

ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ
И ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ МОРСКИХ ИЗОПОД
СЕМ. CUMOTHOIDAE S. STR.

В. В. Авдеев

Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии, Владивосток

Выявлены основные особенности географического распространения паразитических изопод сем. Cumothoidea в Мировом океане. На основе косвенных данных — особенностей географического распространения и палеонтологического материала по хозяевам — рассмотрена история формирования морской фауны цимотоид.

Со времени выхода монографии Шиедте и Майнерта (Shioedte, Meinert, 1879—1884) по паразитическим изоподам подотряда Flabellifera было опубликовано большое число сообщений о местах находок этих паразитов. Ряд работ посвящен изоподам отдельных районов Мирового океана. Наибольший интерес представляют сведения по фауне изопод Новозеландского р-на (Hale, 1926; Avdeev, 1978), Средиземноморья и атлантических побережий Европы и Северо-Западной Африки (Trilles, 1968, 1972; Trilles, Raibaut, 1973; Trilles, 1975; Dollfus, Trilles, 1976; Trilles, 1976), Индии (Pillai, 1954), Индо-Малайского архипелага (Nierstrasz, 1931), Вост-Индии (Trilles, Vala, 1975), дальневосточных морей (Гурьянова, 1936), Северной и Южной Америки (Richardson, 1905; Bowman, Diaz-Ungria, 1957; Brusca, 1977) и, наконец, монография Кусакина (1979) по равноногим ракообразным холодных и умеренных вод Северного полушария. В настоящей работе мы попытаемся обобщить имеющиеся данные по местам обнаружения паразитических изопод подотряда Flabellifera и выявить закономерности их географического распространения.

Обработка имеющегося в нашем распоряжении большого фактического материала по изоподам, собранного в 85 экспедициях (Курочкин, 1974) в Тихом и Индийском океанах при обследовании 55 917 экз. более 600 видов морских рыб, а также анализ литературы по этой группе паразитов позволили нам рассмотреть их распространение. Объектом исследований были изоподы сем. Cumothoidea, паразитирующие в жаберно-ротовой полости рыб или образующие зооцидий в стенке тела хозяев. По своей приуроченности к хозяевам цимотоиды разделяются на две неравнозначные фауны — морскую (108 видов от 21 рода) и пресноводную (21 вид от 7 родов).

Оценка географического распространения цимотоид показала, что их морская фауна разделяется на две неравные по объему эколого-географические группы. Первой группе, включающей подавляющее число видов, свойственно распространение в прибрежной зоне материков и островных архипелагов. Второй группе, представленной в основном родом *Glossobius*, характерно распространение не только в прибрежной зоне, но и в открытом океане (рис. 1). Причина такого разделения морских цимотоид лежит в исторически сложившихся двух направлениях формирования круга хозяев. Первому и главному направлению свойственна специализация этих изопод к паразитированию на неритических рыбах (Авдеев, 1980а). Второе направление является результатом ответвления от основного направления незначительной по числу видов группы к паразитиро-

ванию на нерито-океанических и, главным образом, океанических рыбах. Причина тому — переход в недавнем прошлом предков основных хозяев рода *Glossobius* — летучих рыб к обитанию в эпипелагиали открытого океана.

Приуроченность к тропическим рыбам явилась определяющим фактором в распространении преобладающего числа (около 80%) видов изопод в Тропической области Мирового океана (рис. 2). Некоторые из этих изопод, обладая определенной эвритермностью и пластичностью в выборе хозяев, проникают в переходные субтропические части Бореальной и Антибореальной областей, что стало возможным в результате включения в круг хозяев субтропических и умеренно-тепловодных видов. Более далекое проникновение 8 видов (*Cymothoa excisa*, *Lironeca vulgaris*, *L. redmani*, *L. ochotensis*, *L. epimerias*, *L. sacciger*, *Irona*

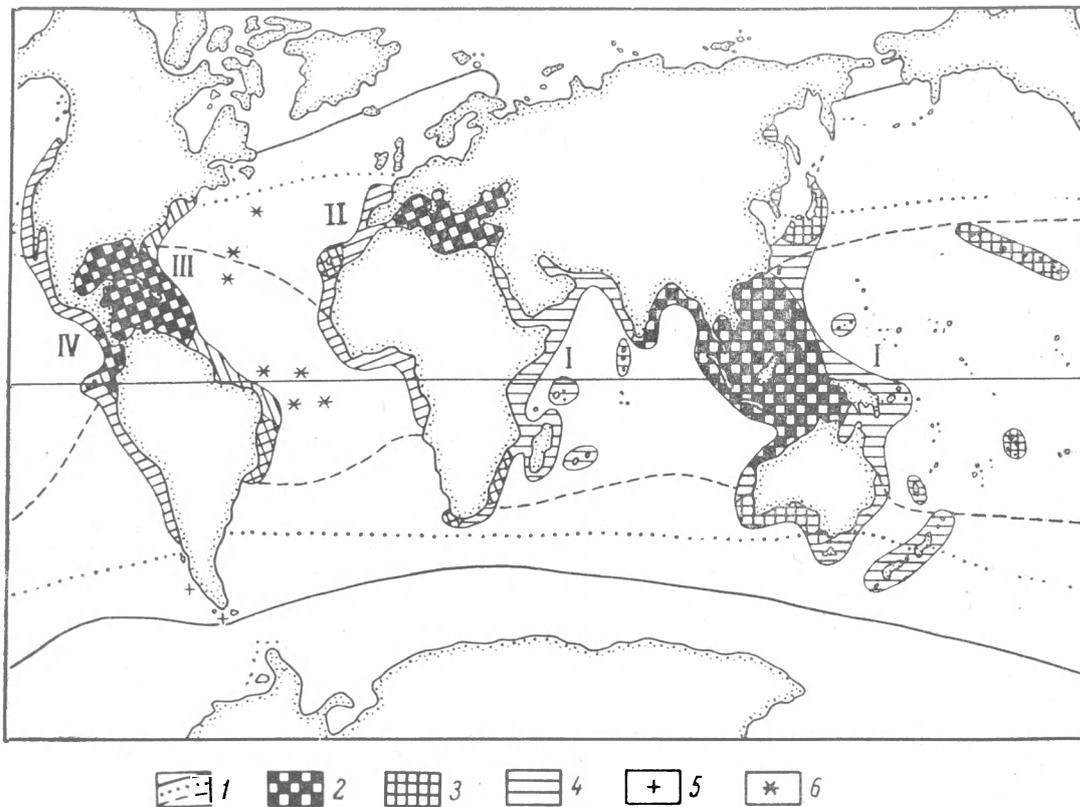


Рис. 1. Современное распространение циматоид морской фауны.

I—IV — районы с эндемичной фауной циматоид. 1 — границы биографических областей (по Briggs, 1974); 2 — места распространения наибольшего числа эндемичных видов и родов; 3 — места распространения единичных эндемичных видов и родов; 4 — распространение широко встречаемых видов; 5 — места обнаружения *Lironeca raynaudii* в субантарктических водах; 6 — распространение рода *Glossobius* в эпипелагиали открытого океана.

melanosticta и *Glossobius impressa*) в Бореальную и 4 видов (*Ceratothoa imbricata*, *C. trigonocephala*, *C. lineata* и *Lironeca raynaudii*) в Антибореальную области можно объяснить, с одной стороны, включением в число хозяев рыб, обитающих в умеренных и умеренно-холодных водах, а с другой — наличием постоянно действующих теплых течений. Примером является проникновение в Бореальную область *Lironeca vulgaris*, перешедшей к паразитированию на рыбах семейств Merlucciidae и Hexagrammidae, и проникновение в Антибореальную область *L. raynaudii*, освоившей в качестве хозяев представителей распространенного в субантарктических и антарктических водах сем. *Nototheniidae*.

В Бореальной области западной части Атлантического океана распространение циматоид совпадает с зоной действия теплого течения Гольфстрим, являющегося составной частью северного антициклонального круговорота. Беря свое

начало в Тропической области, это течение несет свои воды вдоль побережья Северной Америки примерно до мыса Код. Это способствует проникновению на север тропических хозяев обеих эколого-географических групп цимтоид. В дальнейшем, когда течение поворачивает на восток в открытый океан, туда проникает только один из двух представителей океанической группы — *Glossobius impressa*. Цимтоиды отсутствуют в Арктической и Антарктической областях.

Прибрежный характер распространения основного числа видов, обитание подавляющего числа их хозяев в теплых или умеренно-теплых водах, а также меридиональная ориентация материков (как лимитирующий фактор), все это явилось причиной разделения ареала цимтоид на следующие четыре прибрежных района, где наблюдается высокая степень эндемизма и изоляции (рис. 1).

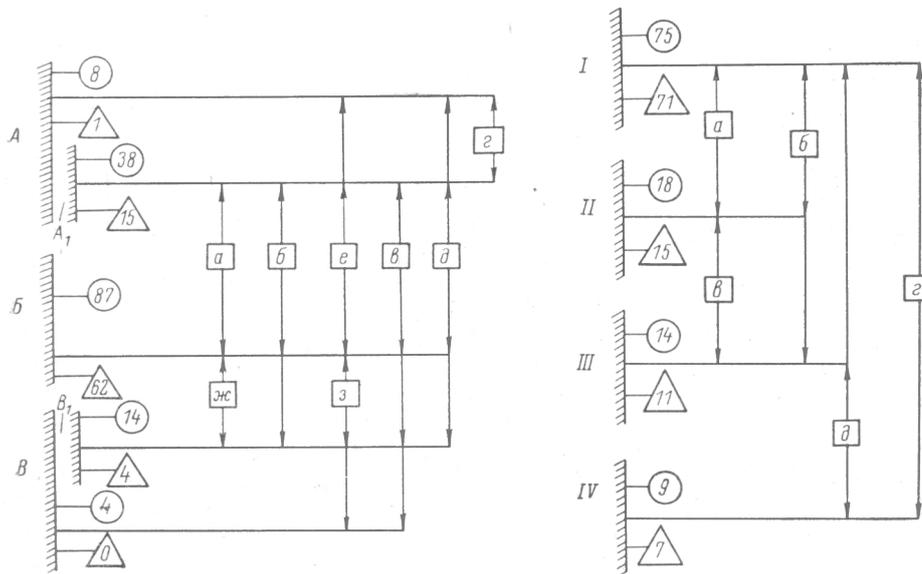


Рис. 2. Общность морской фауны цимтоид на видовом уровне.

А — бореальная область, А₁ — субтропическая часть; В — тропическая область; В₁ — антибореальная область, В₂ — субтропическая часть. В кружке — число видов; в треугольнике — число эндемичных видов; в квадрате — число общих видов; а — *Ceratothoa gilberti*, *C. oxyrrhynchaena*, *Irona nana*, *Rhexanella verrucosa*, *Lironeca californica*, *L. convexa*, *L. propinqua*, *Cymothoa exigua*, *C. pulchrum*, *C. eremita*, *C. oestrum*; б — *Lironeca caudata*, *Ceratothoa gaudichaudii*; в — *Lironeca raynaudii*, *Ceratothoa imbricata*, *C. trigonocephala*; г — *Lironeca sacciger*, *L. epimerias*; д — *Irona melanosticta*; е — *Glossobius impressa*, *Cymothoa excisa*, *Lironeca redmani*, *L. vulgaris*; ж — *Ourozeuktes bopyroides*, *Cymothoa indica*, *Irona renardi*; з — *Ceratothoa lineata*.

Рис. 3. Общность морской фауны цимтоид на видовом уровне.

Обозначения те же, что на рис. 1 и 2.
а — *Ceratothoa oxyrrhynchaena*; б — *Glossobius impressa*; в — *Irona nana*; г — *Ceratothoa gaudichaudii*; д — *Glossobius laticauda*.

1. Район от мыса Доброй Надежды вдоль индоокеанских побережий Африки и Азии, затем тихоокеанских побережий Юго-Восточной Азии (до Аяна в Охотском море) с включением Индо-Малайского архипелага, Гавайских о-вов и о-вов Самоа, а также прибрежных вод Австралии и Новой Зеландии.

2. Район Средиземноморья и прибрежных вод Европы и Африки от пролива Ла-Манш на юг до Анголы.

3. Район прибрежных вод Атлантики у Северной и Южной Америки от мыса Код на юг до Рио-де-Жанейро.

4. Район Тихого океана у Северной и Южной Америки от 48° с. ш. на юг до Вальпараисо (Чили).

Как мы уже отмечали ранее (Авдеев, 1979, 1980а, 1980б), эти особенности распространения морских цимтоид сложились в результате того, что на пути проникновения хозяев вдоль побережья материков естественным барьером служат критические показатели температуры воды, а распространению в ши-

ротном направлении при благоприятных температурных условиях припятствуют глубины.

Сопоставление списков циматоид показало очень слабую общность фауны на видовом уровне между указанными выше четырьмя районами (рис. 3). Так, в первом районе из 75 видов 71 являются эндемиками, во втором — 15 из 18, а в третьем и четвертом соответственно — 11 из 14 и 7 из 9 видов. Зарегистрировано только 5 видов циматоид, которые встречаются одновременно в двух районах. Из них 2 вида из рода *Glossobius* — паразиты совершающих большие миграции летучих рыб. Нет ни одного вида, общего для всех районов.

Наличие в указанных районах большого числа эндемичных видов, а в двух из них эндемичных родов, указывает на существование четырех самостоятельных центров расселения паразитических изопод. При установлении конкретного расположения этих центров учитывался характер распределения эндемичных видов и родов для выявления мест наибольшей их концентрации.

В первом районе, охватывающем Индо-Вест-Пацифику, из 71 известного здесь эндемичного вида 37 распространены в Индо-Малайском архипелаге. 18 видов приурочены к крайне отдаленным точкам (Красное море, Южная и Юго-Восточная Африка, Южная и Юго-Западная Австралия, район Аяна в Охотском море; о-ва Гавайские, Новая Каледония и Самоа) от основного места концентрации циматоид. Остальные эндемичные виды широко распространены во всем районе. Распределение эндемичных родов показывает, что, как и для эндемичных видов, местом наибольшей концентрации является Индо-Малайский архипелаг, где зарегистрированы 11 из 12 родов циматоид.

Во втором районе большинство эндемичных видов распространено в Средиземном море, где зарегистрированы 13 из 15 видов. По одному виду отмечено у Канарских о-вов и побережья Западной Африки. Местом нахождения 2 эндемичных родов является Средиземное море.

В третьем районе 8 из 11 эндемичных видов зарегистрированы в бассейне Карибского моря. Остальные виды встречаются у побережья Бразилии.

Из 7 эндемичных видов циматоид в четвертом районе 5 видов распространено от границы Эквадора и Перу на север примерно до Лос-Анджелеса. Распространение остальных двух эндемичных видов в пределах этого района у побережий Панамы и Эквадора дает основание считать тропические прибрежные участки Центральной и Южной Америки местом наибольшей концентрации эндемичной фауны циматоид.

Таким образом, выявлены следующие центры расселения циматоид в Мировом океане (рис. 4): Индо-Малайский, Средиземноморский, Карибский и Тропическо-восточнотихоокеанский.

Касаясь вопроса о путях распространения циматоид в Мировом океане, необходимо отметить, что в Индо-Малайском центре расселения исторически сложились условия, отличающиеся от таковых в остальных районах. Если циматоиды в них в силу действия глубинного барьера способны распространяться из своих центров расселения только вдоль побережий Африки, Европы и Америки, то в Индо-Вест-Пацифике прибрежные хозяева проникают на значительное расстояние как в меридиональном, так и в широтном направлениях. Этому способствуют расположение Индо-Малайского архипелага на границе между Тихим и Индийским океанами и образование материками и островными архипелагами во всех четырех направлениях непрерывной полосы прибрежных мелководий или мелководий, отстоящих недалеко друг от друга. В результате циматоиды, распространенные в Индо-Малайском архипелаге, зарегистрированы также у восточного побережья Африки, Японии, Гавайских о-вов, Новой Зеландии и т. д.

Обнаружение *Ceratothoa oxyrrhynchaena* у побережья Юго-Восточной Азии, в Красном и Средиземном морях, в районе северо-западного побережья Африки указывает на современное расширение ареала циматоид, ставшее возможным благодаря деятельности человека — в данном случае благодаря сооружению Суэцкого канала.

Вопрос о времени и месте происхождения циматоид неразрывно связан с аналогичным вопросом относительно представителей другого семейства —

Anilocridae. Эти семейства представляют две самостоятельные ветви в эволюции равноногих, переходивших от временного к стационарному паразитизму. Предлагаемые ниже соображения о происхождении цимтоид и анилокрид необходимо расценивать как первую попытку проследить за возникновением у изопод стационарного паразитизма.

Мы располагаем ограниченными палеонтологическими материалами по равноногим ракообразным, что делает затруднительным решение стоящей перед нами задачи. Самые древние находки ископаемых изопод приходятся на поздний карбон (Schram, 1970). Ископаемые находки из триаса (Schram, 1977) указывают на время расцвета свободноживущих форм подотряда Flabellifera. Однако

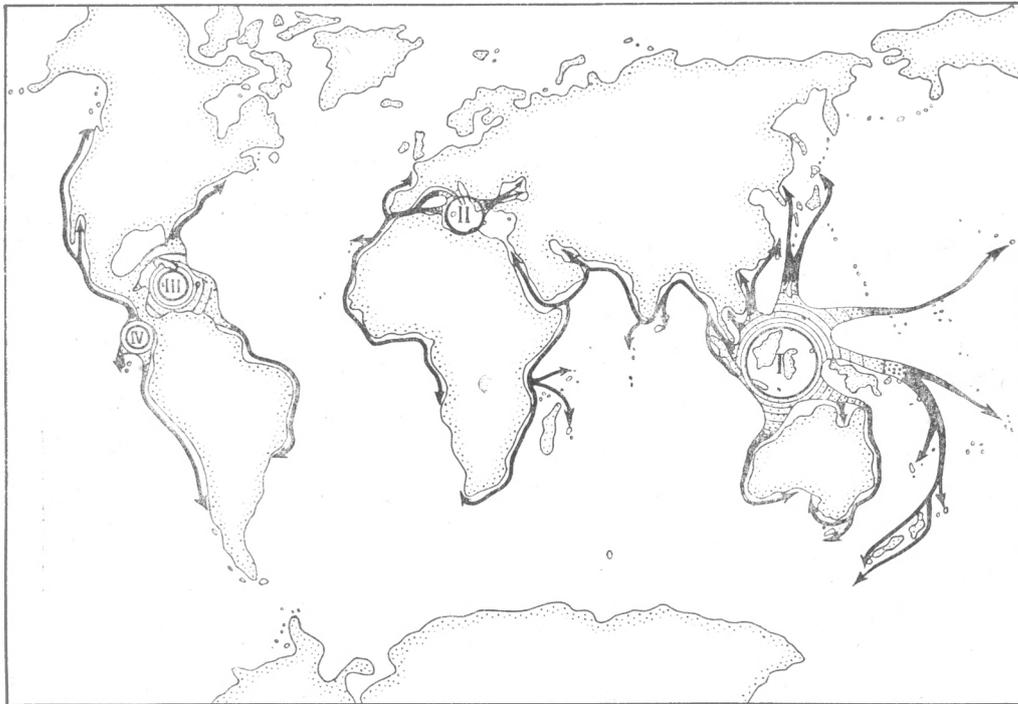


Рис. 4. Современные центры и пути расселения цимтоид в Мировом океане.
I — Индо-Малайский; II — Средиземноморский; III — Карибский; IV — Тропическо-восточнотихоокеанский.

отсутствие палеонтологических данных из более позднего времени не позволяет судить о месте и времени перехода к паразитическому образу жизни предков современных хищных изопод сем. Cirolanidae, от которых произошли семейства Aegidae (представители с временным паразитизмом), Anilocridae и Cymothoidae. Единственной возможностью для решения данной проблемы является привлечение косвенных данных — современного географического распространения паразитических изопод и палеонтологических сведений о хозяевах.

Распространение большинства видов цимтоид в Тропической области Мирового океана дает нам основание связать происхождение этой группы изопод с существованием моря Тетис. С этим хорошо совпадают установленные нами выше четыре центра расселения цимтоид. Это находится в полном соответствии с выводом Кусакина (1979), что тропический шельф является наиболее древним местом формирования фауны изопод, где подавляющее большинство видов приходится на наиболее примитивный подотряд Flabellifera.

Важным моментом для воссоздания картины происхождения морских цимтоид является установление центра их видообразования и путей расселения. Для решения этого вопроса необходимо обратиться к главной особенности современного распространения рассматриваемых изопод — существованию четырех практически изолированных на видовом уровне эндемичных фаун этих

паразитов, каждая из которых имеет свой центр расселения. Скорее всего, один из этих центров должен был быть и центром возникновения цимотоид вообще.

Об относительной древности установленных выше центров можно судить по рангу и степени эндемизма. Результаты, указанные нами выше, показали, что Индо-Малайский центр имеет больше всего эндемичных видов (37) и подавляющее число эндемичных родов (11) цимотоид. Здесь мы имеем дело с самым древним районом распространения этих изопод, в пределах которого длительный процесс видообразования привел к формированию необычайно высокого эндемизма.

Значительно меньшее число эндемичных видов (13) и родов (2) в Средиземноморье указывает на то, что этот центр расселения менее древний. Еще более молодым центром является бассейн Карибского моря. Об этом свидетельствует отсутствие здесь эндемичных родов. Что касается самого малочисленного в видовом отношении Тропическо-восточнотихоокеанского центра, то тут мы, по видимому, имеем дело с самой молодой эндемичной фауной цимотоид, возникшей в результате образования в конце плиоцена Панамского перешейка, отделившего часть тропической центральноамериканской фауны (Екман, 1953).

Против нашей точки зрения об Индо-Малайском центре возникновения цимотоид возможно возражение, что преобладание эндемичных видов и родов изопод в Индо-Малайском районе можно расценивать как результат стабильности его климата в течение третичного и четвертичного периодов. Это способствовало не только сохранению богатства тропической фауны мелового периода, но и еще большему ее расцвету в наше время (Екман, 1953). С другой стороны, богатая тропическая фауна Средиземноморья в плиоцене и плейстоцене большей частью погибла из-за наступившего оледенения. Поэтому не исключено, что древним центром формирования фауны цимотоид могло быть Средиземное море. Однако, если такая точка зрения возможна по отношению к другим группам животных, о чем свидетельствует присутствие в настоящее время реликтов в Средиземном море (Екман, 1953), то в отношении цимотоид она не подтверждается.

Так, из 8 родов цимотоид, распространенных в Средиземноморье, 6 родов зарегистрировано также и в остальных трех районах. При этом в состав их входят три самых многочисленных и древних рода — *Lironeca*, *Cymothoa* и *Ceratothoa*. Представители двух других эндемичных монотипичных родов — *Mothocya* и *Emetha* — по морфологии очень близки соответственно к родам *Lironeca* и *Ceratothoa*.

Таким образом, особенности современного географического распространения цимотоид говорят в пользу Индо-Малайского архипелага, как первичного центра происхождения фауны паразитических изопод. Наблюдаемая тенденция резкого уменьшения числа эндемичных видов и родов цимотоид с продвижением на запад от Индо-Малайского центра к Карибскому указывает, что именно в этом направлении шло расселение этих изопод. Не исключено, что Индо-Малайский архипелаг также является историческим местом возникновения всех изопод в целом. К этому предположению мы приходим, исходя из особенностей современного распространения представителей семейств *Cirolanidae* и *Sphaeromidae*. Как отмечает Кусакин (1979), эти изоподы отсутствуют в Арктике и в весьма ограниченной степени проникают в бореальные воды. Вместе с тем в Южном полушарии они достаточно широко представлены не только в антибореальных водах, но и в Антарктике.

Такое асимметричное распространение примитивных изопод могло сложиться только при наличии в прошлом определенных условий. На наш взгляд, одним из них было расположение наиболее древнего центра формирования фауны изопод в тропиках непосредственно на экваторе, в той или иной степени охватывая и Южное полушарие. Из четырех центров расселения цимотоид только Индо-Малайский отвечает указанному условию (рис. 4). Более того, если придерживаться схемы Левитеса (1961) в расположении праматериков в карбоне (время самых древних находок ископаемых изопод), то указанный центр приходится на район, прилегающий к восточной части Гондваны. Здесь были все условия для свободного проникновения предков изопод в южном направлении, в то время как для распространения из других центров такая воз-

возможность появилась значительно позже, после распада мегаконтинента Гондваны и образования Индийского и Атлантического океанов.

Наши исследования специфичности морских цимтоид показали, что только 5 из 108 видов этих изопод зарегистрированы на Elasmobranchii, тогда как остальные приурочены к ныне господствующей группе рыб — Teleostei. Это позволяет, исходя из известных палеонтологических данных по костистым рыбам, предположить следующую хронологию в происхождении цимтоид.

Впервые костистые, представленные предковыми формами сельдеобразных, появляются в низах верхнего триаса (Берг, 1962). Этот период характеризуется становлением представителей высокоорганизованных лучеперых — костных ганоидов (Holostei), которые к концу верхнего триаса занимают господствующее положение. По всей очевидности, с этими рыбами во второй половине триаса устанавливаются хищнические отношения предки изопод современного сем. Cigolanidae (рис. 5).

В конце триаса и весь юрский период доминируют костные ганоиды. В это время часть предковых форм цироланид постепенно переходит от хищничества к временному паразитизму. Предрасположением к этому, очевидно, явился придон-

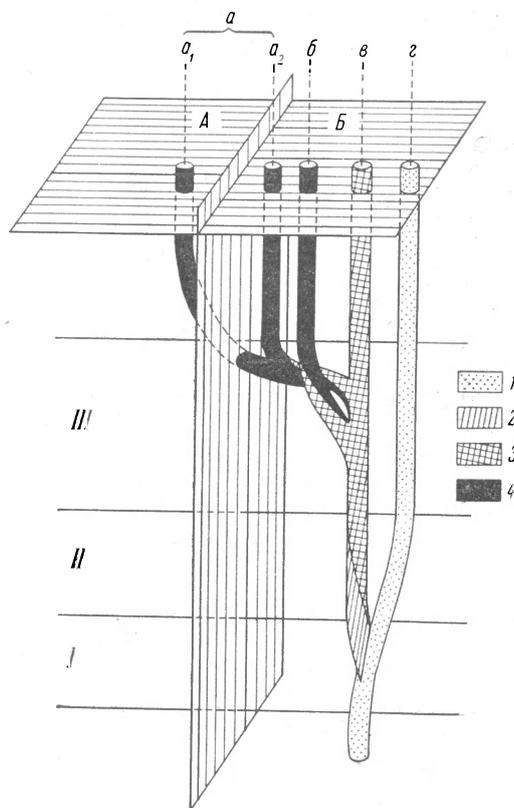


Рис. 5. Предполагаемая схема филогенетического развития паразитических изопод подотряда Flabellifera.

I — триас; II — юра; III — мел; 1 — свободноживущие; 2 — хищничество; 3 — временный паразитизм; 4 — стационарный паразитизм; А — пресноводная фауна; Б — морская фауна; а — Cymothoidae (облигатные мезопаразиты): а₁ — Artystone, Telotha, Riggia, Paracymothoa, Phyllostomella, Ichthyoxenus, 7 видов рода Lironesa; а₂ — остальные цимтоиды; б — Anilocridae (облигатные эктопаразиты); в — Aegidae; г — Cigolanidae.

ный образ жизни представителей Holostei. Таким образом, возникают предковые формы современных изопод сем. Aegidae. К концу юрского периода в круг хозяев предков эгид все больше и больше включаются костистые рыбы — в основном предки сельдеобразных (Берг, 1962).

В мелу происходит резкое сокращение костных ганоидов и их место занимают костистые рыбы, представленные значительным числом форм (Данильченко, 1964). Дальнейший расцвет высших костных рыб ознаменовался постепенным переходом определенной их группы от придонного к пелагическому образу жизни. Вместе с ними, являясь уже временными паразитами, сменила образ жизни и часть предков эгид. Это несомненно привело к усилению связи равноногих со своими хозяевами, что послужило причиной перехода их к стационарному паразитизму. Таким образом, меловой период характеризуется появлением первых изопод с этим типом паразитизма. Для цимтоид ими были предки самого многочисленного и широко распространенного в Мировом океане современного рода Lironesa.

Основная дифференциация цимтоид приходится на палеоген — время, когда костистые рыбы получили свое максимальное развитие и стали преобладающими в морских и пресноводных ихтиофаунах (Данильченко, 1964). Такова в общем еще гипотетическая схема происхождения морских цимтоид.

Л и т е р а т у р а

- (Авдеев В. В.) Avdeev V. V. Notes on distribution of marine Cymothoidae (Isopoda, Crustacea) in the Australian — New Zealand region. — *Folia Parasitologica*. Praha, 1978, vol. 25, N 3, p. 281—283.
- Авдеев В. В. О характере географического распространения равноногих ракообразных — паразитов морских рыб. — В кн.: 7-е Всес. сов. по паразитам и болезням рыб. (Тез. докл.). Л., 1979, с. 3—4.
- Авдеев В. В. Равноногие ракообразные сем. Cymothoidae s. str. — мезопаразиты рыб (вопросы систематики, фаунистики, экологии, эволюции). — Автореф. канд. дис. Владивосток, 1980а, 24 с.
- Авдеев В. В. Основные особенности распространения равноногих ракообразных семейств Cymothoidae — мезопаразитов морских рыб. — В кн.: Всес. сов. по проблемам морской биогеографии. Владивосток, 1980б, с. 3—4.
- Берг Л. С. Общая биология, биогеография и палеоихтиология. Т. 5. М., Изд-во АН СССР, 1962. 515 с.
- Гурьянова Е. Ф. Равноногие дальневосточных морей. — Фауна СССР. Ракообразные. Т. 7, вып. 3. М.—Л., 1936. 279 с.
- Данильченко П. Г. Надотряд Teleostei: Костистые рыбы. — В кн.: Основы палеонтологии. М., Наука, 1964, с. 396—472.
- Курочкин Ю. В. Паразитологические исследования Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. — Изв. ТИНРО, 1974, т. 88, с. 5—14.
- Кусакин О. Г. Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные (Isopoda) холодных и умеренных вод Северного полушария. Подотряд Flabellifera. Равноногие ракообразные 1. Л., Наука, 1979. 471 с.
- Левитес Я. М. Историческая геология с основами палеонтологии и геологии. М., 1961. 295 с.
- Суворов Е. К. Основы ихтиологии. Л., Советская школа, 1948. 580 с.
- Bowman T. E., Diaz-Ungria C. Isopods quimotoideos parasitos de peces de las aguas venezolanas. — *Mems Soc. Cienc. nat. (La Salle)*, 1957, vol. 17, N 47, p. 112—124.
- Briggs J. C. Marine zoogeography. McGraw—Hill Book Company, New York, 1974. 474 p.
- Brusca R. C. Range extensione and new host records of Cymothoid isopods (Isopoda : Cymothoidae) in the eastern Pacific ocean. — *Bull. S. Califor. Acad. Sci.*, 1977, vol. 76, N 2, p. 128—134.
- Dollfus R. Ph., Trilles J. P. A propos de la collection R. Ph. Dollfus, mise au point sur les Cymothoadiens jusqu'à present recortes sur des Teleostéens du Maroc et de l'Algerie. — *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 3-e ser., 1976, vol. 390, Zool. 279, p. 821—830.
- Ekman S. Zoogeography of the Sea. London, 1953. 447 p.
- Halle H. M. Review of Australian Isopods of the Cymothoid Group. P. II. — *Trans. Roy. Soc. S. Austr.*, 1926, vol. 50, p. 201—234.
- Nierstrasz H. F. Isopoden der Siboga-Expedition, III. Isopoda genuina. II. Flabellifera. — *Siboga Expedition*, 1931, vol. 32c, p. 123—233.
- Pillai K. N. A preliminary note on the Tanaidacea and Isopoda of Travancore. — *Bull. Res. Inst. Univ. Travancore, Trivandrum*, 1954, vol. 3, N 1, p. 1—21.
- Regan C. T. The distribution of the fishes of the order Ostariophysi. — *Bijdragen Tot de Dierkunde*, 1922, vol. 22, p. 203—208.
- Richardson H. A monograph on the Isopods of North America. — *Bull. U. S. natn. Mus.*, 1905, vol. 54, 727 p.
- Schioedte J. C., Meinert F. Symbolae ad monographiam Cymothoarum Crustaceorum Isopodum Familiae. — *Naturhist. Tidsskr.*, 1879—1884, vol. 3, N 12, p. 321—414; vol. 3, N 13, p. 1—166, 281—378; vol. 3, N 14, p. 221—454.
- Schram F. R. Isopod from the Pennsylvanien of Illinois. — *Science*, 1970, vol. 169, N 3948, p. 40—41.
- Schram F. R. Paleozoogeography of late Paleozoic and Triassic Malacostracans. — *Systematic Zoology*, 1977, vol. 26, N 4, p. 367—379.
- Trilles J. P. Recherche sur les Isopodes Cymothoidae des côtes Francaises. Vol. 1. Bionomie et Parasitisme. Vol. 2. Biologie général et sexualité. — *Thèse Doct. Montpellier*, 1968. 793 p.
- Trilles J. P. Les Cymothoidae (Isopoda, Flabellifera) des côtes francaises. (Systematique, faunistique, ecologie et répartition géographique) I. Les Ceratothoinae Schioedte et Meinert, 1883. — *Bull. Mus. natn. Hist. nat.* 3-e ser., 1972, vol. 91, zool. 70, p. 1191—1229.
- Trilles J. L. Les Cymothoidae (Isopoda, Flabellifera) des côtes francaises. II. Les Anilocridae Schioedte et Meinert, 1881. Genre Anilocra Leach, 1818 et Nerocila Leach, 1818. — *Bull. Mus. natn. Hist. nat.* 3-e ser. 1975, vol. 290, zool. 200, p. 347—378.
- Trilles J. P. Les Cymothoidae (Isopoda, Flabellifera) des côtes francaises. III. Les Lironecinae Schioedte et Meinert, 1884. — *Bull. Mus. natn. Hist. nat.* 3-e ser., 1976, vol. 392, zool. 272, p. 801—820.
- Trilles J. P., Raibaut A. Sur les Cymothoidae (Isopoda, Flabellifera) parasites de poissons marins de Tunisie (2-e note). — *Bull. Mus. natn. Hist. nat.* 3-e ser., 1973, vol. 114, zool. 88, p. 273—281.
- Trilles J. P., Vala J. C. Sur trois espèces de Cymothoidae de la Guadeloupe. — *Bull. Mus. natn. Hist. nat.* 3-e ser., 1975, vol. 318, zool. 225, p. 967—976.

PECULIARITIES OF THE GEOGRAPHIC DISTRIBUTION
AND THE HISTORY OF MARINE ISOPODS FAUNA
FORMATION (THE FAMILY CYMOTHOIDAE S. STR.)

V. V. Avdeev

S U M M A R Y

The marine fauna of isopods of the family Cymothoidae s. str. is arranged into two ecological and geographic groupings: neritic (most species) and oceanic (the genus *Glossobius*, in general). The distribution area of cymothoids represents four coastal regions which are characterized by a high level of endemism and isolation. The nature of distribution of endemic species and genera points to the cymothoids distribution centre in each region: Indo-Malayan, Mediterranean, Caribbean and Tropical Eastern-Pacific. The distribution of most cymothoid species in the Tropical area connects the origin of these isopods with the Thetis Sea. The most ancient place of the cymothoid fauna formation is the Indo-Malayan Archipelago. Paleontological data on teleost fishes, with which cymothoids are closely associated, suggest that the first ancestors of these isopods with stationary parasitism appeared in the Chalk. The main differentiation occurred in Paleogene.
