

УДК 576.

**НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ ТАКСОНОМИИ МОНОГЕНЕЙ
ОТРЯДА DACTYLOGYRIDEA (PLATYHELMINTHES: MONOGENEA)**

© Т. А. Тимофеева

Обсуждаются проблемы таксономии отряда Dactylogyridea Burchowsky, 1937 на разных таксономических уровнях. Показана необходимость ревизии большинства «старых» родов. При ревизии групп более высокого ранга необходимо учитывать филогению хозяев и вопросы зоогеографии. Отряд Tetraonchidea Burchowsky, 1957 упразднен, а все входящие в него семейства включены в отряд Dactylogyridea. Аберрантные сем. Montchadskyellidae и Anoplodiscidae также отнесены к отряду Dactylogyridea. Дактилогириды по своей морфологии очень близки примитивным моногенам и занимают центральное место в их эволюции.

В процессе создания базы данных по моногенам отр. Dactylogyridea Burchowsky, 1937 мировой фауны нами были составлены списки всех валидных видов этого отряда. В настоящее время это самый многочисленный отряд моногеней (около 2500 видов), включающий 198 родов, 15 семейств и 11 подсемейств. Точное число и ранг последних двух таксонов определить трудно, поскольку разные авторы трактуют их по-разному. Кроме того, в базу данных были включены также представители отр. Tetraonchidea Burchowsky, 1957, насчитывающего в своем составе 6 семейств, 13 родов и 56 видов. В ходе этой документальной ревизии выявились многочисленные трудности таксономического порядка, которые нельзя решить на данном этапе работы без проведения ревизии отдельных родов и выяснения филогенетических взаимоотношений последних внутри семейств. В настоящей работе мы попытались проанализировать основные проблемы, стоящие перед исследователями этой группы, решить которые можно только совместными усилиями.

Вначале приведем краткую характеристику отряда Dactylogyridea. В него входят мелкие (как правило, менее 1 мм) черви с прикрепленным аппаратом крючкового типа, состоящим из 14, реже 16, краевых крючков и обычно двух пар срединных крючков, связанных соединительными пластинками в единую систему. Одна или обе пары срединных крючков и соединительные пластинки могут отсутствовать. Внутреннее строение дактилогиридей достаточно однотипно. Передний прикрепительный аппарат железистого типа. Обычно имеется 3 пары головных органов, являющихся по сути резервуарами секрета головных желез. У кальцеостоматид по передне-боковому краю тела располагаются железистые валики. Ротовое отверстие открывается вентрально перед глоткой. Окологлоточные железы хорошо развиты, в самой глотке также имеются железистые клетки. Кишечник двуветвистый (реже одноветвистый, трубковидный); его ветви соединяются в кольцо или оканчиваются слепо; иногда кишечные стволы имеют боковые ветви. Яичник располагается впереди семенника в межкишечном пространстве. Семяпровод у ряда семейств обвивает левую кишечную ветвь, а у некоторых групп яйцевод делает петлю вокруг правого кишечного ствола; у остальных половые протоки располагаются интерцекально. Мужской копулятивный аппарат всегда представлен склеротизированной трубкой, снабженной обычно под-

держивающей пластинкой. Функцию семенного пузырька обычно выполняет расширенная часть семяпровода, но иногда имеется хорошо выраженный семенной пузырек вблизи копулятивного аппарата. Там же располагаются один или два резервуара простатических желез. Оотип открывается обычно наружу вместе или рядом с мужским половым отверстием. Матка присутствует обычно редко. Вагинальные протоки редко парные, обычно одиночная вагина открывается на вентральной стороне тела справа или слева; реже она отсутствует. Спермин изученных представителей отряда имеют одну аксонему и принадлежат IV типу (Justine e. a., 1985). Характер расположения ресничных клеток и чувствительных сенсилл у онкомирацидиев дактилогиридей также очень сходен (Lambert, 1980a, 1980b). Представители отряда паразитируют преимущественно у костистых рыб в самых разнообразных органах (кожа, носовые полости, пищевод, кишечник, мочеточники и др.), но подавляющая их часть является паразитами жабр.

Выяснение таксономии и филогенетических отношений в этом отряде сопряжено с большими трудностями. Дело в том, что, несмотря на свою однотипность, дактилогиридеи обладают широким спектром признаков, связанных со строением прикрепительного аппарата и конечных отделов половой системы, которые могут возникать независимо в самых разных ветвях этой группы, что сильно усложняет выяснение связей между таксонами и выделение синапоморфий (Герасев, 1995).

Проблемы, возникающие в связи с таксономией и филогенией Dactylogyridea, можно условно разбить на три группы: вопросы родового и видового уровней; проблемы, связанные с таксонами более высокого ранга (семейства и подсемейства в рамках отряда), и наконец объем самого отряда и его место в системе моногеней. Рассмотрим их по порядку.

Проблемы видового и родового уровня

Огромные затруднения вызывает работа со «старыми» родами Dactylogyridea, описанными в прошлом или начале этого века. Первоописания представителей этих родов, как правило, неточные и часто содержат ошибки и ни в коей мере не соответствуют современному уровню знаний о группе. Практически все «старые» роды нуждаются в тщательной ревизии. Согласно Кодексу зоологической номенклатуры, старое название рода при этом сохраняется за первым описанным видом рода, для которого дается развернутый и уточненный диагноз и приводится список видов, к нему относящихся. Все другие виды, не подходящие под диагноз, должны быть отнесены ко вновь созданным или уже существующим родам.

Подобная ситуация характерна для некоторых родов пресноводных и морских дактилогиридей: *Dactylogyrus* Diesing, 1850, *Ancyrocephalus* Creplin, 1839, *Haliotrema*, Johnston, Tiegs, 1922 и многих других. Так, в роде *Dactylogyrus* в настоящее время насчитывается свыше 850 валидных видов. Документальная ревизия этого рода была проведена нами ранее (Gibson e. a., 1996). В роде имеются виды как с кольцевидной кишкой, так и со слепо заканчивающимися кишечными стволами, с правосторонним и левосторонним вагинальными отверстиями, с несколькими типами строения копулятивного аппарата и множеством вариантов строения прикрепительного аппарата. Ранее уже делались попытки выделения отдельных групп видов дактилогиридов, обладающих набором характерных морфологических признаков и связанных с определенной группой хозяев (Гусев, 1985; Герасев, 1990). Имеются примеры распределения различных морфологических групп рода *Dactylogyrus* по мировым фаунам (Герасев и др., 1996; Герасев, Тимофеева, 1997).

К роду *Ancyrocephalus* Creplin относятся только несколько видов, паразитирующих на жабрах пресноводных Percidae Европы (Быховский, Нагибина, 1970). Остальные виды, описанные под этим родовым названием с различных пресноводных и даже морских рыб, не имеют к этому роду никакого отношения. Сборная группа видов, называемая *Ancyrocephalus* (s. l.), объединяет около 40 видов паразитов, паразитиру-

ющих преимущественно на карповых Восточной Азии. По-видимому, в эту группу входит несколько близкородственных родов. Для окончательного выяснения таксономии этой группы необходимо уточнить ее связи с пресноводными американскими анцироцефалидами. Однако в систематике последних до сих пор нет полной ясности в синонимике ряда родовых названий.

Огромная работа предстоит также и на видовом уровне: уточнение описаний некоторых видов, наведение порядка в синонимике, выявление новых синонимов и гомонимов и переименование последних. Результатом этой работы должно быть составление полных списков видов рода со всей необходимой атрибутикой.

Проблемы уровня семейств и подсемейств

Еще больше неясностей возникает при определении статуса отдельных семейств и подсемейств внутри отряда. В частности, спор о составе сем. *Dactylogyridae* Burchowsky, 1933 — один из примеров, связанных с этой проблемой. Большинство специалистов считает, что сем. *Dactylogyridae* представляет собой монофилитическую группу пресноводных моногеней, утративших дорсальную пару срединных крючьев и эволюционно тесно связанных с карповыми рыбами (Быховский, Нагибина, 1978; Гусев, 1977, 1978, 1985; Lambert, 1980b, и др.). Богер и Критский (Boeger, Kritsky, 1993) включают в это семейство моногеней с двумя парами срединных крючьев на том основании, что редукция срединных крючьев происходила у дактилогиридей неоднократно и поэтому такой признак не может быть положен в основу диагноза семейства. Действительно, исчезновение одной или обеих пар срединных крючьев или хамулей происходило у дактилогиридей (да и в остальных отрядах моногеней) достаточно часто и независимо. Но в данном случае этот признак является синапоморфией для представителей сем. *Dactylogyridae*, поскольку очевидно, что родоначальником их были формы с уже редуцированными дорсальными крючьями.

В то же время Критский и Богер (Kritsky, Boeger, 1989) совершенно правы, считая сем. *Ancyrocercariae* Burchowsky, Nagibina, 1978 сборной группой. Сейчас фактически к этому семейству относят всех 4-крючковых пресноводных и морских моногеней, не выделенных еще в отдельные семейства. На самом деле это большая группа отдельных семейств, эволюция которых сопряжена с определенными систематическими группами морских или пресноводных рыб. Название *Ancyrocercariae* (s. s.), вероятно, должно остаться только за пресноводными 4-крючковыми моногенеями.

Сложности с выделением таксонов у *Dactylogyridae* во многом обусловлены тем, что отдельные морфологические типы строения органов, которые обычно рассматриваются в качестве признаков, могут формироваться независимо и неоднократно в пределах групп разного ранга (Герасев, 1995). В то же время примитивные (плезиоморфные) признаки также сохраняются в группах, не связанных близким родством. В связи с этим крайне важно правильно выделить весь комплекс признаков, характеризующих ту или иную группу, что резко снижает вероятность отнесения к ней «чужака». Поскольку в группах высокого таксономического ранга всегда существуют как продвинутые, так и более примитивные роды, важно определить «исходный морфологический тип» для группы в целом, необходимый для дальнейшей работы.

Большое значение для выяснения филогенетических связей среди моногеней вообще и дактилогиридей в частности имеет приуроченность таксонов моногеней к определенным группам хозяев (сопряженная эволюция). Все кладограммы, полученные на основе морфологических признаков паразитов, должны быть обязательно проанализированы с учетом эволюционных связей их хозяев и зоогеографии. Практически все описанные в последние двадцать лет роды дактилогиридей объединяют виды, паразитирующие на рыбах или одного семейства, или группы близкородственных родов, или даже на хозяевах одного рода. Смена хозяев у моногеней, конечно, тоже имеет место. Однако это не такое уж частое явление, и сопряжено оно обычно с нарушениями стабильных условий существования пары паразит—хозяин.

Примеры сопряженной эволюции дактилогиридей и рыб исчисляются сотнями. На уровне семейств или подсемейств это: Dactylogyridae, связанные в подавляющем большинстве с карповыми; Ancylodiscoidinae, паразитирующие у сомообразных рыб; Diplectanidae, являющиеся преимущественно паразитами морских Perciformes. Представители рода *Ligophorus* приурочены исключительно к кефалям. *Cichlidogyrus*, *Enterogyrus*, *Scutogyrus* и *Onchobdella* паразитируют на африканских цихлидах, а роды *Gussevia* и *Sciadicleithrum* встречаются на представителях этого семейства в Южной Америке. Анализируя описанную в последние десятилетия фауну моногеней пресноводных рыб Южной Америки, можно отметить, что подавляющее число родов паразитирует, как правило, у представителей одного или нескольких близкородственных семейств рыб (Kohn, Cohen, 1998).

Состав и положение в системе отряда Dactylogyridea

Из характеристики Dactylogyridea, данной нами в начале работы, видно, что она отличается от диагноза, проведенного в работах Гусева (1978, 1985). Отличие касается двух важных признаков: количества краевых крючков и характера кишечника. С фактическим признанием сем. Tetraonchidae в составе отряда Dactylogyridea диагноз последнего охватывает и группы с 16 краевыми крючками и простым мешковидным кишечником (Lambert, 1980b; Justine e. a., 1985; Boeger, Kritsky, 1993; Герасев, 1998, и др.).

Отряд Tetraonchidea Burchowsky, 1957, скорее всего, представляет собой сборную группу, поскольку основным признаком, объединяющим входящие в него семейства, является наличие 16 краевых крючков у личинок и взрослых форм — плезиоморфный признак для всего класса моногеней. Близкие отношения связывают Tetraonchoididae и Bothitrematidae; Tetraonchidae, Neotetraonchidae и Sudanonchidae формируют другую группу; Amphibdellidae достаточно сильно отличается от обеих групп двуветвистым кишечником и обвиванием яйцевода вокруг правого кишечного ствола. Не случайно в классификации Богера и Критского эти три группы оказались в разных подотрядах и даже отрядах низших моногеней (Boeger, Kritsky, 1993). Так, указанные авторы помещают сем. Tetraonchoididae и сем. Bothitrematidae в отряд Gyrodactylidea, основываясь на наличии у них краевых крючков артикулирующего типа. Однако тип копулятивного аппарата, мешковидный кишечник указывают на принадлежность этих двух семейств к отряду Dactylogyridea. Следует также заметить, что появление артикулирующих крючков, вероятно, связано с решением определенной функциональной задачи. Длинные рукоятки гиродактилюсных краевых крючков создают опору для свода диска (вакуумный подсос), а крючковая часть закрепляет края диска на субстрате. У некоторых представителей высших моногеней отряда Mazoscoaeidea подвижное сочленение крючковой части и рукоятки приобретают срединные крючья. Таким образом, вполне вероятно, что артикулирующие крючья (как краевые, так и срединные) возникали в эволюции моногеней независимо. В связи с вышесказанным нам кажется правильным упразднить отряд Tetraonchidea Burchowsky, 1957 и считать все семейства, принадлежавшие ему, входящими в состав Dactylogyridea. Возможно, часть семейств бывшего отряда Tetraonchidea сохранит это наименование в качестве подотряда в рамках Dactylogyridea.

Несколько слов необходимо сказать об одном из самых аберрантных семейств низших моногеней — Montchadskyellidae Burchowsky e. a., 1970. Единственный вид этого семейства, *Montchadskyella intestinale*, был обнаружен в желудке и в передней части кишечника морских окунеобразных рыб сем. Histiopteridae в районе Австралии и Новой Зеландии (Быховский и др., 1970). Эти моногеней обладают следующими чертами. Диск в виде толстостенной мускулистой чаши, на дне которой лежит пара крупных срединных крючков, а по краю располагаются 14 краевых крючков. Головные железы открываются в 2 щелевидных углубления по бокам головного конца. Глаза отсутствуют. Покровы очень толстые, складчатые. Глотка мускулистая с небольшим

числом железистых клеток. Кишечник двуветвистый с многочисленными наружными выростами, его ветви заканчиваются слепо. Яичник изогнутый, яйцевод огибает правый кишечный ствол; оотип переходит в длинную матку, могущую содержать значительное число яиц. Яйцо овальной формы, с длинным филаментом (ножкой). Большой округлый семенник расположен за яичником, семяпровод огибает левый кишечный ствол и тянется к половому отверстию, располагающемуся на конце большого полового выроста, который содержит конечные отделы протоков мужской и женской половой систем. Копулятивный орган в виде прямой склеротизированной трубки со сложным поддерживающим аппаратом. Вагина открывается на конце второго полового выроста, меньших размеров, и имеет вооружение в виде стилета. Оба половых выроста располагаются перпендикулярно к вентральной поверхности тела на уровне расположения яичника и поперечного желточного протока.

Лебедев (1988, 1989) поместил сем. *Montchadskyellidae* в отряд *Monocotylinea*, сближая их таким образом с *Monocotylidae* и *Loimoidae*. Морфологическое обоснование такого положения семейства, как и его диагноз, у Лебедева отсутствует. По личному опыту работы с монокотилидами (Тимофеева, 1985, и др.) могу сказать, что между этими группами нет ничего общего, кроме обвивания яйцевода вокруг правого кишечного ствола и наличия 14 краевых и пары срединных крючьев, признаков, в свою очередь достаточно часто встречающихся среди дактилогиридей. Богер и Критский (Boeger, Kritsky, 1993) выделяют это семейство в отдельный отряд *Montchadskyellidea* Lebedev, 1988. Однако, по моему мнению, *Montchadskyellidae*, вероятнее всего, относится к отряду *Dactylogyridea*. На это указывает их сходство с моногенеями группы «*Diplectanotrema*», которые, несомненно, заслуживают выделения в отдельное семейство. Диплектанотремы обитают в пищевode морских рыб, относящихся к отряду *Perciformes* и некоторым другим родственным отрядам. Сходство с *Montchadskyella intestinale* проявляется у них в наличии двух головных органов, двуветвистого кишечника с боковыми выростами, изогнутого яичника, обвивания семяпровода вокруг левого кишечного ствола, копулятивного аппарата в виде прямой трубки с поддерживающей пластинкой и тем, что в оотипе (правильнее сказать — в матке) может находиться несколько яиц с небольшой ножкой (Герасев и др., 1987). Последний признак, правда, отмечен лишь для одного рода *Pseudodiplectanotrema* Gerasev e. a., 1987. Во всяком случае у вида этого рода в оотипе отмечено несколько яиц (Герасев и др., 1987). По личному сообщению П. И. Герасева, это характерно и для остальных диплектанотрем. Здесь речь идет о настоящей матке, т. к. оотип — это место, где формируется сложное яйцо. Появление матки у низших моногеней — явление достаточно редкое. Прикрепительный аппарат диплектанотрем состоит из 14 краевых и двух пар срединных крючьев, из которых дорсальная пара имеет тенденцию к исчезновению (размеры их часто меньше краевых и соединительная пластинка распадается на две части). В отличие от *Montchadskyella* они не имеют вагины, их яйцевод не огибает кишку и кишечные стволы сливаются за семенником. Однако перечисленные признаки у дактилогиридей имеют ранг рода или семейства и ни в коей мере не препятствуют считать обе группы близкородственными семействами в рамках *Dactylogyridea*.

Сем. *Anoplodiscidae* Tagliani, 1912 является, несомненно, весьма специализированной группой моногеней и имеет ряд морфологических особенностей, ставящих их особняком среди низших моногеней (Rohde e. a., 1992; Watson, Rohde, 1992). Однако заслуживает внимания предположение Огавы и Эгузы (Ogawa, Egusa, 1981) об их связях с семействами *Bothitrematidae*, *Tetraonchidae* и *Tetraonchoididae*. Скорее всего, это семейство следует рассматривать как аберрантную группу, возникшую от каких-то примитивных дактилообразных предков, и числить его в составе отряда *Dactylogyridea*.

В системе *Monogenea Dactylogyridea* занимают важное место. Дело в том, что по своей морфологии они очень близки к исходному для промоногеней типу: мелким формам с прикрепительным аппаратом крючкового типа, наличие которого позволяло им цепляться за жаберный эпителий древних рыб. Недаром Быховский (1957) отмечал, что по своей морфологии к первичным моногенеям ближе всего стоят дактилогириды.

И это несмотря на то, что все основные эволюционные события у дактилогиридей происходили значительно позднее и тесно связаны с костистыми рыбами, появившимися только в начале мезозоя. У представителей дактилогиридей сохранились некоторые примитивные признаки, не встречающиеся в других отрядах моногеней. Это мешковидный кишечник, доставшийся им от предков — прямокишечных турбеллярий. Обвивание семяпроводом левой, а яйцеводом правой кишечной ветвей, на мой взгляд, отголосок такого события в эволюции моногеней, как разделение кишечника в центре тела на два ствола в связи с увеличением места, занимаемого половыми железами и их протоками. Последнее было вызвано необходимостью увеличения половой продукции при паразитическом образе жизни. Закладка срединных крючьев в задней части тела и их последующая миграция в прикрепительный диск также рассматривается нами как древняя черта морфологии первичных моногеней. Склеротизированный полый копулятивный орган также является исходным для моногеней в целом. В то же время тип спермиев, характер вагинальных протоков, не связанных с желточной системой, и еще ряд признаков являются продвинутыми для дактилогиридей.

Наиболее разнообразно и сложно устроен прикрепительный аппарат дактилогиридей. Срединные крючья у них связаны между собой склеротизированными пластинками (bars) в единую систему, в которую могут быть также вовлечены и краевые крючья. Последние часто претерпевают значительный рост и меняют свое положение во время постличиночного развития. Это приводит к тому, что задний конец тела некоторых дактилогиридей приобретает иногда причудливую форму, ничем не похожую на исходный блюдцеобразный вентральный диск личинки. Очень часто одна пара срединных крючьев направлена вентрально, а вторая пара ориентирована дорсально. Такой тип прикрепительного аппарата идеально приспособлен для паразитирования между вторичными жаберными лепестками костистых рыб. В то же время прикрепительный аппарат дактилогиридей необыкновенно пластичен, что позволяет им использовать самые разнообразные экологические ниши на теле хозяина.

По строению прикрепительного аппарата дактилогиридеям наиболее близки представители отряда Gyrodactylidea Vuchowsky, 1937. У гиродактилоидей сохранилась одна пара крючьев, но имеется две соединительные пластинки. Соединительные пластинки, по-видимому, появились у общих предков дактилогиридей и гиродактилоидей очень рано. Однако оба отряда различаются по ряду важных признаков, таких как характер спермиев и хетотаксия, а также другим типом копулятивного аппарата (Lambert, 1980b; Justine e. a., 1985; Shinn e. a., 1998). По мнению ряда авторов, гиродактилиды отделились от общего ствола моногеней очень рано и занимают промежуточное положение между Monopisthocotylea и Polyopisthocotylea (Lambert, 1980a; Llewellyn, 1981; Shinn e. a., 1998). Эволюция остальных отрядов Monopisthocotylea связана прежде всего с увеличением размеров тела паразитов и с освоением ими новых ниш на теле хозяина, требовавших в свою очередь принципиально иных типов прикрепительных аппаратов. Но ведут свое происхождение они опять же от каких-то примитивных дактилогиридей.

Анализ взаимоотношений высших таксонов моногеней, как и анализ связей отдельных семейств внутри отряда Dactylogyridea, требует при построении кладограмм использования всех имеющихся на сегодняшний день признаков, характеризующих эти группы. Выбранные признаки должны быть достаточно консервативными и характеризовать группу высокого таксономического ранга. К сожалению, выбор признаков и трактовка их полярности в подобного рода работах представляются нам иногда произвольными. Анализ признаков, используемых при построении филогенетических схем у моногеней, будет посвящена отдельная публикация. Важно также и применение в подобных исследованиях молекулярно-генетических методов. Однако традиционные методы работы систематика и морфолога продолжают оставаться главенствующими. Наведение порядка в таксономии и филогении отряда Dactylogyridea потребует еще много усилий и труда.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 97-04-48982.

Список литературы

- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 509 с.
- Быховский Б. Е., Коротаяева В. Д., Нагибина Л. Ф. *Montchadskyella intestinale* gen. et sp. n. — новый представитель эндопаразитических моногеней (Monogenoidea) // Паразитология. 1970. Т. 4, вып. 5. С. 451—457.
- Быховский Б. Е., Нагибина Л. Ф. К ревизии рода *Ancyrocephalus* Creplin, 1839 (Dactylogyridae, Ancyrocephalinae) // Паразитология. 1970. Т. 4, вып. 3. С. 193—199.
- Быховский Б. Е., Нагибина Л. Ф. К ревизии Ancyrocephalinae Burchowsky, 1937 (Monogenoidea) // Паразитол. сб. 1978. Т. 28. С. 5—15.
- Герасев П. И. Принципы ревизии рода *Dactylogyrus* (Monogenea) // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 7. С. 17—24.
- Герасев П. И. О независимых изменениях признаков у дактилогирусов (Monogenea: Dactylogyridae) // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 6. С. 538—546.
- Герасев П. И. Семейство Tetraonchidae (Monogenea): структура и положение среди моногеней // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 6. С. 544—552.
- Герасев П. И., Гаевская А. В., Ковалева А. А. Новые роды моногеней группы диплектанотрем (Ancyrocephalinae) // Паразитол. сб. 1987. Т. 34. С. 194—210.
- Герасев П. И., Тимофеева Т. А. Мировая фауна семейства Dactylogyridae (Monogenea), Палеарктика // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 4. С. 364—372.
- Герасев П. И., Тимофеева Т. А., Пугачев О. Н. Мировая фауна семейства Dactylogyridae (Monogenea), Африка // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 4. С. 364—372.
- Гусев А. В. Некоторые спорные вопросы систематики моногеней // Исследования моногеней в СССР (Матер. всесоюз. симпоз. по моногеней). Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1977. С. 10—20.
- Гусев А. В. Monogenoidea пресноводных рыб. Принципы систематики, анализ мировой фауны и ее эволюция // Паразитол. сб. 1978. Т. 28. С. 96—198.
- Гусев А. В. Отряд Dactylogyridea // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1985. С. 15—251.
- (Лебедев Б. И.) Lebedev B. I. Monogenea in the light of new evidence and their position among platyhelminths // *Angew. Parasitol.* 1988. Vol. 29, N 2. P. 149—167.
- Лебедев Б. И. О системе класса моногеноидей // Паразитол. исслед. Владивосток, 1989. С. 16—23.
- Тимофеева Т. А. Морфоэкологические аспекты эволюции монокотилид (Monogenea, Monocotylidae) // Паразитол. сб. 1985. С. 44—76.
- Boeger W. A., Kritsky D. C. Phylogeny and revised classification of the Monogenoidea Burchowsky, 1937 (Platyhelminthes) // *Syst. Parasitol.* 1993. Vol. 26, N 1. P. 1—32.
- Justine J.-L., Lambert A., Mattei X. Spermatozoon ultrastructure and phylogenetic relationships in the monogeneans (Platyhelminthes) // *Int. J. Parasitol.* 1985. Vol. 15, N 6. P. 601—608.
- Gibson D. I., Timofeeva T. A., Gerasev P. I. A catalogue of the nominal species of the monogenean genus *Dactylogyrus* Diesing, 1850 and their host genera // *Syst. Parasitol.* 1996. Vol. 35, N 1. P. 3—48.
- Kohn A., Cohen S. C. South American Monogenea — list of species, hosts and geographical distribution // *Int. J. Parasitol.* 1998. Vol. 28, N 12. P. 1517—1554.
- Kritsky D. C., Boeger W. A. The phylogenetic status of the Ancyrocephalidae Burchowsky, 1937 (Monogenea: Dactylogyroidea) // *J. Parasitol.* 1989. Vol. 75, N 2. P. 207—211.
- Lambert A. Oncomiracidiums et phylogenese des Monogenea (Plathelminthes) 1 Partie: developpement post-larvaire // *Ann. Parasitol. Hum. e. Comp.* 1980. Vol. 55, N 2. P. 165—198.
- Lambert A. Oncomiracidiums et phylogenese des Monogenea (Plathelminthes) Deuxieme partie: structures argyrophiles des oncomiracidiums et phylogenese des Monogenea // *Ann. Parasitol. Hum. e. Comp.* 1980. Vol. 55, N 3. P. 281—326.
- Llewellyn J. Biology of helminths. Evolution of monogeneans // *Parasitology.* 1981. vol. 82, N 4. P. 165—167.
- Ogawa K., Egusa S. The systematic Position of the genus *Anoplodiscus* (Monogenea: Anoplodiscidae) // *Syst. Parasitol.* 1981. Vol. 2, N 4. P. 253—260.
- Rohde K., Watson N. A., Roubal F. R. Ultrastructure of the protonephridial system of the *Anoplodiscus cirrusspiralis* (Monogenea, Monopisthocotylea) // *Int. J. Parasitol.* 1992. Vol. 22, N 4. P. 443—457.

Shinn A. P., Gibson D. I., Sommerville C. Chaetotaxy of members of the Gyrodactylidae (Monogenea), with comments upon their systematic relationships with the Monopisthocotylea and Polyopisthocotylea // *Sist. Parasitol.* 1998. Vol. 39, N 2. P. 81—94.

Watson N. A., Rohde K. Ultrastructure of sperm and spermatogenesis of *Anoplodiscus cirrusspiralis* (Platyhelminthes, Monogenea, Monopisthocotylea) // *Ann. Parasitol. Hum. e. Comp.* 1992. Vol. 67, N 5. P. 131—140.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 20.08.2000

SOME PROBLEMS OF THE TAXONOMY OF MONOGENEANS OF THE ORDER
DACTYLOGYRIDEA (PLATYHELMINTHES: MONOGENEA)

T. A. Timofeeva

Key words: Monogenea, Dactylogyridea, taxonomy.

SUMMARY

Different taxonomic problems of the Dactylogyridea Bychowsky, 1937 are discussed. From the recent point of view, all old genera need a careful revision. Taxa of higher ranks should be analysed taking into account their host phylogeny and zoogeography. The order Tetraonchidea Bychowsky should be disband and all its families should be moved to the Dactylogyridea. The aberrant families Montchadskyellidae and Anoplodiscidae also belong to the Dactylogyridea. Dactylogyrideans are most similar to the primitive monogeneans.
