

Паразитологическое Общество Российской Академии Наук

Зоологический институт Российской Академии Наук

ФГУП Атлантический научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО)



**МАТЕРИАЛЫ
IV ВСЕРОССИЙСКОЙ ШКОЛЫ
ПО ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ
И МОРСКОЙ ПАРАЗИТОЛОГИИ**

*Калининград, пос. Лесное
21-26 мая 2007 г.*

Научный редактор Ч.М. Нигматуллин

Калининград Издательство АтлантНИРО 2007

П.И. Герасев, О.Н.Пугачев
Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург,
Россия, gerasev_vermes@zin.ru;
Е.В.Дмитриева, Н.В. Пронькина
Институт биологии южных морей НАНУ, г. Севастополь, Украина

**МОНОГЕНЕИ (MONOGENEA) КАК МОДЕЛЬНЫЕ ОБЪЕКТЫ ДЛЯ
ИССЛЕДОВАНИЙ ЭВОЛЮЦИИ ПАРАЗИТОВ, ФИЛОГЕОГРАФИИ
ХОЗЯЕВ И СТАНОВЛЕНИЯ СПЕЦИФИЧНОСТИ**

**MONOGENEANS (MONOGENEA) AS MODEL OBJECTS FOR
INVESTIGATION OF EVOLUTION OF PARASITES, PHYLOGEOGRAPHY OF
HOSTS AND THE FORMATION OF SPECIFICITY**

«... 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» (из доклада проф. С. Combes на 1-м Международном симпозиуме по Моногенейам, 1988).

Моногенеи 25 видов рода *Ligophorus* (Ancyrocercariae), специфичные паразиты кефалей, демонстрируют практически весь спектр возможных сценариев эволюции паразитов: коэволюцию и гостальные переключения, географическое (аллопатрическое) и экологическое (симпатрическое) видообразование, аллоксенную и симксенную дивергенции. Дискриминантный анализ морфометрии прикрепительных структур 9 черноморских видов рода *Ligophorus* показал их сходство у 6 сингостальных видов. Виды, паразитирующие на разных хозяевах, имеют сходную морфологию копулятивного органа, в то время как сингостальные виды существенно различаются по этому признаку.

По литературным данным, одиннадцать видов рода *Salmonchus* (Tetraonchidae) обнаружены на трёх видах пресноводных лососей (таймене *Hucho* и у двух видов ленков *Brachymystax*). При обитании этих видов рыб в одной реке, из 8 видов червей только два одновременно паразитируют на обоих ленках, а один - и на острорылом ленке и таймене (данные Ермоленко и др.). То есть три из восьми паразитов имеют двух хозяев. Здесь имеет место преобладание коэволюции над гостальными переключениями или преимущество симксенного видообразования над аллоксенным. Взрывообразная, опережающая морфологическое видообразование хозяев эволюция тетраонхид на тай-

мене и ленках зеркально отражает: 1) широкое распространение тайменя и ленков; 2) наличие у тайменя и ленков нескольких гаплотипов мтДНК; 3) различные места обитания ленков в одном водоеме; 4) наличие гибридов между ленками и тайменем; 5) присутствие сим- и аллопатрических популяций двух видов ленка в Приморье.

У мономорфного *Tetraonchus monenteron* (Tetraonchidae) от щук из Палеарктики, Амура и Северной Америки аллопатрическая и аллоксенная изменчивость не описана, что указывает на его древность. У *T. borealis* с нескольких видов и подвидов хариусов показана значительная аллопатрическая и аллоксенная трансформация. При гостальной радиации сравнительно мономорфного и широко голарктически распространенного *Salmonchus alaskensis* с гольцов на сигах (*S. variabilis*, *S. grumosus*) и ручьевую форель (*S. gussevi*) показана редукция и вариабельность хитиноидных структур у последних трёх видов, свидетельствующая об их внутривидовой дивергенции. Итак, «древний» вид на трех видах хозяев остаётся неизменным, а «молодые» виды на дивергирующих хозяевах имеют значительную изменчивость. Таким образом, анализ морфологии и распространения лигофорусов и тетраонхид по хозяевам позволяет понимать видообразование паразитов.

Козволюционные отношения (Герасев, 2004) семейства моногеней Tetraonchidae и рыб надотряда Protacanthopterygii, который объединяет Esociformes и Salmoniformes, позволяют верифицировать: 1) примитивность щуковых (Esocidae) по отношению к лососевидным и целесообразность их объединения; 2) вероятную примитивность и обособленность хариусов Thymallidae среди лососевидных; 3) возможную равность таксономических рангов сиговых (Coregonidae) и собственно лососевых (Salmonidae) и оправданность их объединения в один таксон; 4) близость тайменя (*Hucho*) и ленков (*Brachymystax*); 5) близость гольцов (*Salvelinus*) к тайменям (*Hucho*); 6) исходность гольцов (*Salvelinus*) для собственно лососей (Salmonidae); 7) примитивность симы *Oncorhynchus masu*, по крайней мере, в роде *Oncorhynchus*.

Становится модельным анализ коэволюции моногеней и пескарей (Гусев, 1955; Герасев, Ермоленко, 1993). В настоящее время в него включены все известные моногеней, паразиты пескарей: 49 видов рода *Dactylogyrus*; *Bivaginogyrus obscurus*; 18 представителей *Ancyrocephalus* s. l.; 6 *Gyrodactylus* spp. и 4 вида из Diplozoidae. Из 130 видов пескарей мировой фауны, относящихся к 23 родам, зараженными оказались 31 вид из 13 родов. Большинство дактилогирусов паразитирует на одном виде хозяина. Исключением являются 4 вида, встречающиеся на двух видах рода *Hemibarbus* и 4 вида с *Saurogobio* и *Abbottina*. На двух видах рода *Hemibarbus* было найдено 8 видов рода *Dactylogyrus*, которые характеризуются особым уровнем организации, и 8 видов рода *Ancyrocephalus* s. l., которые более высокоорганизованны, чем представители этого же рода моногеней с других пескарей. Факт взрывообразной эволюции паразитов, отличающихся от других червей, паразитов пескарей, указывает на сложную биологическую и таксономическую структуру *Hemibarbus* и его обособленность среди пескарей, которая скоррелирована с наличием у них трехрядных глоточных зубов и последнего неветвистого луча D. Дактилогирусы пескарей были разделены на 13 эволюционных уровней и 30 морфологических групп, что оказалось соответствующим числу зараженных таксонов хозяев (31 вид из 13 родов). Большинство групп дактилогирусов встречаются на одном роде рыб, но некоторые паразитируют на 2-3 родах хозяев. Анализ встречаемости на пескарях видов и морфологических групп видов дактилогирусов и анцироцефалюсов указывает на возможные родственные связи родов *Sarcocheilichthys* и *Gnathopogon* и родов *Saurogobio*, *Abbottina*, а также на правомочность выделения триб *Sarcocheilichthyini* и *Gobionini*. На основе эволюционных изменений моногеней пескарей показаны возможные пути эволюции этой группы рыб.

Для морфологических групп дактилогирусов с других семейств карповых рыб показано совпадение их молекулярной и морфологической эволюции и как несоответствие, так и совпадение молекулярной филогении хозяев с эволюцией этих моногеней. Так например, по молекулярным данным сближаются роды *Cyprinus* и *Barbus*. Но на первом паразитирует группа дактилогирусов, являющаяся исходной для всего семейства, а на усачах - наиболее молодые, специализированные и морфологически продвинутое группы этих моногеней. По морфологическим данным некоторые исследователи помещают толстолобов в *Leuciscinae*, а амуров в *Barbinae*, что не соответствует молекулярной филогении карповых рыб и опровергается наличием на них китайской фауны моногеней, в отличие от палеарктической, обитающей на ельцах и европейских усачах.

Анализ распространения представителей рода *Ligophorus* (Аncyгосефалидае) на кефалях будет способствовать разработке филогеографии их хозяев. Так например, лобан *Mugil cephalus* отмечен во всех морях теплых океанов. И уже сейчас видно, что в разных морях на нем встречаются разные виды лигофорусов, изучение морфологии и эволюции которых прольет определенный свет на особенности расселения этого вида. Этот же механизм анализа можно перенести и на другие виды кефалей.

Таким образом, изучение коэволюции моногеней и их хозяев (с учетом сопряженной эволюции и гостальных переключений) может являться инструментом для анализа и верификации филогеографии рыб.

Gyrodactylus sphinx с собачки-сфинкса и *G. alviga* с 15 видов черноморских рыб показывают поразительно различную степень специфичности и разные стратегии развития паразито-хозяинных отношений. Первый из них в результате длительной коэволюции узкоспецифичен к донной *Aidoblennius sphynx* и не переходит на других экологически близких рыб. Второй вид, напротив, демонстрирует широкий спектр хозяинных переключений и выработанные в результате этого дисперсионные механизмы с использованием временных, транспортных и т.д. хозяев. Эти виды уже стали лабораторными (Dmitrieva, 2003) и с полным основанием могут быть модельными, экспериментальными объектами для изучения становления и особенностей специфичности паразитов.

У пресноводных дактилогирид по степени широты специфичности западные коллеги выделяют «генералистов» (широкоспецифичных) и «специалистов» (узкоспецифичных) моногеней. Здесь, однако, необходимо ввести следующие поправки, объясняющие широкую или неспецифичную встречаемость дактилогирусов. Это явление может быть связано с загрязнением окружающей среды, которое всегда приводит к резкому сокращению численности червей, изменению круга их хозяев и даже локализации на теле рыб. Иногда в разных водоемах относительно разная встречаемость какого-либо вида моногеней на двух экологически близких хозяевах может меняться в зависимости от численности этих видов рыб. И наконец, искусственное расселение и т.п. представителей родов *Carassius* и *Cyprinus* не позволяют включить их моногеней в этот анализ. В итоге, к действительно широкоспецифичным дактилогирусам мы должны отнести виды *D. shpyrna* - group spp., которые: 1) имеют особый прикрепительный диск и способ посадки на жабрах сфирноидным защемлением, являющимся, возможно, универсальным для жаберных лепестков разных размеров; 2) имеют крупные размеры; 3) редки в популяции хозяев; 4) малочисленны на отдельной рыбе; 5) по молекулярным данным являются отдельной кладой, родственной всем остальным дактилогирусам с *Leuciscinae*; 6) и по нашим представлениям, обитая в Палеарктике, имеют индийское происхождение, в отличие от других групп видов, сформировавшихся в Палеарктике, или, реже, в китайской фауне. Таким образом, моногеней являются прекрасными объектами для изучения проблем специфичности.

Настоящие исследования и публикация поддержаны грантами РФФИ № 02-04-48581, 04-04-49785 и 06-04-48236.

Список литературы

1. Герасев, П.И. Филогенетический анализ семейства Tetraonchidae (Platyhelminthes: Monogenea) / П.И. Герасев // Паразитология. - 2004. - Т. 38 (6). - С. 426-437.
2. Герасев, П.И. Фауна моногеней (Monogenea) с пескарей (Gobioninae) / П.И. Герасев, А.В. Ермоленко // Паразитология. - 1993. - Т. 27 (3). - С. 405-414.
3. Гусев, А.В. Моногенетические сосальщики системы реки Амур / А.В. Гусев. - 1955. - С. 173-399. - (Труды ЗИН АН СССР; т. 19).
4. Dmitrieva E.V. Transmission triggers and pathways in Gyrodactylus sphinx (Monogenea, Gyrodactylidae) // Vestnik zoologii. - 2003. - V. 37 (2). - P. 67-72.