидеи и дактилогиридеи дают 1—3 пика численности в течение гидробиологического лета или года (*Gerasev, Starovoitov, 1991*), число которых зависит от суммы "градусо-дней". Размножение морских дактилогиридей, например представителей рода *Ligophorus*, тесно сопряжено с биологией их хозяев кефалей. Кроме того, эти мелкие моногеней могут насчитывать до десятка видов (*Гусев, 1985; Эргенс, 1985*) на одном виде и даже на одной особи рыбы. Учитывая вышесказанное, сбор и изготовление препаратов, диагностика и описание новых видов у этих моногеней представляют значительные трудности для начинающих исследователей (*Дмитриева и др., 2007*).

Гусев (*1983*) рекомендовал изготавливать из низших, мелких моногеней препараты с использова-

<sup>1</sup> Простой и оригинальный способ сбора морских гиродактилюсов без умерщвления и вскрытия рыб продемонстрирован соавтору этой статьи (*Е.В. Дмитриевой*) Д-ром Паоло Мереллой (*Д-ро Paolo Merella, Dipartimento di Biologia Animale, Universita di Sassari, via Vienna 2, 07100 Sassari, Italy*) при совместном изучении моногеней Тирренского моря осенью 2008 г. на о-ве Сардиния. Рыба помещается в конический сосуд с пресной водой и хорошо там ополаскивается. Через 15—20 мин. верхний слой воды сливается, а из осадка на дне легко собираются абсолютно живые гиродактилюсы, которые открепилась от хозяина в пресной воде.

нием глицерин-желатина или пикрата аммония<sup>2</sup>. При применении глицерин желатиновой методики необходимо сильно давить на покровное стекло, расплющивая червей "в дым", но иногда при этом ломаются хитиноидные прикрепительные образования (крючья и пластинки диска) и структуры половой системы (копулятивный орган и выстилка вагины). При подведении пикрата аммония под покровное стекло это давление осуществляет само покровное стекло за счет атмосферного столба и в большей степени отсасывания жидкости, в свою очередь, прижимающий покровное стекло. Эти препараты более качественные, чем глицерин-желатиновые но, как правило, недолговечны.

Для получения наилучшего результата мы рекомендуем полностью высушивать каплю воды, в которой находятся черви. Причем, если это морской паразит, то лучше его поместить в каплю пресной воды, чтобы кристаллы соли в последующем не мешали просмотру. После высыхания черви уплощаются до относительно тонкого слоя, который трудно достичь при давлении на них, и при этом они сохраняют свою целостность. Также можно слегка подогреть препарат на спиртовке для умерщвления червей, т.к. живым червям при уменьшении капли свойственно "сбиваться" в кучу, которая при высыхании образует бугорок. Черви, умерщвленные легким подогреванием, перед высыханием легко раскладываются исследователем на предметном стекле в нужном ему порядке, например по размеру, в ряды и т.п. Затем после высыхания их заливают глицерин-желатином и покрывают покровным стеклом<sup>3</sup>. В результате применения этой методики при использовании фазово-контрастного устройства можно изучать не только склеротинизированные (хи-

тиноидные) структуры, но и внутренние органы червей, представленные мягкими тканями, такие как протоки желез, мышцы прикрепительного диска и т.п. Важно, что при этом эти органы сохраняют свои размеры и относительные пропорции, т.к. черви были помещены в препарат без оказываемого на них давления.

#### **Особенности диагностики некоторых групп моногеней, связанные со спецификой их биологии**

Живородящие гиродактилидеи характеризуются чередованием полового и бесполого поколений (Kearn, 1994; Cable, Harris, 2002; Dmitrieva, 2003; и др.). Поэтому для исследования их биологии принципиально важным является подсчет на препаратах в теле этих червей числа эмбрионов, которые располагаются один в другом по принципу китайских коробочек или русских матрешек. А для анализа стадий жизненного цикла гиродактилюсов (половой или бесполой) имеет значение определение наличия или отсутствия у них мужского полового органа — цирруса, увидеть который не так-то просто на плохих препаратах. Показано, что увеличение численности гиродактилюсов на одной особи хозяина происходит за счет бесполого размножения червей. А "переходы" на другие экземпляры рыб осуществляют гиродактилюсы с циррусами, т.е. особи способные к половому размножению (Dmitrieva, 2003). Определение стадии жизненного цикла гиродактилид имеет определенное теоретическое и несомненно практическое значение при массовых эпизоотиях гиродактилид, вызванных, например видом *Gyrodactylus salaris*. Необходимо также учитывать, согласно данным многочисленных исследований (например, Dmitrieva, Dimitrov, 2002), что для гиродактилид характерна внутривидовая изменчивость.

Для дактилогирид была показана значительная метрическая изменчивость хитиноидных структур, связанная с размерами хозяев, на которых они паразитируют (Гусев, Кулёмина, 1971, 1971а; Герасев, 1981). При определении этих моногеней, важнее учитывать качественные черты (пропорции) признака, чем их размерные характеристики.

#### **Особенности диагностики некоторых групп моногеней, связанные с качеством препаратов**

Гусев (1983, с. 25) пишет, что "форма большинства хитиноидных структур может выявляться только у сильно придавленных особей, когда эти структуры видны строго в профиль. Только в таком положении они должны зарисовываться и измеряться" (*разрядка Гусева* — Авторы). Низкое качество препаратов может являться первопричиной некачественных описаний, неправильной

<sup>2</sup> Использование для этих целей винилового спирта, жидкости Фора-Берлези и других сред со временем приводит к полной утрате (растворению, затемнению и т.п.) типового материала, с чем мы, к сожалению, неоднократно сталкивались в средиземноморских школах по изучению моногеней, при наших просьбах изучить эти препараты, использованные в ряде публикаций (например, Euzel, Suriano, 1977; Mariniello et al., 2004).

Использование замороженного материала "при экологических исследованиях паразитов рыб" (Рубцова, Сарабеев, 2007, с. 181 — 183), а именно кефалей и, в частности, моногеней, при наличии формалина, применяемого давно и широко, выглядит неоправданным и избыточным. Да и сами авторы объясняют "разрушение гельминтов... замораживанием" (там же, с. 182) и считают "не желательным, по нашим наблюдениям, использование материала после замораживания для исследований систематического характера" (там же, с. 183). Тогда остается непонятным — как можно проводить "экологические исследования" при невозможности определения объектов до вида? Показательной в этом отношении является неудачная попытка описания лигофорусов с замороженных эндемичных кефалей вида *Oedalechilus labeo*, отловленных у берегов Черногории (персональные сообщения д-ра Б. Радуйковича и проф. Л. Юзе).

диагностики видов, надуманных теоретических построений и т.д.

Одним из основных диагностических признаков гиродактилид (Эргенс, 1985, рис. 413) является форма собственно тела краевого крючка (размером в среднем 5—7 мкм), приступать к зарисовке которого без качественных препаратов бессмысленно. Все краевые крючья одной особи гиродактилид априори имеют одинаковую форму. Они, как это видно на препаратах, закладываются одновременно из одного пула онхобластов и формируются с одинаковой скоростью, приобретая абсолютно одинаковую форму. В то же время, Мальмберг (Malmberg, 1970), лично изучивший 85 видов гиродактилюсов, указывает, что при изготовлении препаратов практически невозможно добиться расположения всех краевых крючьев у одной особи в профиль. На препаратах, изготовленных из целых червей, как правило, пригодны для исследования только несколько краевых крючьев. На препаратах из плохо раздавленных червей краевые крючья изучать вообще невозможно.

Исследование всех краевых крючьев одной особи гиродактилюса, большая часть которых расположены не в профиль, а анфас, привело к описанию их фенотипической изменчивости, при которой буквально каждый краевой крючок может характеризоваться отдельным феном, и как следствие к предположению о возможной синонимизации нескольких видов гиродактилюсов (Соколов, 2000; Ройтман, Соколов, 2000). Так эти авторы пишут: "В ходе исследования разнообразия гиродактилюсов нами установлено, что пластичность признаков... приводит к появлению особей, сочетающих в себе морфологические черты, в отдельности характерные для того или иного видового таксона" (Соколов, 2000, с. 7). «У одной особи паразита могут присутствовать крючки различной конфигурации. Так, у одного из индивидуумов отмечены крючки "л" и "н" (обозначения "морф" — Авторы), у двух других, соответственно, "с, п, о" и "р, п". И далее: "Форма срединных крючьев пластична еще в большей степени, нежели таковая краевого крючка" (Ройтман, Соколов, 2000, с. 149). Так как срединных крючьев в диске гиродактилюсов всего два, то, судя по всему, авторы, открывшие это "явление", считают, что первый из них соответствует одному виду, а второй — другому<sup>4</sup>.

С другой стороны, Мальмберг (Malmberg, 1970) показал, что краевые крючья, расположен-

<sup>4</sup> Паразительно, но в этом случае совершенно забывается то, что закладка и полное развитие до взрослых размеров как краевых, так и срединных крючьев происходит в матке материнского организма. Априори условия для всех них одинаковы, а значит должна быть и однообразная норма реакции на действие единой внешней среды, и для фенотипической или паратипической (Яблоков, Юсупов, 1989, с. 113) изменчивости просто нет физических оснований.

ные по заднему краю прикрепительного диска, несколько крупнее передних. По нашим данным, они значимо отличаются по длине рукоятки примерно на 1 мкм. Поэтому для экологических исследований можно порекомендовать использовать промеры краевых крючьев, расположенных одинаково на прикрепительном диске у сравниваемых особей гиродактилид.

Укажем, что все 16 краевых крючьев гиродактилюсов наиболее качественно (идеально) просматриваются на препарате, изготовленном из прикрепительного диска, отрезанного у живого червя с помощью двух препарировальных игл (вытянутых и сплюснутых) под большим увеличением бинокля. У мертвых особей это сделать значительно труднее, т.к. червь крошится, обе части тела приклеиваются к иглам и т.п. Данная процедура сложна и требует приобретения определенных навыков, но необходима, например, для получения ваучерных препаратов прикрепительных дисков, когда остальная часть тела червя направляется на молекулярно-генетический анализ.

Низкое качество препаратов (как один из возможных факторов) привело к тому, что с пиленгаса, акклиматизированного в Азовском море, был описан (Мирошниченко, Мальцев, 1998) и, более того, по нашей настоятельной просьбе зарисован (!), так называемый "*Gyrodactylus anguillae* Ergens 1960", который таковым, однако, не является ни по одному из признаков. По нашим оригинальным сборам, это несомненно новый вид (Герасев и др., 2006), который мы, следуя духу Международного Кодекса Зоологической Номенклатуры (2000), не стали описывать, оставляя это право за его первооткрывателями. Тем более что под нашим давлением было высказано мнение (Мирошниченко, Мальцев, 1998, с. 122), что "возможно, это новый вид, который мы пока воздерживаемся выделять". Позже (Мальцев 2002, с. 60) выяснилось, что: "на жабрах молоди пиленгаса на нерестилищах паразитирует не *G. anguillae*, а новый вид. Готовится его описание". К сожалению, описания этого вида нет и по сей день. И, наконец, Мирошниченко (2008, с. 94) также признает, что на пиленгасе в Азовском море обитает новый вид гиродактилюса, который он обозначает как *Gyrodactylus* sp. Более того, он ставит этот вид старшим синонимом по отношению к *Gyrodactylus anguillae* Ergens 1960, что является номенклатурным нонсенсом.

При диагностике представителей отряда Dactylogyridea обычно значительные трудности представляет обнаружение мелких различий в строении копулятивного органа или вагинального вооружения. Так классическими стали сложности в определении двух весьма близких видов дактилогирисов — *Dactylogyris nanus* Dogiel et Burchowsky 1934 и *D. nanoides* Gussev 1966, различающихся, в частности, деталями строения вагины. Увидеть эти различия на некачественных препаратах невозможно.

Весьма показательным является пример описания вида *Ligophorus gussevi* Miroshnichenko et Maltsev 2004 (junior synonym — *L. pilengas* Sarabeev et Balbuena 2004) с дальневосточного пиленгаса, акклиматизированного в Азово-Черноморском бассейне. Практически одновременно две группы паразитологов описали один и тот же вид, который, однако, в их материалах оказался смесью двух видов. Мы предположили (Dmitrieva et al., 2007, p. 63), что *L. pilengas* Sarabeev et Balbuena 2004 является "смесью" этого вида и *L. llewellyni* Dmitrieva, Gerasev et Pron'kina 2007, и это полностью подтвердилось при изучении голотипа и паратипа, хранящихся в Британском Музее Естественной Истории (Лондон). Тот же самый факт (смесь двух видов вместо одного) установлен нами для синтипов *L. gussevi* Miroshnichenko et Maltsev 2004, хранящихся в Таврическом Государственном Университете (Симферополь). Эти виды различаются строением поддерживающей части копулятивного органа (Dmitrieva et al., 2007).

И совсем уж удивительной оказалась синонимизация *L. pilengas* и *L. gussevi* без переисследования препаратов; при достоверной разнице в размерах, имеющейся в их описаниях, сделанных, однако, практически на одном и том же материале; и т.д., и именно, в пользу вида *L. pilengas* (Balbuena et al., 2006), описанного в заграничном журнале.

Однако в последнем примере допускается (Maltsev, Miroshnichenko, 2007), что черви, относимые к виду *L. llewellyni*, являются плохо раздавленными особями вида *L. gussevi*. Но при этом *L. llewellyni* встречаются среди *L. gussevi* на препаратах у трех групп (что это — системная ошибка?) исследователей (Мирошниченко, Мальцев, 2004; Sarabeev, Balbuena, 2004; Dmitrieva et al., 2007), и в нашем случае часто все черви на одном препарате относятся к виду *L. llewellyni*. Кроме того, если эта разница есть результат разной степени давления на препарат, то тогда должны наблюдаться какие-то промежуточные формы строения поддерживающей части копулятивного органа, что никогда не имеет места<sup>5</sup>.

<sup>5</sup> В дополнение к этому заметим, что недавно были описаны (без указания места хранения голотипов) три вида лигофорусов с дальневосточного лобана (Rubtsova et al., 2007). Но по нашим материалам, собранным также в Приморье (Dmitrieva et al., 2007a), на дальневосточном лобане обнаружено, как минимум, шесть новых видов лигофорусов. А также укажем на описание *Ligophorus mediterraneus* Sarabeev, Balbuena et Euzet 2005 без опубликования оригинальных промеров его морфологических признаков, с использованием только литературных (Euzet, Suriano, 1977; Mariniello et al., 2004) данных, которые основаны на утраченных препаратах червей и при недостатке точных отличий этого вида от других. Рисунок первоописания *L. mediterraneus* отличается от фотографии этого вида и оба они не соответствуют внешнему виду голотипа.

"Недодавленность" препаратов приводит к такому расположению срединных крючьев, например у лигофорусов, когда острие крючка направлено "от" наблюдателя или "к" нему, т.е. крючок лежит в не профиль, не в плоскости, перпендикулярной оси наблюдения, а анфас. Такой крючок не должен быть использован для промеров. В противном случае это приводит к тому, что, например, при описании видов рода *Ligophorus* вариабельность угла между острием и стрижнем срединного крючка может составлять у *L. mediterraneus* 12° (в среднем 79° с размахом изменчивости 72°-84°); у *L. cephalis* 21° (87.1 ± 5.5 [74°-95°]); а у *L. chabaudi* и того больше - 26° (89° + 8.9 [76°-102°]) (Sarabeev et al., 2005; Rubtsova et al., 2006). Данные вариации ранее никогда и никем не были отмечены для срединных крючьев ни дактилогридей, ни гиродактилид (см.; Гусев, 1985, рис. 8; Эргенс, 1985, рис. 414). Наоборот, этот угол постоянен, закладывается на ранних стадиях морфогенеза и является видовой характеристикой. Это было многократно доказано Быховским (1957, рис. 141, 142, 149) при изучении морфогенеза срединных крючьев у моногеней.

Таким образом, для успешной видовой идентификации мелких гиродактилид и дактилогридей необходимо иметь препараты, изготовленные из хорошо раздавленных червей, и использовать увеличение микроскопа не менее 1500<sup>x</sup> (с применением фазово-контрастного устройства или оптики Номарского).

#### Особенности терминологии отдельных структур прикрепительного диска моногеней

Для правильного описания таксономических признаков низших моногеней (хитиноидных структур прикрепительного диска и половой системы) необходимо использовать терминологию, обоснованную Гусевым (1983, 1985).

При описании новых видов рода *Ligophorus* для промеров вентральных крючьев, т.е. направленных на вентральную сторону прикрепительного диска, их "общая длина" обозначается как "дорсо-апикальная" (Sarabeev, Balbuena, 2004; Sarabeev et al., 2005), что неправомерно в связи с их вентральной ориентировкой. Гусевым (1983, с. 29) было предложено обозначать две длины срединного крючка как "внутренняя" и "наружная" длина. При этом отпадает необходимость обозначать их терминами, связанными с ориентацией крючка по сторонам тела. Для наименования наружного отростка ("root") срединных крючьев лигофорусов этими авторами используется термин "shaft", уже давно закрепленный за стержнем этого же крючка (Гусев, 1983). А для внутреннего отростка применяется новый термин "guard" (Sarabeev et al., 2005; Rubtsova et al., 2006). Одновременно термин "shaft" используется и для обозна-

чения стержня, и тогда получается абракадабра типа: "The angle between the point (острие) and shaft (*стержень? или наружный отросток!* — Авторы) of anchors was measured from drawings" (Rubtsova et al., 2006, p. 488). Все это совершенно неоправданно и приводит к путанице в понимании строения крючка<sup>6</sup>.

Краевые крючья в англоязычной литературе обычно именуется как "marginal hooks" или короче — "marginals". Однако в последнее время они стали обозначаться как "uncinuli". Понимание того, что имеют в виду авторы (Sarabeev et al., 2005; Rubtsova et al., 2006; Rubtsova et al., 2007) в данном случае, в связи с отсутствием у них рисунка всех структур диска, на котором были обозначены наименования таковых, вызывает значительные трудности и этот признак "вычисляется" методом исключения его из всех остальных примеров.

#### **Особенности диагностики некоторых моногеней, связанные с функциональной морфологией их отдельных органов**

Исключительно важное значение для систематики моногеней имеет прижизненное изучение функциональной морфологии ряда их систем органов. На препаратах, где черви мертвы и бездвигаются в результате сильного давления (для расположения хитиноидных структур строго в профиль), это сделать невозможно и расположение отдельных частей, например, копулятивного органа является артефактным.

Гусев (1983) неоднократно и настойчиво рекомендует "помимо зарисовки хитиноидных образований, живой материал (*необходимо* — Авторы) использовать для получения данных об анатомическом строении, о форме органов, ходе протоков, желез, мышечных пучков" (с. 27). "Функционирование хитиноидных образований и их мускулатуры лучше всего наблюдать у постепенно придавливаемых покровных стеклом живых червей, начиная от почти свободно движущихся. (Производство всех таких наблюдений — трудоемкий процесс, требующий навыков в расшивке деталей анатомического строения паразитов, наличия значительного числа червей и времени)" (*сборки Гусева* Авторы) (там же, с. 27). "При сборе паразитов... при проведении любых экспериментов с моногенями (*исследователи должны* — Авторы) накапливать наблюдения по их биологии: движению, посадке, микролокализации, по морфологии и поведению..." (там же, с. 34). Но здесь же он замечает, что "при сборе и

обработке материалов по мелким моногеням, прижизненном изучении морфологии червей успех часто достигается не сразу. Но он приходит к каждому, кто терпеливо и настойчиво приобретает навыки..." (там же, с. 36—37).

Рассмотрим несколько примеров изучения моногеней без привлечений методически чрезвычайно важных в этих случаях данных, получение которых возможно только на живом материале.

Вентральная пластинка прикрепительного диска лигофорусов, связывающая мышцами пару вентральных срединных крючьев в единую систему, имеет разное строение вентральной и дорсальной сторон (рис. 1). Этот факт был отмечен еще Быховским (1949). Такое строение определяется ее расположением в диске, ее функциональным значением для прикрепления червей к жабрам кефалей и связано с особенностями прикрепления к ней различных пучков мышц. Если начать изучение с вентральной стороны тела, то здесь хорошо просматриваются "передние отростки", направленные (согласно обозначению) к переднему концу тела (рис. 1а, 1в, 1д). С дорсальной стороны этой пластинки к "передним отросткам" крепятся (под углом к ее продольной оси с разворотом в стороны от центра тела) "крыловидные пластинки". От них отходят мышцы, связывающие эту пластинку с внутренними отростками вентральных срединных крючьев. На дорсальной стороне вентральной пластинки между "крыловидными пластинками" имеется "центральный бугорок". Он вступает в сочленение (упирается) с дорсальной пластинкой, объединяя обе пластинки и две пары срединных крючьев в единую прикрепительную систему. При сокращении вышеуказанных мышц вентральная пара срединных крючьев вонзается остриями, направленными навстречу друг другу (закрепление защемлением, по: Герасев, 1990). А дорсальная пара крючьев, наоборот — с разворотом острий в разные стороны (распорное заякоривание). Такие взаимоотношения срединных крючьев характерны для всех четырехкрючковых дактилогиридидей, исследованных в этом отношении (Герасев, 1998).

Незнание этих морфо-функциональных особенностей в строении вентральной пластинки лигофорусов, особенностей мышечных систем и функционирования дисков у четырехкрючковых дактилогиридидей привело к описанию разных ее сторон в качестве двух "морф". "Ventral bar massive, with 2 membranous anterior medial processes. In 13 of 31 specimens (42%), ventral bar with non-membranous median process between membranous processes. Morphology of median process highly variable, ranging from small to massive" (Sarabeev, Balbuena, 2004, p. 223). Ими было предложено внести этот факт ("In *L. pilengas* n. sp. we observed variability in the morphology of the ventral bar, concerning mostly the occurrence and shape of a medial process",

<sup>6</sup> Однако справедливости ради укажем, что в последней публикации (Rubtsova et al., 2007, fig. 1) эти авторы без комментариев обозначают на срединных крючьях один единственный признак, а именно стержень, как "shaft".



Рис. 1. Вид брюшной пластинки представителей рода *Ligophorus* с разных сторон тела: а, б — *L. gussevi* с пиленгаса (*Liza haematochielus*); в, г — *L. mediterraneus* с лобана (*Mugil cephalus*); д, е — *L. cephalis* с *M. cephalus*; оба хозяина из Черного моря; а, в, д — вид с брюшной; б, г, е — вид со спинной стороны тела.

там же, с. 227) в дифференциальный диагноз рода *Ligophorus* ("suggests that the following feature should be considered in a revised generic diagnosis", там же, с. 227).

В последней публикации с описаниями лигофорусов (Rubsova et al., 2007) указывается, что "центральный бугорок" может простирается или не продолжаться до верхнего края "крыловидных пластинок". Однако, во-первых, определение именно этого факта весьма затруднительно (смотри рис. 1б, 1г, 1е), а во-вторых, если длина веерообразных пластинок равна высоте центрального бугорка, то не будут ли они мешать сочленению пластинок с помощью центрального бугорка?

Отсутствие наблюдений за прикреплением мелких моногеней между респираторными складками жабр и общих представлений о структуре диска дактилогиридей в целом в сочетании с низким качеством препаратов иногда приводит к неожиданным результатам.

У подавляющего большинства представителей семейства Dactylogyridae s.s. краевые крючья, в связи с наличием в диске только одной пары срединных крючьев, в первые часы обитания личинки на поверхности тела рыб формируют рукоятки. Более того, у половозрелых червей, обитающих на жабрах, разные пары краевых крючьев имеют разные размеры (Герасев, 1990).

У четырехкрючковых дактилогиридей (Ancyroccephalidae, Ancylo-discoididae, Tetraonchidae и др.) краевые крючья в постличиночный период в подавляющем большинстве случаев не растут и сохраняют эмбриональный вид (Герасев, 1990, 2001, 2002). По нашим наблюдениям у многих близких видов этих моногеней размеры всех 7 пар краевых крючьев обычно одинаковы и, более того, они часто равны у всех видов одного малочисленного рода. Это связано с тем, что их адаптивное значение для закрепления на жабрах взрослого червя минимально по сравнению с двумя парами относительно огромных срединных крючьев, вонзающихся в прилегающие друг к другу, противополо-

женные респираторные складки (жаберные лепестки II порядка) (сравни: Герасев, 1990, рис. 2а, 2б; Герасев, 1998, рис. 1А; Герасев, 2001, рис. 1А, 1Г; Герасев, 2002, рис. 1В, 1Е).

В связи с вышесказанным было неожиданно увидеть достоверную разницу в размерах краевых крючьев, например, у одного и того же вида *Ligophorus gussevi* (jun. syn. *L. pilengas*) (Мирошниченко, Мальцев, 2004; Sarabeev, Balbuena, 2004; Balbuena et al., 2006). А также описания краевых крючьев различной формы и размеров у разных видов рода *Ligophorus* (Sarabeev et al., 2005; Rubtsova et al., 2007). Более того, например, для трех видов лигофорусов приводятся средние размеры их краевых крючьев: 13.6 (с размахом изменчивости 12.8-14.5); 13.0 (11-14) и 13.2 (12.5-15) мкм (Rubtsova et al., 2007). Однако общеизвестно, что ошибкой измерения является половина деления измерительной шкалы, которая при максимально возможном увеличении светового микроскопа (2000<sup>x</sup>) равна 0.5 мкм и поэтому эти средние просто неприменимы.

Отсутствие опыта в изучении хитиновых структур копулятивного органа низших многоклеточных на препаратах, отсутствие наблюдений за их функционированием у живых червей и элементарное незнание литературы приводят к еще более удивительным открытиям.

При описании четырех видов лигофорусов (*Ligophorus cephalis*, *L. domnichi*, *L. pacificus* и *L. cheleus*) сказано: "Penis enters membranous funnel-like mouth (or opening) at distal end of accessory piece" (Rubtsova et al., 2006, p. 488; Rubtsova et al., 2007, p. 773, 776), и в каждом случае в "Ремарках" вновь подчеркивается, что у них "a penis entering at the distal end of accessory piece of the male copulatory complex". Таким образом, по мнению этих авторов, трубка копулятивного органа всегда входит в "дымоходообразные уста" (очевидно, замкнутые в виде кольца) именно дистального конца поддерживающей части копулятивного органа. Однако эти отношения являются артефактными. У нераздавленных червей трубка копулятивного органа не входит, а является вложенной в начало поддерживающего аппарата, в его проксимальную часть, которая имеет строение не трубки, а желоба (рис. 2а, 2б). При копуляции она движется не в замкнутой трубе ("дымохода"), а по желобу поддерживающей части. При давлении на копулятивный орган, при изготовлении препаратов трубка может "выпадать" из этого желоба (рис. 2а, 2б). Если бы трубка проходила через замкнутую полость поддерживающей части, то при давлении на червя, как бы этот канал ни ломался, трубка никогда бы не выпадала из него и не подходила бы ни к центральной, ни даже к дистальной части поддерживающего аппарата. Здесь же заметим, что нам неизвестна поддерживающая

часть копулятивного органа низших многоклеточных, организованная в виде трубки.

От начала, от проксимального конца поддерживающей части копулятивного органа (иногда от его середины или отростков дистальной части) начинается мышечный чехол, облегающий трубку органа и прикрепляющийся к ее начальному ампулообразному расширению (см. рисунки Euzet, Suriano, 1977; а также рис. 2з). Сокращение этого мышечного чехла приводит к перемещению поддерживающей части к началу трубки и выдвигению таковой из тела червя (рис. 2в, 2г). Следует отметить, что и желобообразная форма поддерживающей части, и принцип функционирования копулятивного органа лигофорусов описаны много лет назад (Llewellyn, Anderson, 1984).

Недопустимым является использование для диагностики видов рода *Ligophorus* и всех представителей отряда Dactylogyridea представлений о жестком, неподвижном соединении поддерживающей части копулятивного органа с его трубкой (Sarabeev, Balbuena, 2004; Sarabeev et al., 2005; Рубцова и др., 2006; Rubtsova et al., 2006; Rubtsova et al., 2007). При описании *Ligophorus pilengas* и *L. mediterraneus* говорилось, что "accessory piece supports distal end of penis" (Sarabeev, Balbuena, 2004, p. 225; Sarabeev et al., 2005, p. 1445). С чем трудно не согласиться — ведь без копуляции трубка копулятивного органа втянута в тело червя, и поддерживающий аппарат облегает дистальную часть трубки.

В связи с принципиальным непониманием структуры копулятивного органа лигофорусов и незнанием вышеуказанной публикации (Llewellyn, Anderson, 1984) эти авторы (Рубцова и др., 2006) в качестве видового признака предлагают использовать степень "выдвинутости" и "закрученности" свободного конца трубки копулятивного органа по отношению к его поддерживающей части. "Для диагностики видов рода *Ligophorus* ... рекомендуем уделять особое внимание следующим признакам: 2) толщина и форма пениса (С-образная или образующая виток); 4) положение входа пениса во вспомогательный аппарат мужской половой системы (дистальное или проксимальное)" (там же, с. 252). Т.е. предлагается использовать в качестве видовых признаков степень эрекции копулятивного органа, степень отдаленности от начала трубки ее поддерживающей части, что у живого червя связано с процессом копуляции, а на препарате зависит от давления на этот орган исследователем. Совершенно очевидно, что без копуляции дистальный конец трубки копулятивного органа всегда находится внутри тела и не выдвигается через его поддерживающую часть. А без давления на червя трубка, окруженная мышечным чехлом, входит в проксимальную часть желоба поддерживающего аппарата. Все эти отношения на препарате трубки копулятивного органа и поддерживающей части, а





Рис. 2. Копулятивный орган представителей рода *Ligophorus* с различным расположением трубки по отношению к ее поддерживающей части: а, б — *L. cephalis*; в, г — *L. meditenaneus*, оба вида с *Mugil cephalus* из Черного моря: а, в — трубка не выдвинута из тела червя, поддерживающая часть расположена у конца трубки; б, г — эректированное состояние копулятивного органа.

также изгибы и длина свободного конца трубки являются следствием давления исследователем на покровное стекло, и не более того (рис. 2).

Также необходимо указать на незнание некоторыми авторами (Rubsova et al., 2006, 2007) особенностей функциональной морфологии связки краевых крючьев дактилогиридей. Ранее (Герасев, 1981, рис. 14, 20; стр. 196, 199) по гистологическим срезам были описаны мышцы краевого крючка, в том числе и этой связки, а на живом материале описаны ее перемещения по острию краевого крючка. Впервые эти исследователи обратили внимание на связку краевого крючка при описании *Ligophorus cephalis* Rubtsova, Balbuena, Sarabeev, Blasco-Costa et Euzet 2006. "Filament loop of sickle loops at about shaft midpoint (Fig. 1D)" (Rubtsova et al., 2006; p. 488). И далее они пишут, что у "*Ligophorus chabaudi* the filament loop of

uncinuli is level with the distal quarter of the shaft. In *L. pilengas*. by contrast, the filament loop of the uncinuli loops at about the midpoint of the shaft" (Rubtsova et al., 2006; p. 488). Т.е. эти два вида различаются расположением связки краевого крючка на его острие. В последующих работах различное расположение этой связки у разных видов (Rubsova et al., 2007) широко используется как видовой признак. Однако нами (Герасев, 1981, с. 199) было показано следующее: «Связки краевых крючьев способны к перемещению... Наиболее интересным представляется скольжение связки вдоль лезвия крючка. При максимальном выдвигении крючка из диска связка надвигается на конец острия и крючок замирает в выдвинутом положении (возникает впечатление, что краевой крючок удерживается в выдвинутом положении связкой). Возвращение крючка в исходное состояние про-



Рис. 3. Различная степень и конфигурация зарастания (а–е) шелевидного пространства между отростками вентральных срединных крючков у *Ligophorus gussevi* с пиленгаса *Liza haematochielus* из Черного моря.

исходит после "сползания" связки к рукоятке краевого крючка. Если же связка не занимает исходного положения, то крючок не может втянуться в прикрепительный диск».

Иногда для систематики дактилогиридей определенное значение приобретает знание процессов морфогенеза хитиноидных структур, которому пристальное внимание уделял Быховский (1957, с. 86–216). Так указывается (Maltsev, Migochnichenko, 2007), что черви вида *Ligophorus euzeti* Dmitrieva et Gerasev 1996 являются молодыми незрелыми особями какого-то другого вида лигофорусов. Во-первых, осталось неясным — какого другого вида? А, во-вторых, если это так, то нужно полагать, что в этом случае в процессе морфо-

генеза поддерживающей части копулятивного органа у зрелых червей мы имеем редукцию (упрощение) поддерживающего аппарата, потому что у этого вида она устроена по отношению к другим видам рода наиболее сложно. Такая редукция (у молодых червей поддерживающая часть сложная, а у зрелых упрощенная) беспрецедентна для низших моногеней.

#### Особенности промеров, используемых при диагностике моногеней

Проблемой для исследователей диагностики, систематики, выяснения родственных отношений, кластеризации видов и т.д. и т.п. дактилоги-

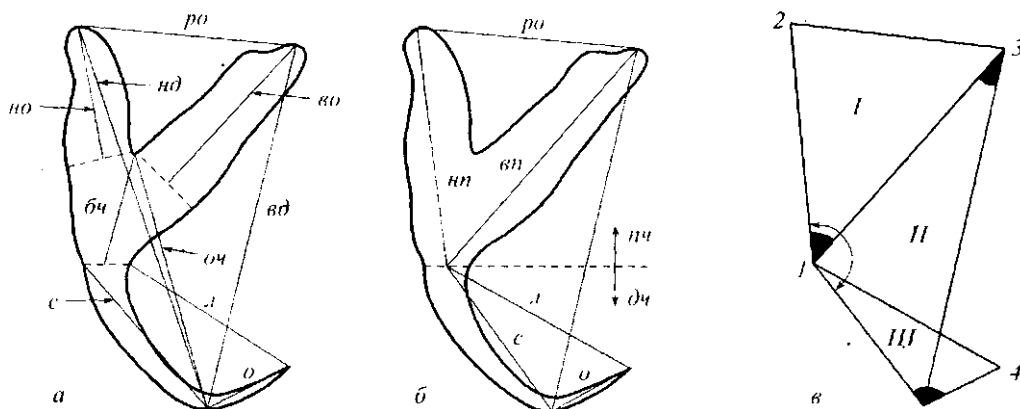


Рис. 4. Морфометрия срединного крючка дактилогиридей: а - отдельные части тела крючка и их промеры (по данным разных авторов); б - подразделение срединного крючка на проксимальную и дистальную части при использовании пяти точек как начала семи промеров (частично, по: Dmitrieva et al., 2007 с изменениями); в - три треугольника, образованные семью промерами, и четыре основных угла соотношения различных частей срединного крючка; бс - базальная часть, вд - внутренняя длина, во - внутренний отросток, вн - внутренняя длина проксимальной части, дс - дистальная часть, л - лезвие, нд - наружная длина, но - наружный отросток, nn - наружная длина проксимальной части, о - острие, оч - основная часть, пч - проксимальная часть, ро - расстояние между отростками, с - стержень, I-III - три треугольника, образованные семью промерами. 1-5 - точки, от которых ведутся промеры.

ридей является разнородность промеров, применяемых различными авторами при их описании. Это приводит, например, при описании лигофорусов, при их дискриминантном, кластерном и факторном анализе к трудно сравниваемым результатам, когда в одном кластере объединяются весьма далекие, с нашей точки зрения, виды (сравни: Mariniello et al., 2004; Sarabeev, Balbuena, 2004).

Анализ признаков, описывающих структуры прикрепительного диска и полового комплекса представителей рода *Ligophorus* показал, что некоторые признаки являются высоко скоррелированными (Dmitrieva et al., 2007). Методами многомерной статистики нами проанализированы все признаки с точки зрения их стабильности и вклада в дифференциацию видов. В развитие идей А.В. Гусева о корректном описании дактилогиридей и использовании промеров, отражающих функциональную морфологию их срединных крючков, предложена новая схема их промеров (Dmitrieva et al., 2007). Принципиально новым в ней является: (1) морфо-функциональный подход к обоснованию промеров крючка; (2) деление крючка на функционально различные проксимальную и дистальную части; (3) использование точки вращения крючка (при вонзании в ткани жабр хозяина или извлечения из них), как точки отсчета для большинства промеров этой структуры. Данный подход к анализу функциональной морфологии срединных крючков был обоснован Пугачевым (1988).

Корреляционный анализ всех промеров срединного крючка (Dmitrieva et al., 2007) и учет осо-

бенности его строения, например, довольно часто наблюдаемое зарастание щели между отростками (рис. 3), вынудили нас отказаться от промеров, берущих свое начало от точки отсчета, расположенной между отростками. Это - длина обоих отростков, длина базальной части и основной части крючка (рис. 4а).

Анализ мышечных аппаратов срединных крючков дактилогирисов (Герасев, 1977; 1981а; 1989) и наши натурные наблюдения по закреплению червей на предложенном им кусочке жаберной ткани позволяют считать, что точка вращения срединного крючка локализуется в районе между базальной частью и стержнем крючка. Глубина вонзания крючка в ткань жабр также ограничивается именно этим местом на теле срединного крючка (Герасев, 1977; 1981а). При этом срединный крючок подразделяется на две функционально различные части - дистальную и проксимальную. Первая из них отвечает за втыкание в соединительнотканную оболочку жабр, ее разрезание и вонзание (введение) в ткани жабр, а вторая - является рычажной системой, к которой крепятся основные мышцы, отвечающие за проникновение крючка в жабры и извлечение его оттуда.

Предлагаемая нами схема, предусматривает использование всего 7 промеров, объединенных в три треугольника (рис. 4б). При этом первый и второй, а также второй и третий треугольники имеют одну общую стороны. И все три треугольника образуют один общий угол (рис. 4в). Первый треугольник (№ I) описывает относительную площадь проксимальной части крючка, а его угол (2-1-3) расстояние между концами отростков.

к которым крепятся основные мышцы — антагонисты срединных крючьев, отвечающие за вонзание и извлечение срединного крючка. Второй треугольник (№ II) одной своей стороной (1—5) и углом 1—3 — 5 описывают длину стержня срединного крючка, т.е. глубину проникновения дистальной части крючка в ткани жабр. Третий треугольник (№ III) одной из своих сторон (4 — 5) определяет длину острия, отвечающего за протыкание ткани жабр, а его угол 1—5 — 4 показывает нам наклон острия к стержню (соотношение прокола и разрезания). Угол наклона (2—1—5) проксимальной к дистальной части срединного крючка важен для определения особенностей посадки (закрепления с помощью прикрепительного диска) червя на жабрах. Эти способы прикрепления могут включать, например, обхват (срединные крючья направлены навстречу друг другу), защемление (срединные крючья направлены навстречу одной гипертрофированно развитой паре краевых крючьев), распорное закоривание (срединные крючья вонзаются в ткань с разворотом в разные стороны) и т.д. (Герасев, 1990).

Эти три треугольника задают не только все основные линейные размеры, но и все углы наклона всех частей крючка. Тем самым эта совокупность 7 промеров и четырех углов крючка описывает его единственно возможные уникальные размеры и пропорции, его пространственную конфигурацию, характеризующую конкретный вид. Это очень важно при использовании методов многомерной статистики, таких как канонический дискриминантный анализ, метод главных компонент, множественная регрессия или кластерный анализ, где каждому образу крючка соответствует одна точка в системе координат. На некачественных препаратах эти промеры, и особенно углы, не будут соответствовать действительности, что затруднит дифференцировку видов и использование методов многомерной статистики.

Новая схема промеров важна для сравнения особенностей прикрепления разных видов дактилогририд, анализа их распределения по жабрам и процессов видообразования жаберных моногеней.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны действительному члену Международной комиссии по зоологической номенклатуре Изяславу Моисеевичу Кержнеру (1936—2008) за постоянное внимание к нашим работам и консультации по вопросам номенклатуры; Д-ру Дэвиду Гибсону (David Gibson) Главному Редактору журнала "Systematic Parasitology" за взвешенное и непредвзятое отношение к нашим работам с переописаниями представителей рода *Ligophorus*, публикуемых на страницах этого журнала; Элен Харрис (Eileen Harris) куратору коллекции паразитических червей в Британском Му-

зее Естественной Истории (BMNH) в Лондоне за быстрое и бесперебойное получение нами для переисследования всех препаратов лигофорусов, хранящихся в этом Музее.

Исследование поддержано РФФИ (06-04-48236 и 10-04-90403-Укр\_а).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бауер О.Н., Мусселиус В.А., Стрелков Ю.А., 1981. Болезни прудовых рыб. 2-е изд. М. Легкая и пищевая промышленность. 320 с.
- Быховский Б.Е., 1949. Моногенетические сосальщики некоторых рыб Ирана, собранные акад. Е.Н. Павловским // Труды ЗИН АН СССР Т. 8. С. 870-878. — 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.—Л.: Наука. 502 с.
- Герасев П.И., 1977. Механизм прикрепления *Dactylogyrus exletsus* и *D. achmerowi* // Паразитол. Т. 11. Вып. 6. С. 513—520. — 1981. Изменчивость хитинидных структур и ее адаптивное значение у *Dactylogyrus extetsus* (Monogenea, Dactylogyridae) // Там же. Т. 15. Вып. 3. С. 234-239. — 1981a. Мышечные системы прикрепительных дисков и механизм прикрепления некоторых дактилогирусов // Паразитологический сборник. Л.: Наука. Т. 30. С. 190-205. — 1989. Основные мышцы срединных крючьев амуро-китайских дактилогирусов (Monogenoidea) // Паразитологические исследования. Владивосток. С. 39—45. — 1990. Систематическое значение способа и места прикрепления дактилогирид (Monogenea) // Паразитол. Т. 24. Вып. 5. С. 361-368. — 1998. Семейство Tetraonchidae (Monogenea): структура и положение среди моногеней // Там же. Т. 32. Вып. 6. С. 545—551. — 2001. Дактилогириды (Dactylogyridae: Monogenea) с нетипичным числом срединных крючьев, их происхождение и филогенетическое значение. Оригинальные данные // Там же. Т. 35. Вып. 6. С. 545—551. — 2002. Дактилогириды (Monogenea: Dactylogyridae) с нетипичным числом срединных крючьев, их происхождение и филогенетическое значение. Литературные данные // Там же. Т. 36. Вып. 2. С. 146-157.
- Герасев П.И., Дмитриева Е.В., Огава К., Пугачев О.Н., Колпаков Я.В., 2008. Моногеней (Monogenea; Platyhelminthes) как зеркало истории биогеографических регионов: распространение дактилогиридей (Dactylogyridae) на рыбах юга Дальнего Востока. II. Факты // Известия ТИНРО. Т. 153. С. 318-334.
- Герасев П.И., Дмитриева Е.В., Пугачев О.Н., Пронькина Н.В., 2006. Моногеней (Monogenea) кефалей (Mugilidae, Pisces) // Фауна, биология, морфология и систематика паразитов: материалы междунар. науч. конф. (19—21 апр. 2006. Москва). С. 84—86.
- Герасев П.И., Пугачев О.Н., Дмитриева Е.В., Пронькина Н.В., 2007. Моногеней (Monogenea) как модельные объекты для исследования эволюции паразитов, филогеографии хозяев и становления специфичности // Материалы IV Всерос. школы по теоретической и морской паразитологии. Калининград, пос. Лесное. 21—26 мая 2007 г. С. 48—51.

- Гусев А.В., 1983. Методика сбора и обработки материала по моногенем, паразитирующим у рыб. Л.: Наука. 47 с. — 1985: Отряд Dactylogyndea // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука. Т. 2. С. 15–251.
- Гусев А.В., Кулемина И.В., 1971. Таксономические признаки некоторых моногеней с хозяев разных возрастов // Паразитол. Т. 5. Вып. 2. С. 162–171. — 1971а. Анализ изменчивости признаков, поведения и цикла развития моногеней в связи с возрастом хозяев // Там же. Т. 5. Вып. 4. С. 320–329.
- Дмитриева Е.В., 1997. Влияние температуры воды на численность популяции и микролокализацию *Gyrodactylus* sp. 2 Dmitrieva et Gerasev, 1977 (Monogeneoidea) от черноморской *Blennius sphinx* // Экология моря. Вып. 46. С. 35–43.
- Дмитриева Е.В., Пронькина И.В., Герасев П.И., Пугачев О.Н., 2007. Методы изучения моногеней (Monogenea) как инструменты познания их фауны, биологии и систематики // Материалы IV Всероссийской школы по теоретической и морской паразитологии. Калининград, пос. Лесное. 21–26 мая 2007 г. С. 61–64.
- Колпаков Н.В., Герасев П.И., Пугачев О.Н., 2007. Моногеней (Monogenea; Platyhelminthes) как зеркало истории биогеографических регионов: распространение дактилогиридей (Dactylogyndea) на рыбах юга Дальнего Востока. I. Введение // Известия ТИНРО. Т. 150. С. 238–249.
- Мальцев В.Н., 2002. К фауне гиродактилюсов (Monogenea: Gyrodactylidae) промысловых рыб Азовского моря // XII конф. Укр. наук. тов-ва паразитологов. Тез. докл. (Севастополь, 10–12 верес. 2002). Киев. С. 60–61.
- Международный Кодекс Зоологической Номенклатуры, 2000. Издание четвертое. Принят Международным союзом биологических наук. Изд.: Зоологический ин-т РАН. 221 с.
- Мирошниченко А.И., 2008. Моногеней // Каталог гельминтов позвоночных Украины. Ч. 2. Киев: Институт зоологии НАНУ. Украинское научное общество паразитологов. С. 62–137.
- Мирошниченко А.И., Мальцев В.Н., 1998. Новые для Азово-Черноморского бассейна виды гиродактилюсов (Monogenea: Gyrodactylidae) от пиленгаса // Труды Южного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Т. 44. С. 116–125. — 2004. *Ligophorus gussevi* sp. nov. (Monogenea, Ancyrocephalidae) — новый вид жабрного паразита пиленгаса (*Mugil soiyu*) // Вопросы развития Крыма. Науч.-практ. дискуссионно-аналитический сборник. Вып. 15. Проблемы инвентаризации крымской биоты. Симферополь: Таврида-Плюс. С. 186–192.
- Пронькина И.В., Дмитриева Е.В., Герасев П.И., 2007. Жабры кефалей как полигон видообразования моногеней (Monogenea) рода *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977 (Ancyrocephalidae) // Материалы IV Всероссийской школы по теоретической и морской паразитологии. Калининград, пос. Лесное. 21–26 мая 2007 г. С. 176–178.
- Пугачев О.Н., 1988. О принципах морфофункционального анализа срединных крючьев низших моногеней // Труды ЗИН АН СССР. Т. 177. С. 49–59.
- Ройтман В.А., Соколов С.Г., 2000. Таксономическое разнообразие моногеней верховки [*Leucaspis delineatus* (Heckel)] и уклен [*Alburnus alburnus* (L.)] бассейна Верхней Волги // Актуальные проблемы общей паразитологии. Труды Ин-та паразитологии РАН. Т. 42. С. 143–157.
- Рубцова Н.Ю., Сарabeeв В.Л., 2007. Использование свежего и замороженного материала в экологических исследованиях многоклеточных паразитов рыб: поиск оптимального решения // IV Международная школа по теоретической и морской паразитологии. Калининград, пос. Лесное. 21–26 мая 2007 г. С. 181–183.
- Рубцова Н.Ю., Сарabeeв В.Л., Панков П., Бальбуена Х.А., 2006. Современный состав фауны лигофорусов (Monogenea, Dactylogyridae) // Фауна, биология, морфология и систематика паразитов: материалы междунар. науч. конф. (19–21 апр. 2006, Москва). С. 251–253.
- Соколов С.Г., 2000. Паразиты рыб бассейна Верхней Волги (таксономические и экологическое разнообразие, зоогеография). Авторефер. дис. ... канд. биол. наук. М. 22 с.
- Хотеновский И.А., 1974. Методика изготовления препаратов из диплозоонозов // Зоол. журн. Т. 53. Вып. 7. С. 1079–1080.
- Шульман Б.С., 1977. Сезонная динамика моногеней рода *Gyrodactylus* с гольяна, *Phoxinus phoxinus*, реки Печи (Кольский полуостров) // Исследования моногеней в СССР. Л. С. 65–71.
- Эргенс Р., 1985. Отряд Gyrodactylidea // Определитель пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука. Т. 2. С. 269–347.
- Яблоков А.В., Юсупов А.Г., 1989. Эволюционное учение (Дарвинизм). М.: Высшая школа. 335 с.
- Bakke T.A., Harris P.D., Jansen P.A., Hancen L.P., 1992. Host specificity and dispersal strategy in gyrodactylid monogeneans, with particular reference to *Gyrodactylus salaris* (Platyhelminthes, Monogenea) // *Diseas. aq.org*. V. 13. P. 63–74.
- Balbuena, J.A., Rubtsova N.Y., Sarabeev, V.L., 2006. *Ligophorus pilengas* Sarabeev & Balbuena, 2004 (Monogenea: Ancyrocephalidae) is proposed as the senior synonym of *L. gussevi* Miroshnichenko & Maltsev, 2004 // *System. Parasitol.* V. 63. P. 95–98.
- Bauer O.N., Pugachev O.N., Voronin V.N., 2002. Parasite and diseases of sturgeons in Russia: a review // *J. Appl. Ichthyol.* V. 18. P. 1–10.
- Cable J., Harris F., 2002. Gyrodactylid developmental biology: historical review, current status and future trends // *Int. J. Parasit.* V. 32. P. 255–280.
- Combes C. 1988. Section "Biology of monogeneans". Opening paper // *First International Symposium on Monogenea*. 7–13 August 1988. Ceske Budejovice. P. 6.

- Dmitrieva E. V., 2003. Transmission triggers and pathways in *Gyrodactylus sphinx* (Monogenea, Gyrodactylidae) // Vestnik zoologii. V. 37. № 2. P. 67-72.
- Dmitrieva E.V., Dimitrov G., 2002. Variability in the taxonomic characters of Black Sea gyrodactylids // System. Parasitol. V. 51. P. 199-206.
- Dmitrieva E.V., Gerasev P.I., Pron'kina N.V., 2007. *Ligophorus llewellyni* n. sp. (Monogenea: Ancyrocephalidae) from the redlip mullet *Liza haematocheilus* (Timminck & Schlegel) introduced into the Black Sea from the Far East // System. Parasitol. V. 67. P. 51-64.
- Dmitrieva E., Gerasev P., Galli P., Merella P., Pugachev O., Christison K., Ortis M., 2007a. A comparison of the fauna of *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977 (Monogenea) from three Oceans // Parassitologia. V. 49. ISFP VII ABSTRACTS (Viterbo, Italy, 24-28 September 2007). P. 83.
- Euzet L., Suriano B.M., 1977. *Ligophorus* n. g. (Monogenea, Ancyrocephalidae) parasite des Mugilidae (Teleostei) en Mediterranec // Bui. Mus. Nat. d'Histoire Nat. Ser. 3. Zool., V. 472. P. 799-821.
- Gerasev P. I., Starovoitov V.K., 1991. The number of generations in freshwater monogeneans per year // J. Fish Biol. V. 38. P. 159-163.
- Gerasev P.I., Kolpakov N.V., Ogawa K., Pugachev O.N., Dmitrieva E. V., 2007. Monogeneans as a mirror of biogeographic evolution: the distribution of dactylogytrideans on fishes of the Southern Far East // Parassitologia. V. 49. ISFP VII ABSTRACTS (Viterbo, Italy, 24-28 September 2007). P. 87.
- Jianyin Z., Tingbao Y., 2001. Monogenea of Chinese marine fishes. XIV. Two new species of Microcotylidae from fishes of the South China Sea // System. Parasitol. V. 48. № 1. P. 67-73.
- Johnsen B.O., Jensen A.J., 1992. Infestation of Atlantic salmon *Salmo salar* L., by *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957, in the river Lakseva, Misvar in Northern Norway // J. Fish Biol. V. 40. P. 433-444.
- Kearn G.C., 1994. Evolutionary expansion of the Monogenea // Inter. J. Parasitol. V. 24. № 8. P. 1227-1271.
- Kirby J.M., 1981. Seasonal occurrence of the ectoparasite *Gyrodactylus atratuli* on spotfin shiners // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 110. P. 426-464.
- Kritsky D.C., Fennessy C.J., 1999. *Calicobenedenia polyprioni* n. gen., n. sp. (Monogenoidea, Capsalidae) from the external surfaces of wreckfish, *Polyprion americanus* (Teleostei, Polyprionidae), in the North Atlantic // J. Parasitol. V. 82. № 2. P. 192-195.
- Kritsky D.C., Kulo S.-D., Boeger W.A., 1987. Resurrection of *Characidotrema* Paperna and Thurston, 1986 (Monogenea: Dactylogytridae) with description of two new species from Togo, Africa // Proc. Helm. Soc. Wash. V. 54. P. 175-184.
- Kritsky D.C., Thatcher V.E., Boeger W.A., 1986. Neotropical Monogenea. 8. Revision of *Uroleidoides* (Dactylogytridae, Ancyrocephalinae) // Proc. Helm. Soc. Wash. V. 53. P. 1-37.
- Llewellyn J., Anderson M., 1984. The functional morphology of the copulatory apparatus of *Ergenstrema labrosi* and *Ligophorus angustus*, monogeneans gill parasites of *Chelon labrosus* // Parasitol. V. 88. P. 1-7.
- Malmberg G., 1970. The excretory systems and the marginal hooks as a basis for the systematics of *Gyrodactylus* (Trematoda: Monogenea) // Arkiv Zool. Serie 2. V. 23. P. 1-235.— 1973. *Gyrodactylus* infestation on species of *Salmo* in Danish and Swedish hatcheries // Norw. J. Zool. V. 21. P. 325-326.
- Maltsev V., Miroshnichenko A., 2007. Monogeneans of genus *Ligophorus* (Ancyrocephalidae) in the Azov and Black Seas // Parassitologia. V. 49. ISFP VII ABSTRACTS (Viterbo, Italy, 24-28 September 2007). P. 93.
- Mariniello L., Ortis M., D'Amelio S., Petrarca V., 2004. Morphometric variability between and within species of *Ligophorus* Euzet & Suriano, 1977 (Monogenea: Ancyrocephalidae) in the Mediterranean Sea // System. Parasitol. V. 57. P. 183-190.
- Matejusova I., Koubkova B., Gelnar M., Cunningham C.O., 2002. *Paradiplozoon homoion* Bychowsky & Nagibina, 1959 versus *P. gracile* Reichenbach-Klinke, 1961 (Monogenea): two species or phenotypic plasticity? // System. Parasitol. V. 53. P. 39-47.
- Rubtsova N. Yu., Balbuena J.A., Sarabeev V.L., 2007. Three new species of *Ligophorus* (Monogenea: Dactylogytridae) on the gills of *Mugil cephalus* (Teleostei: Mugilidae) from the Japan Sea // J. Parasitol. V. 93. P. 772-780.
- Rubtsova N. Yu., Balbuena J.A., Sarabeev V.L., Blasco-Costa I., Euzet L., 2006. Description and morphometrical variability of *Ligophorus cephalis* n. sp. and *Ligophorus chabaudi* Euzet and Suriano, 1977 (Monogenea: Dactylogytridae) on *Mugil cephalus* (Teleostei) from the Mediterranean Basin // J. Parasitol. V. 92. P. 486-495.
- Sarabeev V.L., Balbuena J.A., 2004. *Ligophorus pilengas* n. sp. (Monogenea: Ancyrocephalidae) from the introduced so-iuy mullet, *Mugil soiyu* (Teleostei: Mugilidae), in the Sea of Azov and the Black Sea // J. Parasitol. V. 90. P. 222-228.
- Sarabeev V.L., Balbuena J.A., Euzet L., 2005. Taxonomic status of *Ligophorus mugilinus* (Hargis, 1955) (Monogenea: Ancyrocephalidae), with a description of a new species of *Ligophorus* from *Mugil cephalus* (Teleostei: Mugilidae) in the Mediterranean basin // J. Parasitol. V. 91. P. 1444-1451.
- Williams A., 1991. Monogeneans of the families Microcotylidae Taschenberg, 1879 and Heteraxinidae Price, 1962 from Western Australia, including the description of *Polylabris sandarsae* n. sp. (Microcotylidae) // System. Parasitol. V. 18. P. 17-43.
- Yamaguti S., 1965. Preparation of stained whole mounts of flatworms // Trans. Amer. Micr. Soc. V. 84. № 4. P. 602-605.

**METHODS OF STUDYING MONOGENEA (PLATHELMINTHES)  
BY THE EXAMPLE OF MULLET (MUGILIDAE) PARASITES****P. I. Gerasev<sup>1</sup>, E. V. Dmitrieva<sup>2</sup>, O. N. Pugachev<sup>1</sup>**<sup>1</sup>*Zoological Institute, St. Petersburg 199034, Russia*<sup>2</sup>*Institute of Biology of Southern Seas, National Academy of Sciences of Ukraine, Sevastopol 99011, Ukraine*  
*e-mail: gerasev\_vermes@zin.ru*

Peculiarities of the monogeneans collection and preparation of their total slides are considered. Full drying of worms on the glass before their placing into glycerin-gelatin is recommended in order to obtain perfect slides of dactylogyrideans. Haptor of gyroductylids is recommended to be excised for the best disposition of marginal hooks on the slide. Precisely a poor quality of slides was responsible for the high variation of the angle between shaft and point of anchors in some *Ligophorus* species. Distinction in the shape of dorsal and ventral sides of ventral bar in representatives of *Ligophorus* is demonstrated. For *Ligophorus* species, the use of the degree of copulatory organ erection and distance from the beginning of copulatory tube to the position of accessory piece as taxonomy characteristics is shown to be unacceptable. A new scheme of measuring dactylogyridean anchor based on the functional—morphological approach is presented. Division of anchor into functionally differed proximal and distal parts is proposed.