

УДК 578.895. 122.1

**МИРОВАЯ ФАУНА DACTYLOGYRUS SPP. (PLATHELMINTHES:  
MONOGENEA: DACTYLOGYRIDAE) С ПЯТИЛУЧЕВОЙ  
ВЕНТРАЛЬНОЙ ПЛАСТИНКОЙ ПРИКРЕПИТЕЛЬНОГО ДИСКА.**

**1. СОСТАВ И СТРУКТУРА**

© П. И. Герасев

Зоологический институт РАН  
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034  
E-mail: gerasev\_vermes@zin.ru  
Поступила 18.02.2008

Анализируется состав и структура представителей рода *Dactylogyrus* Diesing, 1850, имеющих в своем большинстве пятилучевую вентральную (дополнительную) пластинку прикрепительного диска и обитающих в основном на палеарктических барбинах. Этот род моногеней объединяет более 900 номинальных таксонов. Его представители в подавляющем большинстве паразитируют на жабрах пресноводных карповых рыб. Род подразделяется на 3 надгруппы, связанные с индо-африканской и китайской равнинной фаунами рыб и Голарктической географической областью. Палеарктическая фауна дактилогирусов паразитирует в основном на ельцовых (*Leuciscinae*) и европейских полиплоидных усачах (*Varbinae* s. s.). Дактилогирусы с пятилучевой пластинкой диска, в большинстве с барбин, имеют палеарктическое происхождение и распространены в северо-западной Африке, Центральной и Южной Европе, Закавказье, Средней Азии и Месопотамии, а также в Индии и на Малаккском п-ове. Проведенный нами ранее анализ распространения дактилогирусов по континентам, географическим регионам, систематическим группировкам рыб, по систематически различным хозяевам внутри отдельного локального географического выдела не всегда приводит к пониманию как сопряженной эволюции этих паразитов и их хозяев рыб, так и к прояснению вопросов видообразования моногеней и филогеографии их хозяев. Поэтому в данной публикации рассмотрены несколько географических регионов, разные таксоны рыб и морфологические группы червей, соответствующие не столько какому-то конкретному морфотипу (пятилучевая пластинка диска и т. п.), сколько отражающие морфологические ряды изменений типов копулятивного органа, дополнительной пластинки и способов прикрепления к жабрам. Более того в анализ включены морфологические группы дактилогирусов, также паразитирующие на палеарктических усачах, но филогенетически не родственные палеарктическим червям с пятилучевой пластинкой, а имеющие африканское, индийское или палеарктическое, но не близко родственное происхождение. Проведена группировка 92 видов дактилогирусов на 78 видах хозяев. Рассмотренные виды дактилогирусов объединяются в 15 морфологических групп, имеющих более 15 типов копулятивного органа, несколько типов посадки (закрепления) червей на жабрах и более чем 10 типов вентральной пластинки.

Представители рода *Dactylogyrus* Diesing, 1850 (Plathelminthes, Monogenea, Dactylogyridae), который сейчас объединяет более 900 номинальных таксонов (Gibson et al., 1996), паразитируют на жабрах пресноводных карповых рыб, обитающих на большинстве континентов за исключением Южной Америки, Австралии, где вся ихтиофауна морского происхождения, и, естественно, Антарктиды. Дактилогирусы обычно строго приурочены к определенным видам и родам рыб и обладают ярко выраженной специфичностью (Герасев, 2005; Герасев и др., 2007). Проводимый в течение многих лет анализ морфологии этих червей (Герасев, 1981, 1989а, б, 1990а, б, 1991, 1995; Герасев и др., 1996; Герасев, Тимофеева, 1997, и др.) показал, что род подразделяется на 3 основные большие морфофаунистические надгруппы, связанные в своем обитании с: 1) индо-африканской фауной, 2) китайской равнинной фауной рыб и 3) Голарктической географической областью. Последняя объединяет Палеарктику (на западе от Атласских гор северо-западной Африки, на юге до Средней Азии и Месопотамии, и на востоке Азии граница проходит примерно по реке Амур) и Неарктику, включающую Сев. Америку.

Первая из этих морфофаунистических надгрупп (индо-африканская) характеризуется преобладанием рыб, относимых к *Barbinae* s. l. Род *Barbus* сейчас насчитывает более 800 видов (Tsigenopoulos, Berrebi, 2000) и, по меткому высказыванию Миерса (Myers, 1960), является «monstrous aggregation». Здесь же отметим, что африканские усачи обычно имеют диплоидный набор хромосом, а палеарктические *Barbus* s. s. полиплоидны (Berrebi, 1995; Tsigenopoulos, Berrebi, 2000; Durand et al., 2002; Tsigenopoulos et al., 2002). В африканской фауне на барбинах широко распространены представители *Dactylogyrus pseudanchoratus* group species, *D. varicorhinus* group spp. и других групп (Gussev, 1976; Paperna, 1979; Герасев и др., 1996). На палеарктических *Barbus* s. s. преобладают дактилогирусы с пятилучевой вентральной пластинкой диска. Вместе с барбусами представители индо-африканских морфологических групп дактилогирусов представлены на Иберийском п-ове (El-Gharbi et al., 1992), в Закавказье (Гусев, 1985) и в Месопотамской подобласти Палеарктики (Gussev et al., 1993; Jalali et al., 1995; Jalali et al., 2000). Палеарктические моногенеи с пятилучевой пластинкой диска в свою очередь обнаружены в Индии и на Малаккском п-ове (Gussev, 1976; Lim, Furtado, 1986, и др.).

Вторая морфофаунистическая надгруппа дактилогирусов (китайская равнинная) паразитирует на пескарях (*Gobioninae*), культринах (*Cultrinae*), подустах-чернобрюшках (*Xenocyrinae*), горчаках (*Acheilognathinae*), толстолобиках (*Hypophthalmichthinae*), амуррах<sup>1</sup> и других представителях китайской равнинной фауны рыб. Пескари и горчаки, расселяясь в западном направ-

<sup>1</sup> Некоторые исследователи (Богущая, 1988, 1990; Богущая, Насека, 2002, 2004) вслед за предыдущими авторами (Крыжановский, 1947, 1949) помещают дальневосточных толстолобиков (*Hypophthalmichthys* и *Aristichthys*) и желтощека (*Elopichthys bambusa*) в «безусую» ветвь карповых, а именно в подсемейство ельцовых рыб *Leusiscinae*. Дальневосточных амуров (*Ctenopharyngodon* и *Mylopharyngodon*) и усатого голавля (*Squaliobarbus*) в усатую ветвь карповых — в подсемейство усачей *Barbinae*. Критический разбор этих положений, с точки зрения распространения на этих группах рыб дактилогирусов, будет проведен в следующей статье. Здесь же только отметим, что по молекулярно-генетическим данным, эти 6 родов амуро-китайских рыб близкородственны и не могут быть отнесены к столь разным ветвям карповых рыб. Более того, они являются сестринской группой (*Squalibarbusin*) к культринам и другим подсемействам китайских равнинных рыб (Cunha et al., 2002; Liu, Chen, 2003; Kuwahara, Nakajima, 2004; Yang et al., 2006).

лении по Азии и Европе, принесли «на себе» и несколько видов китайских дактилогирусов (Гусев, 1985) из соответствующих китайских морфологических групп.

В китайской фауне (2-я надгруппа) и в Палеарктике (3-я надгруппа) широко распространены представители *Cyprininae* (например, роды *Cyprinus* и *Carassius*). На них обитают в основном виды *Dactylogyrus anchoratus* group spp. и т. д., которые по типу копулятивного органа, но не типам специализированных («анхоратусных», «вастаторных» и т. д.) срединных крючьев,<sup>2</sup> могут быть отнесены к предковой группе дактилогирусов, исходной для всей голарктической фауны этих моногеней (Гусев, 1978; Герасев, 1989б).

В то же время по всей Голарктике отдельными включениями с разорванным ареалом встречаются редкие представители дактилогирусов, паразитирующие на пресноводных окунеобразных. На ерше (*Gymnocephalus cernua*, Percidae) отмечено 2 вида дактилогирусов — *Dactylogyrus amphibothrium* и *D. hemiamphibothrium*. На байкальских широколобках (*Cottocomephoridae*) обнаружен *D. colonus*. В Северной Америке с *Cottus bairdi* (Cottidae) описан *Dactylogyrus unguiformis*; и с этого же хозяина и с *Cottus cognatus* весьма сомнительный *Dactylogyrus buddi*. Эти 5 видов имеют просто организованный прикрепительный диск и копулятивный орган исходного для голарктических дактилогирид (Герасев, 1989б) анхоратусного типа. Эти морфологически близкие виды, паразитируя в Голарктике иногда на значительном расстоянии друг от друга, на древних пресноводных окунеобразных 3 семейств и имея черты исходных палеарктических дактилогирид,<sup>3</sup> весьма вероятно, являются своего рода реликтовым «осколком» примитивных, первичных дактилогирусов.

Связь Палеарктической и Неарктической субфаун дактилогирид (3-я морфо-фаунистическая надгруппа) была обоснована Гусевым (1978). По его мнению, все северо-американские дактилогирусы произошли от видов, обитающих на палеарктических гольянах (*Phoxinus*) и лине (*Tinca*). Сейчас генетическая связь гольянов с северо-американскими ельцовыми, также как и определенная обособленность линея, доказаны генетическими методами (Cuhna et al., 2002).

Представители палеарктической фауны дактилогирусов паразитируют преимущественно на ельцовых (*Leuciscinae*) и на европейских усачах (*Barbinae* s. s.), реже на вьюновых (*Cobitidae*) и других группах рыб (Гусев, 1985). При этом палеарктические барбины представлены в основном полиплоидными видами (Tsigenopoulos, Verrebi, 2000; Durand et al., 2002).

В то же время часть представителей ельцовых, распространяясь на восток в сторону Берингеи, осталась обитать на Дальнем Востоке (гольяны,

<sup>2</sup> Разные темпы изменений структур половой системы или органов прикрепления встречаются у дактилогирусов довольно часто (Герасев, 1995). Собственно дактилогирусы с пятилучевой дополнительной пластинкой диска показывают несколько ярких примеров подобных изменений, которые будут проиллюстрированы и проанализированы в следующей публикации. См. также сноску № 8.

<sup>3</sup> Анхоратусный копулятивный орган, отмеченный для этих дактилогирусов с пресноводных окунеобразных, у *Dactylogyrus amphibothrium* может формировать длинную «рукоятку», отходящую от его поддерживающей части. Это же образование имеется у *D. vastator* и *D. crassus*, паразитирующих на *Cyprinus* и *Carassius*, и у копулятивного органа *Dactylogyrus pseudaspis* с дальневосточных красноперок (*Tribolodon* spp.). Этот факт сближает группы червей с анхоратусным копулятивным органом с пресноводных окунеобразных, собственно карповых и примитивных ельцовых.

османы, угаи), и на них по-прежнему паразитируют представители палеарктических групп дактилогирусов. При этом не произошел как переход этих червей на амуро-китайских рыб, так и обратные гостальные переключения. Эта же строгая и узкая специфичность без гостальной радиации (захвата) как новых хозяев, так и перехода на «рыб-иммигрантов» червей с «аборигенных» рыб, отмечена для пескарей и горчаков, перемещавшихся в другом направлении — с востока на запад.

Ранее были описаны и проанализированы: 1) фауна дактилогирусов одного из континентов — Африки (Герасев и др., 1996); 2) географического региона — Палеарктики (Герасев, Тимофеева, 1997); 3) фауна всех моногеней, обитающих на одной систематической группе рыб — пескарях (Герасев, 2008, 2009); 4) а также заявлен анализ неспецифичного паразитирования и взрывообразного видообразования дактилогирид на дальневосточных рыбах (Колпаков и др., 2007; Gerasev et al., 2007; Герасев и др., 2008). Однако это не всегда приводило к глубокому пониманию коэволюционных взаимоотношений паразитов и рыб, видообразованию моногеней и филогеографии их хозяев, так как охватывались не все возможные комбинации распространения моногеней по филогеографическим группам хозяев. Это связано с тем, что нет четкой приуроченности морфологических групп червей ни к одной из перечисленных «плоскостей» анализа. Ведь палеарктические дактилогирусы обитают на северо-западе Африки (El-Gharbi et al., 1994), и их дериваты паразитируют на рыбах из Индии и Юго-Западной Азии (Gussev, 1976; Lim, Furtado, 1986, и др). Часть групп индо-африканских червей на барбинах проникли в Палеарктику (Гусев, 1985; Gussev et al., 1993; Jalali et al., 1995; Jalali et al., 2000). На пескарях обитают как их исконные, коэволюционно с ними связанные моногенеи, так и вторично появившиеся на них с других рыб (Герасев, 2008, 2009).<sup>4</sup>

В данном исследовании рассматривается фауна дактилогирусов, обладающих преимущественно пятилучевой дополнительной вентральной пластинкой диска и обитающих на палеарктических усачах (*Varbinae s. s.*), режельцовых, и барбинах (*Varbinae s. l.*) из Индии и с Малаккского п-ова. В настоящий анализ привлечены несколько географических выделов, разные таксоны рыб и морфологические группы червей, соответствующие не столько какому-то конкретному морфотипу по одному из признаков, сколько отражающие морфологические ряды изменений типов копулятивного органа, дополнительной пластинки и способа прикрепления червей на жабрах. Это будет способствовать анализу: 1) видообразования и филогении дактилогирусов (в основном с пятилучевой дополнительной пластинкой прикрепительного диска); 2) сопряженной эволюции этих дактилогирид и их рыб-хозяев (в большинстве своем — барбин); 3) выяснению места происхождения палеарктических полиплоидных барбин, и 4) пониманию процессов расселения этих рыб по территории Палеарктики.

В статью включены 92 вида дактилогирусов с 78 видов хозяев. Черви подразделяются на 15 морфологических групп, объединяющих более 15 типов копулятивного органа, несколько типов посадки (закрепления) червей на жабрах и более 10 типов дополнительной пластинки.

---

<sup>4</sup> Однако для представителей малочисленного семейства моногеней — тетраонхид (*Monogenea*, *Dactylogyridea*, *Tetraonchidae*) и их хозяев было описана сопряженная эволюция, включающая коэволюцию и гостальные переключения, а также алло- и симпатрическое видообразование этих моногеней (Герасев, 2003, 2004а,б; Герасев, Пугачев 2004; Gerasev et al., 2005).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Рассмотрены 53 представителя рода *Dactylogyrus* Diesing, 1850, обладающие в основном пятилучевой вентральной (дополнительной) пластинкой прикрепительного диска и паразитирующие на *Barbinae* s. l., реже *Leuciscinae* (табл. 1). В прикрепительном диске *Dactylogyridae* s. s. et sensu *Vukhowsky et Nagibina*, 1978 имеются 2 пластинки. Дорсальная соединительная (по терминологии Гусева, 1985) связывает мышцами срединные крючья, направленные остриями на спинную сторону тела. А вентральная дополнительная (Гусев, 1985) пластинка расположена на брюшной стороне диска, где нет срединных крючьев, а имеются только краевые. Это резко отграничивает собственно дактилогирид от других семейств отряда, имеющих 2 пары срединных крючьев, связанных мышцами с вентральной и дорсальной соединительными пластинками. Вентральная пластинка дактилогирусов поддерживает и/или связана мышцами с двумя парами краевых крючьев, направленных на вентральную сторону диска, и формируется в разных фаунах и группах дактилогирид неоднократно и независимо (Герасев, 1991). В случае пластинки именно пятилучевой формы она (по терминологии Гусева, 1985) проходит в онтогенезе (и очевидно филогенезе) следующие стадии: 1) «—» (палочковидная); 2) «⊥» (обратно «Т»-образная); 3) «+» (крестообразная недоразвитая); 4) «¥» (пятилучевая); 5) «+» (крестообразная полуредуцированная); 6) «|» (редуцированная в виде стержня); 7) «0» (полная утрата) (Быховский, 1957, рис. 146, стр. 147; Герасев, 1991).<sup>5</sup>

Для более углубленного анализа в дополнение к морфотипам вентральной пластинки показано, что эти дактилогирусы обладают как минимум 11 типами копулятивного органа, различными типами срединных крючьев и типами посадки червей на жабрах рыб (табл. 2).<sup>6</sup> Большинство названий этих типов копулятивного органа, отражающих латинское название их типового вида, было предложено Гусевым (1985). Мы дополнили их развернутыми описаниями, часто отсутствующими в тексте «Определителя...» (Гусев, 1985), и новыми типами, отмеченными у дактилогирусов, описанных в последнее время или вне территории бывшего СССР. В этой таблице также приведены морфотипы срединных крючьев, типы прикрепления к жабрам и типы вентральной пластинки, строение которой может меняться в пределах группы червей с единым типом копулятивного органа, например «линстовного».

Число морфотипов различных признаков из табл. 2 может быть увеличено, например, за счет 5 типов копулятивного органа у дактилогирусов из Юго-Восточной Азии (Малайзия, Таиланд).<sup>7</sup> Более того типичный кольцевой «хондростомный» тип копулятивного органа (Гусев, 1985) у дактилогирусов с барбусов из северо-западной Африки (Атласские горы) трансфор-

<sup>5</sup> У ряда видов дактилогирусов, описанных из Юго-Восточной Азии (Малайзия, Таиланд), пятилучевая пластинка зарисована в перевернутом виде, что было выяснено по нашей просьбе доктором Радимом Эргенсом при просмотре типового материала, хранящегося в Институте паразитологии Чешской Академии наук (Чешские Будевеицы).

<sup>6</sup> По мнению Гусева (1985), копулятивный орган «кульвицного» типа имеется у *D. petenyi* Kastak, 1957 (по нашим представлениям, у него «маллеусный» тип копулятивного органа) и у *D. dyki* Ergens et Lucky, 1959 («карпатикусный» тип копулятивного органа — *П. Г.*), с чем мы не согласны в обоих случаях.

<sup>7</sup> Мы не включаем эти виды в анализ, так как их рисунки в ряде случаев столь схематичны, что невозможно отличить собственно трубку копулятивного органа от одной из структур его поддерживающей части.

Таблица 1

Встречаемость морфологических групп дактилогирусов (преимущественно с пятилучевой вентральной пластинкой диска) на Barbinae s. l. и Leuciscinae

Table 1. Occurrence of morphological groups of *Dactylogyrus* spp. (mainly with five rayed ventral bar of the haptor) on Barbinae s. l. and Leuciscinae

| Номер группы | Номер вида | <i>Dactylogyrus</i> spp. (тип дополнительной пластинки) | Тип копулятивного органа | Хозяева (число видов рыб, зараженных этим видом моногеней)   | Место распространения                                      |
|--------------|------------|---|--------------------------|--|--|
| I            | 1          | <i>D. malleus</i> Linstow, 1877 (⊥)                     | «Маллеусный»             | <i>Barbus barbus</i> , <i>Luciobarbus brachycephalus caspicus</i> (2)  | Бассейны Эльбы, Одера, Роны, реки Черного моря, Закавказье |
|              | 2          | <i>D. petenyi</i> Kastak, 1957 (⊥)                      |                          | <i>Barbus petenyi</i> , <i>B. kubanicus</i> (2)  | Бассейны Дуная, Кубани                                     |
| II           | 3          | <i>D. carpathicus</i> Zachvatkin, 1951 (¥)              | «Карпатикусный»          | <i>Barbus barbus</i> , <i>B. tauricus</i> , <i>B. petenei</i> , <i>B. kubanicus</i> (4)  | Бассейн Дуная, реки Крыма, Кубань, реки Юж.Франции         |
|              | 4          | <i>D. dyki</i> Ergens et Lucky, 1959 (⊥)                |                          | <i>Barbus barbus</i> , <i>B. petenyi</i> (2)   | Бассейн Дуная, Эльбы, Одера                                |
|              | 5          | <i>D. legionensis</i> Lanza et Pellitero, 1982 (0)      |                          | <i>Barbus bocagei</i>  | Иберийский п-ов  |
| III          | 6          | <i>D. linstowi</i> Bychowsky, 1936 (⊥)                  | «Линстовный»             | <i>Barbus lacerta cyri</i> , <i>B. ciscaucasicus</i> , <i>B. mursa</i> , <i>Luciobarbus brachycephalus</i> , <i>L. b. caspius</i> , <i>L. capito</i> , <i>L. c. conocephalus</i> , <i>Schizotorax intermedius</i> , <i>Sch. pseudaksaiensis</i> , <i>Sch. p. issykkuli</i> (9) | Закавказье, Казахстан, Ср. Азия                            |
|              | 7          | <i>D. linstowoides</i> El-Gharbi et al., 1992 (⊥)       |                          | <i>Barbus guiraonis</i> , <i>B. graellsii</i> (2)  | Иберийский п-ов  |
|              | 8          | <i>D. andalusiensis</i> El-Gharbi et al., 1992 (+)      |                          | <i>Barbus microcephalus</i> , <i>B. sclateri</i> (2)   |  |
|              | 9          | <i>D. ballistae</i> Visente, 1981 (0)                   |                          | <i>Barbus bocagei</i> , <i>B. comizo</i> , <i>B. sclateri</i> (3)  |  |
|              | 10         | <i>D. goktschaicus</i> Gusev, 1966 (+)                  |                          | <i>Barbus goktschaicus</i> , <i>B. lacerta cyri</i> , <i>B. tauricus</i> , <i>B. kubanicus</i> , <i>B. mursa</i> , <i>Luciobarbus capito</i> (6)   | Реки Крыма, Кубань, Закавказье                             |
|              | 11         | <i>D. crivellius</i> Dupont et Lambert, 1986 (¥)        |                          | <i>Barbus prespensis</i>   | Реки Сев. Греции, Сев. Италии                              |
| IV           | 12         | <i>D. kulwieci</i> Bychowsky, 1931 (¥)                  | «Кульвицкий»             | <i>Barbus ciscaucasicus</i> , <i>B. lacerta cyri</i> , <i>Luciobarbus capito</i> , <i>L. c. conocephalus</i> , <i>L. brachycephalus</i> , <i>L. b. caspius</i> (5)   | Закавказье, Казахстан, Ср. Азия                            |

Таблица 1 (продолжение)

| Номер группы | Номер вида | <i>Dactylogyrus</i> spp. (тип дополнительной пластинки) | Тип копулятивного органа | Хозяева (число видов рыб, зараженных этим видом моногеней)  | Место распространения  |                                     |
|--------------|------------|---|--------------------------|---|--|-------------------------------------|
| V            | 13         | <i>D. akaraikus</i> Mikailov, 1974 (+)                  | «Катларинусный»          | <i>Barbus lacerta cyri</i>  | Закавказье   |                                     |
|              | 14         | <i>D. chramulii</i> Kojava, 1966 (¥)                    |                          | <i>Capoeta capoeta</i> , <i>C. c. sevangi</i> , <i>C. c. gracilis</i> (3)                               |  |                                     |
|              | 15         | <i>D. gracilis</i> Mikailov, 1974 (¥)                   |                          | <i>Capoeta capoeta sevangi</i> , <i>C. c. gracilis</i> (2)  | Закавказье и Месопотамия (Иран)  |                                     |
|              | 16         | <i>D. persis</i> Bychowsky, 1949 (¥)                    |                          | <i>Barbus lacerta cyri</i> , <i>Barbus luteus</i> (2)   |  |                                     |
|              | 17         | <i>D. jamansajensis</i> Osmanov, 1958 (¥)               |                          | <i>Barbus ciscaucasicus</i> , <i>Barbus lacerta cyri</i> , <i>Luciobarbus capito conocephalus</i> , (2) |  | Средняя Азия, Казахстан, Закавказье |
|              | 18         | <i>D. scrijabinensis</i> Osmanov, 1958 (¥)              |                          | <i>Luciobarbus brachycephalus</i>   | Средняя Азия   |                                     |
|              | 19         | <i>D. inutilus</i> Bychowsky, 1949 (¥)                  |                          | <i>Barbus xanthopterus</i>  | Месопотамия (бассейн Тигра, Ирак)                                      |                                     |
|              | 20         | <i>D. kersini</i> Gussev et al., 1993a (¥)              |                          | <i>Barbus kersin</i>  | Месопотамия (бассейн Тигра, Иран)                                      |                                     |
|              | 21         | <i>D. deziensis</i> Gussev et al., 1993a (¥)            |                          |   |  |                                     |
|              | 22         | <i>D. deziensioides</i> Gussev et al., 1993a (¥)        |                          |   |  |                                     |
|              | 23         | <i>D. catlarius</i> Gussev, 1976 ( )                    |                          |   | <i>Labeo goniis</i> , <i>L. calbasi</i> , ** <i>Gibelion catla</i> (3) | Индия                               |
|              | 24         | <i>D. brevicardus</i> Gussev, 1976 (+)                  |                          |   | <i>Hypselobarbus dubius</i>  |                                     |
|              | 25         | <i>D. magnicordus</i> Gussev, 1976 (+)                  |                          |   |  |                                     |
|              | 26         | <i>D. vicinus</i> Gussev, 1976 (¥)                      |                          |   | <i>Labeo calbasi</i> **  |                                     |
|              | 27         | <i>D. crucitrabus</i> Gussev, 1976 (¥)                  |                          |   | <i>Cirrhina reba</i>   |                                     |
|              | 28         | <i>D. lohani</i> Gussev, 1976 (¥)                       |                          |   | <i>Labeo bata</i>  |                                     |
|              | 29         | <i>D. chitravanshii</i> Gussev, 1976 (¥)                |                          |   | <i>Labeo fimbriatus</i>  |                                     |
|              | 30         | <i>D. mriglii</i> Gussev, 1976 (¥)                      |                          |   | <i>Cirrhina mrigala</i> , <i>C. mrigalax</i> , <i>Labeo rohita</i>     |                                     |
|              | 31         | <i>D. lapei</i> Gussev, 1976 (¥,  )                     |                          |   | <i>Labeo goniis</i> , <i>L. calbasi</i> , ** <i>L. rohita</i> (3)      |                                     |
| VI           | 32         | <i>D. barbui</i> Gussev et al., 1993b (¥)               | «Барбулисный»            | <i>Barbus barbulus</i>  | Месопотамия (бассейн Тигра, Ирак)                                      |                                     |

|      |    |  |   |  |  |
|------|----|--|---|--|--|
|      | 33 | <i>D. pavlovskiy</i> Bychowsky, 1949 (¥)                   | «Павловскоидный»                                | <i>Barbus grypus</i> , <i>Mesopothamichthys sharpeyi</i> (2)   |  |
| VII  | 34 | <i>D. auriculatus</i> (Nordmann, 1832) (0)                 | «Аурикулятусный»                                | <i>Abramis brama</i> , <i>Abramis b. orientalis</i> , <i>Ballerus ballerus</i> * (3)   | Европа и Средняя Азия (в ареале хозяев)    |
|      | 35 | <i>D. simplicialeata</i> Bychowsky, 1931 (I)               |   | <i>Pelecus cultratus</i>   | Европа                                     |
|      | 36 | <i>D. ivanovichi</i> Ergens, 1970 (0)                      |   | <i>Pachichilon pictum</i>  | Скадарское озеро на Балканском полуострове |
| VIII | 37 | <i>D. affinis</i> Bychowsky, 1933 (¥)                      | «Аффинисный»                                    | <i>Barbus ciscaucasicus</i> , <i>Barbus lacerta cyri</i> , <i>Luciobarbus capito</i> , <i>L. c. conocephalus</i> , <i>L. brachicephalus</i> , <i>L. b. caspius</i> (5) | Закавказье, Казахстан, Средняя Азия        |
| IX   | 38 | <i>D. cornu</i> Linstow, 1878 (¥)                          | «Корноидный»                                    | <i>Vimba vimba</i> , <i>Blicca bjoerkna</i> (2)  | Европа (в ареале хозяев)                   |
|      | 39 | <i>D. cornoides</i> Glaser et Gussev, 1971 (¥)             |   |  |  |
| X    | 40 | <i>D. cristatocleithrium</i> Lim et Furtado, 1986 (¥)      | Различные типы                                  | <i>Puntius</i> spp.  | Юго-Восточная Азия (Малайзия)              |
|      | 41 | <i>D. pentabrachicleithrium</i> Lim et Furtado, 1986 (¥)   |   |  |  |
|      | 42 | <i>D. pentabrachiatus</i> Lim et Furtado, 1986 (¥)         |   |  |  |
|      | 43 | <i>D. puntioplites</i> Chinabut et Lim, 1994 (¥)           |   | <i>Pyntiopletes protozysron</i>  | Юго-Восточная Азия (Таиланд)               |
|      | 44 | <i>D. hominis</i> Kaewwiyudth et Chinabut, 1999 (¥)        |   | <i>Osteochilus hasseli</i>   |  |
| XI   | 45 | <i>D. borjensis</i> El-Gharbi, Birgi et Lambert, 1994 (¥)  | «Хондростомный» тип и производные от него формы | <i>Barbus (Barbus) nasus</i>   | Атласские горы Северо-Западной Африки      |
|      | 46 | <i>D. atlasensis</i> El-Gharbi, Birgi et Lambert, 1994 (¥) |   | <i>Barbus (B.) pallaryi</i>  |  |
|      | 47 | <i>D. ksibii</i> El-Gharbi, Birgi et Lambert, 1994 (¥)     |   | <i>Barbus (B.) ksibii</i> , <i>B. (B.) callensis</i> , <i>B. (B.) magniatlantis</i> (3)  |  |
|      | 48 | <i>D. guirensis</i> El-Gharbi, Birgi et Lambert, 1994 (0)  |   | <i>B. (B.) pallaryi</i>  |  |



Таблица 1 (продолжение)

| Номер группы | Номер вида | <i>Dactylogyrus</i> spp. (тип дополнительной пластинки)       | Тип копулятивного органа | Хозяева (число видов рыб, зараженных этим видом моногеней)   | Место распространения |
|--------------|------------|---|--------------------------|--|-----------------------|
|              | 49         | <i>D. ksibioides</i> El-Gharbi, Birgi et Lambert, 1994 (¥)    |                          | <i>B. (B.) callensis</i> , <i>B. (B.) moulouyensis</i> (2)   |                       |
|              | 50         | <i>D. draaensis</i> El-Gharbi, Birgi et Lambert, 1994 (¥)     |                          | <i>B. (B.) pallaryi</i>  |                       |
|              | 51         | <i>D. heteromorphus</i> El-Gharbi, Birgi et Lambert, 1994 (¥) |                          | <i>B. (B.) callensis</i>   |                       |
|              | 52         | <i>D. tunisisnsis</i> El-Gharbi, Birgi et Lambert, 1994 (¥)   |                          |  |                       |
|              | 53         | <i>D. fibriphallus</i> El-Gharbi, Birgi et Lambert, 1994 (¥)  |                          | <i>B. (B.) figuinsis</i> , <i>B. (B.) lepineyi</i> , <i>B. (B.) massaensis</i> , <i>B. (B.) moulouyensis</i> , <i>B. (B.) pallaryi</i> , <i>B. (B.) isenesis</i> (6) |                       |

Примечание. \* — Ясюк (1990) отмечает массовое паразитирование *Dactylogyrus auriculatus* на *Ballerus ballerus* в Волге. \*\* — этот вид в каталоге рыб, приведенном на сайте [weschmeyer@calacademy.org](mailto:weschmeyer@calacademy.org) отсутствует.

Таблица 2

Морфотипы дактилогирисов (преимущественно с пятилучевой вентральной пластинкой диска), обитающие на Barbinae s. l. и Leuciscinae  
 Table 2. Morphological types of *Dactylogyrus* spp. (mainly with five rayed ventral bar of the haptor), parasitizing onto Barbinae s. l. and Leuciscinae

| Номера групп и видов | Типовой вид группы; описание типа копулятивного органа  | Описание типа срединных крючьев и типа закрепления на жабрах (посадки)  | Описание типа дополнительной вентральной пластинки   | Хозяева и регион их распространения   |
|----------------------|---|---|--|---|
| I;<br>1—2            | <i>D. malleus</i> Linstow, 1877; «маллеусный» тип.* Короткая С-образная трубка с расширенным началом резко сужается к концу. Поддерживающая часть в центральной части имеет отросток, охватывающий трубку, ее конечная часть расширена в виде пластинки, укрепленной ребрами—когтями или представлена только последними | «Вундерный» тип срединных крючьев, закрепление распорным заякориванием  | «⊥»-образная   | <i>Barbus barbus</i> , <i>B. petenyi</i> , <i>B. kubanicus</i> ; <i>Luciobarbus brachycephalus caspicus</i> ; Дунай, Кубань, Эльба, Одер, Рона, реки Черного моря, Восточное Закавказье   |
| II;<br>3—5           | <i>D. carpathicus</i> Zachvatkin, 1951; «карпатический» тип. Начало S-образной трубки средней длины расширено. Поддерживающая часть в виде двух последовательно соединенных изогнутых крыловидных пластин. Имеется отросток, охватывающий трубку  | «Вундерный» и «сфирноидные» типы срединных крючьев, закрепление распорным заякориванием или (Иберийский п-ов) сфирноидным заземлением | «⊥»- или «¥»-образная при «вундерном» типе срединных крючьев и закрепление распорным заякориванием; при сфирноидной посадке утрачивается (0)                       | <i>Barbus barbus</i> , <i>B. tauricus</i> , <i>B. petenei</i> , <i>B. kubanicus</i> , <i>Barbus bocagei</i> ; Дунай, реки Крыма, Кубань, юг Франции. Иберийский п-ов  |
| III;<br>6—11         | <i>D. linstowi</i> Vychowsky, 1936; «линстовный» тип.* Начало S-образной трубки средней длины каплевидно расширено. Центральный элемент поддерживающей части представлен широкой пластинкой в виде ладони или производной от нее формы  | «Вундерный» и «сфирноидные» типы срединных крючьев, закрепление распорным заякориванием или (Иберийский п-ов) сфирноидным заземлением | При распорном заякоривании «⊥»-, «¥»-, «+»-образные, последние как недоразвитые, так и полуредуцированные пятилучевые, утрачивается (0) при сфирноидном заземлении | <i>Barbus prespensis</i> , <i>B. guiraonis</i> , <i>B. graellsii</i> , <i>B. microcephalus</i> , <i>B. sclateri</i> , <i>B. bocagei</i> , <i>B. comizo</i> , <i>B. sclateri</i> , <i>B. goktschaicus</i> , <i>B. lacerta cyri</i> , <i>B. tauricus</i> , <i>B. kubanicus</i> , <i>B. mursa</i> , <i>Barbus lacerta cyri</i> , <i>B. ciscaucasicus</i> , <i>Luciobarbus capito</i> , <i>L. c. conocephalus</i> , <i>L. brachycephalus</i> , <i>L. b. caspius</i> , <i>Schizotorax intermedius</i> , <i>Sch. pseudakaisiensis</i> , <i>Sch. p. isykkuli</i> ; Сев. Греция, Сев. Италия, Иберийский п-ов, реки Крыма, Кубань, Закавказье, Израиль, Казахстан, Ср. Азия |

Таблица 2 (продолжение)

| Номера групп и видов | Типовой вид группы; описание типа копулятивного органа   | Описание типа срединных крючьев и типа закрепления на жабрах (посадки)                                       | Описание типа дополнительной вентральной пластинки   | Хозяева и регион их распространения   |
|----------------------|--|--|--|---|
| IV;<br>12—22         | <i>D. kulwieci</i> Vuchowsky, 1931; «кульвиц-ный» тип.** Начало S-образной относительно длинной трубки толстостенное, вытянутой формы. Поддерживающая часть очень сложной формы в виде полусвернутой пластинки с пальцевидными или когтевидными отростками разной длины и конфигурации у разных видов  | «Вундерный» тип срединных крючьев, закрепление распорным заякориванием                                       | «¥»-образная или полуре-дуцированная до «+»-об-разной  | <i>Barbus ciscaucasicus</i> , <i>B. lacerta cyri</i> , <i>B. luteus</i> , <i>B. mursa</i> , <i>B. xanthopterus</i> , <i>B. kersin</i> , <i>Lucio-barbus capito</i> , <i>L. c. conocephalus</i> , <i>L. brachyce-phalus</i> , <i>L. b. caspius</i> , <i>Capoeta capoeta</i> , <i>C. c. se-vangi</i> , <i>C. c. gracilis</i> ; Закавказье, Казахстан, Средняя Азия; Месопотамия (бассейн реки Тигр; Иран, Ирак) |
| V;<br>23—31          | <i>D. catlarius</i> Gussev, 1976; «катлариус-ный» тип. Трубка длинная, тонкая с начальным ампулообразным рас-ширением. Поддерживающая часть в виде тонкой нити, прикреплен-ной к началу трубки. Конечная часть удлинена, в виде нескольких пластин и отростков   | Массивные с широкой ос-новной частью и отро-стками, «фалькатусного» или «вундерного» типа с длинным стержнем | Производные от «¥»-об-разной: «+»-образные, с утолщенным задним от-ростком; с длинными бо-ковыми отростками, ре-дуцированными до « » | <i>Labeo</i> spp., <i>Gibelion catla</i> , <i>Hypselobarbus dubi-us</i> , <i>Cirrhhina</i> spp.; Индия  |
| VI;<br>32—33         | <i>D. barbuli</i> Gussev et al., 1993b и <i>D. pav-lovskiyi</i> Vuchowsky, 1949; «барбулис-ный» и «павловскоидный» типы. Копулятивные органы с очень длинной тонкой трубкой, делаю-щей 3-4 витка; барбулисный тип с относительно массивной подде-рживающей частью, начало трубки широкое, толстостенное. У павлов-скоидного типа поддерживающая часть изящная, связана тонкой ни-тью с каплевидно расширенной на-чальной частью трубки | «Вундерный» тип средин-ных крючьев, закрепле-ние распорным заяко-риванием                                    | «¥»-образная   | <i>Barbus barbulus</i> , <i>B. grypus</i> , <i>Mesopotamichthys sharpeyi</i> ; Месопотамия  |

|               |  |  |   |  |
|---------------|--|--|---|--|
| VII;<br>34—36 | <i>D. auriculatus</i> (Nordmann, 1832); «аурикулятусный» тип.** Трубка нитевидная тонкая, очень длинная, с каплевидным начальным расширением в виде зеркальца с ручкой. Поддерживающая часть начинается тонкой нитью от начала трубки и заканчивается расширением, рядом с которым часто расположена отдельная пластинка | «Вундерный» тип средних крючьев, закрепление распорным закриванием   | Редуцирована до «f» или утрачена (0)  | <i>Pelecus cultratus</i> ; Европа  |
| VIII;<br>37   | <i>D. affinis</i> Bychowsky, 1933; «аффинисный» тип.** Тонкая трубка средней длины образует круг в плоскости перпендикулярной продольной оси копулятивного органа. Поддерживающая часть в виде широкой вазы на ножке   | «Вундерный» тип средних крючьев, закрепление распорным закриванием   | «¥»-образная  | <i>Luciobarbus capito</i> , <i>L. c. conocephalus</i> , <i>L. brachicephalus</i> , <i>L. b. caspius</i> , <i>Barbus lacerta cyri</i> ; Закавказье, Казахстан, Средняя Азия |
| IX;<br>38, 39 | <i>D. cornu</i> Linstow, 1878; «корноидный» тип.** Тонкая трубка средней длины серповидно изогнута. Поддерживающая часть в виде сжатого кулака с раздвоенным крючком в виде двух отведенных и полусогнутых пальцев или виде зеркальца с ручкой   | «Вундерный» тип средних крючьев, закрепление распорным закриванием   | «¥»-образная  | <i>Vimba vimba</i> , <i>Blicca bjoerkna</i> ; в ареале хозяев  |
| X;<br>40—44   | <i>D. cristatocleithrium</i> Lim et Furtado, 1986. Копулятивный орган разных типов   | «Вундероидный» тип с вытянутыми основной частью и стержнем, коротким острием; массивные краевые крючья разных размеров | «¥»-образная часто с коротким задним отростком и длинными передними; имеют место утолщения и дополнительные выросты | <i>Puntius</i> spp., <i>Pyntioptetes protozysron</i> , <i>Osteochilus hasseli</i> ; Юго-Восточная Азия   |

Таблица 2 (продолжение)

| Номера групп и видов | Типовой вид группы; описание типа копулятивного органа  | Описание типа срединных крючьев и типа закрепления на жабрах (посадки)  | Описание типа дополнительной вентральной пластинки  | Хозяева и регион их распространения                                 |
|----------------------|---|---|---|---|
| X1:<br>45—53         | <i>D. borjensis</i> El-Gharbi, Birgi et Lambert, 1994 «хондростомный» тип*, ** и производные от него формы: вытянутая, спиральная, полуредуцированная. Исходный тип имеет тонкую трубку, отходящую от ампулообразного начала и образующую петлю (кольцо) в 1.0—1.5 оборота. Поддерживающая часть в виде стержня, направленного вперед, от которого отходит назад чехол трубки в виде желоба | «Вундерный» и «сфирноидные» типы срединных крючьев, закрепление распорным заякориванием или сфирноидным защемлением | «У»-образная при «вундерном» типе срединных крючьев и закрепление распорным заякориванием; при сфирноидной посадке утрачивается (0) | <i>Barbus (Barbus) spp.</i> ; Атласские горы Северо-Западной Африки |

Примечание. \* — название типа копулятивного органа предложено Гусевым (1985) без описания деталей его строения. \*\* — при описании типа копулятивного органа приведены образные обороты, использованные Гусевым (1985).

мируется в «вытянутый хондростомный», «спиральный хондростомный» и «полуредуцированный хондростомный» типы, которые мы в этой публикации, чтобы не загромождать анализ, предпочитаем рассматривать, как подтипы.<sup>8</sup> И наконец 2 типа копулятивного органа «барбулисный» и «павловскоидный» мы объединяем в одну группу. Это связано с тем, что несмотря на наличие между ними ряда различий, они представляют два последовательных переходных этапа к «аурикулятусному» типу копулятивного органа. Последний мы отделяем от первых двух, в том числе и потому, что черви им обладающие, перешли с барбин на ельцовых, и у них имеет место редукция до стержня и полная утрата дополнительной пластинки диска.

В дополнение к морфологическим группам дактилогирусов (в основном с пятилучевой пластинкой) палеарктического происхождения мы посчитали необходимым рассмотреть зараженность представителей *Varbinae* s. l. (за исключением рыб из Малайзии, Таиланда) морфологическими группами: 1) африканского (*Dactylogyrus varicorhini* group spp.; *D. pseudanchoratus* group spp.); 2) индийского (*D. longicopula* group spp.); 3) палеарктического, но иного, не близкородственного червям с пятилучевой пластинкой, происхождения (*D. simplex* group spp.). Эти 4 группы объединяет 38 видов дактилогирусов (табл. 3). «Варикориниевый», «пseudанхоратусный» и «лонгикопульный» типы прикрепительных структур диска и копулятивного органа дактилогирусов были описаны ранее (Рарема, 1979; Гусев, 1985; Герасев, 1989б, и др.) и широко используются для описания, например, дактилогирусов африканской фауны (El-Gharbi et al., 1994).<sup>9</sup> Включение этих четырех групп в анализ позволит в последующем более отчетливо понять филогеографию барбин в пределах Палеарктики.

Для выяснения места происхождения палеарктических полиплоидных барбин, что должно выясниться в результате анализа распределения на них различных морфологических групп дактилогирусов, и для выяснения направлений расселения этих рыб по территории Палеарктики проведено распределение предложенных 15 групп моногеней по 78 видам барбин и ельцовых рыб (табл. 4). Мы не включили в анализ рыб из Малайзии и Таиланда, потому описания червей с Малаккского п-ова трудно интерпретировать.

Приведенный в этой статье фактический материал послужит основой анализа видообразования и филогении дактилогирусов (в основном с пятилучевой дополнительной пластинкой прикрепительного диска), сопряженной эволюции этих дактилогирид и их рыб-хозяев (в основном барбин) и анализу филогеографии их хозяев, которые будут проведены в следующей публикации.

<sup>8</sup> Формирование значительного морфологического разнообразия копулятивных органов у этих видов имеет место на ограниченном пространстве и в большей степени должно интересоваться нас с точки зрения разнотемповой эволюции разных систем органов у дактилогирусов, видообразования за счет изменения андрогинных адаптаций, а не типизации копулятивных органов как таковых. Это же положение в полной мере относится и к паразитно разнообразным пятилучевым пластинкам диска индийских дактилогирусов. На этих вопросах мы остановимся в следующей статье. См. также сноску № 2.

<sup>9</sup> В этой публикации мы вводим в обращение название нового типа копулятивного органа — «симплексный», который близок к «анхоратусному», но отличается от него наличием короткого отростка, направленного от начального расширения трубки органа к ее концу. Эта морфологическая черта в строении копулятивных органов широко распространена у дактилогирусов, обитающих в Неарктике (Сев. Америка). Для 5 видов «симплексной» группы видов характерно наличие анхоратусных срединных крючков и обитание на голом и чешуйчатом османе и лжеосмане в Средней Азии и в горах Памира.

Таблица 3

Морфологические группы дактилогирсуов (*Dactylogyrus pseudanchoratus* group spp. (= pseudanch-type); *D. varicorhini* group spp. (= var-type); *D. longicopula* group spp. (= longcop-type) и *D. simplex* group spp. (= simplex-type)) и их хозяева, дополнительно включенные в анализ филогеографии барбин

Table 3. Morphological groups of *Dactylogyrus* spp. (*Dactylogyrus varicorhini* group spp. (= var-type); *D. pseudanchoratus* group spp. (= pseudanch-type); *D. longicopula* group spp. (= longcop-type) and *D. simplex* group spp. (= simplex-type)), and their hosts additionally included into analysis of phylogeography of barbins

| №  | Дактилогирсуы (название морфологической группы)                        | Хозяин (число видов рыб, зараженных этим видом моногеней)   | Место распространения                   |
|----|--|---|---|
| 1  | <i>D. marocanus</i> El-Gharbi, Birgi et Lambert, 1994 (pseudanch-type) | <i>Barbus (Labeobarbus) fritschii</i> , <i>B. (L.) reinii</i> , <i>B. (L.) harteti</i> , <i>B. (L.) paytonii</i> , <i>B. (Barbus) callensis</i> , <i>B. (B.) nasus</i> , <i>B. (B.) ksibi</i> (7) | Северо-Западная Африка (Атласские горы) |
| 2  | <i>D. zatensis</i> El-Gharbi, Birgi et Lambert, 1994 (var-type)        | <i>Barbus (Labeobarbus) fritschii</i>   |   |
| 3  | <i>D. reinii</i> El-Gharbi, Birgi et Lambert, 1994 (var-type)          | <i>Barbus (Labeobarbus) reinii</i>  |   |
| 4  | <i>D. oumiensis</i> El-Gharbi, Birgi et Lambert, 1994 (var-type)       | <i>Barbus (Labeobarbus) hartet</i> , <i>B. (L.) reinii</i> , <i>B. (Barbus) paytonii</i> (3)  |   |
| 5  | <i>D. kulindrii</i> El-Gharbi, Birgi et Lambert, 1994 (var-type)       | <i>Barbus (Labeobarbus) fritschii</i> , <i>B. (L.) reinii</i> (2)   |   |
| 6  | <i>D. volutus</i> El-Gharbi, Birgi et Lambert, 1994 (var-type)         | <i>Barbus (Labeobarbus) fritschii</i>   |   |
| 7  | <i>D. mascomai</i> El-Gharbi, Renaud et Lambert, 1992 (var-type)       | <i>Barbus quiraonis</i> , <i>B. haasi</i> (2)   | Иберийский п-ов                         |
| 8  | <i>D. guadianensis</i> El-Gharbi, Renaud et Lambert, 1992 (var-type)   | <i>Barbus comizo</i> , <i>B. microcephalus</i> (2)  |   |
| 9  | <i>D. comizae</i> El-Gharbi, Renaud et Lambert, 1992 (var-type)        | <i>Barbus comizo</i>  |   |
| 10 | <i>D. doadriori</i> El-Gharbi, Renaud et Lambert, 1992 (var-type)      | <i>Barbus comiza</i> , <i>B. microcephalus</i> (2)  |   |
| 11 | <i>D. lenkoranoides</i> El-Gharbi, Renaud et Lambert, 1992 (var-type)  | <i>Barbus quiraonis</i> , <i>B. graellsii</i> , <i>B. haasi</i> (3)   |   |
| 12 | <i>D. bocageii</i> El-Gharbi, Renaud et Lambert, 1992 (var-type)       | <i>Barbus haasi</i> , <i>B. graellsii</i> , <i>B. quiraonis</i> , <i>B. bocagei</i> , <i>B. scalateri</i> (5)   |   |
| 13 | <i>D. pulcher</i> Bychowsky, 1957 (pseudanch-type)                     | <i>Barbus lacerta cyri</i> , <i>Capoeta c. gracilis</i> , <i>C. c. steindachneri</i> (3)  | Закавказье, Средняя Азия                |
| 14 | <i>D. lenkorani</i> Mikailov, 1967 (var-type)                          | <i>Barbus lacerta cyri</i> , <i>Capoeta capoeta</i> , <i>C. c. sevangi</i> , <i>C. c. gracilis</i> (4)  | Закавказье                              |
| 15 | <i>D. araxicus</i> Mikailov, 1974 (var-type)                           | <i>Capoeta capoeta</i>  |   |
| 16 | <i>D. kendalanicus</i> Mikailov, 1974 (var-type)                       | <i>Capoeta capoeta sevangi</i>  |   |
| 17 | <i>D. varicorhini</i> Bychowsky, 1957 (var-type)                       | <i>Capoeta capoeta</i> , <i>C. c. gracilis</i> , <i>C. c. sevangi</i> , <i>C. c. heratensis</i> , <i>C. c. steindachneri</i> (5)  | Закавказье, Средняя Азия                |
| 18 | <i>D. longicopula</i> Bychowsky, 1936 (longcop-type)                   | <i>Capoeta capoeta steindachneri</i>  | Средняя Азия                            |

Таблица 3 (продолжение)

| №  | Дактилогирусы — название морфологической группы                               | Хозяин (число видов рыб, зараженных этим видом моногеней)        | Место распространения                                    |
|----|---|--|--|
| 19 | <i>D. drjagini</i> Bychowsky, 1936 (longcop-type)                             | <i>Gymnodiptychus dybowskii</i> , <i>Diptychus maculatus</i> (2) | Средняя Азия, Казахстан                                  |
| 20 | <i>D. simplex</i> Bychowsky, 1936 (simplex-type)                              |  |  |
| 21 | <i>D. schizopygopsis</i> Dzalilov, 1970 (simplex-type)                        | <i>Schizopygopsis stoliczkai</i>                                 | Средняя Азия, река Пяндж, Памир                          |
| 22 | <i>D. pamirensis</i> Dzalilov et Ashurova, 1971 (simplex-type)                |  |  |
| 23 | <i>D. irinae</i> Dzalilov, 1970 (simplex-type)                                |  |  |
| 24 | <i>D. editus</i> Dzalilov, 1976 (simplex-type)                                |  |  |
| 25 | <i>D. rectotrabus</i> Gussev, Jalali et Molnar, 1993 (pseudanch-type)         | <i>Garra rufa</i>  | Месопотамия (Река Дез, бассейн Тигра, Иран)              |
| 26 | <i>D. acinacus</i> Gussev, Jalali et Molnar, 1993 (pseudanch-type)            |  |  |
| 27 | <i>D. pallicirrus</i> Jalali, Papp et Molnar, 1995 (var-type)                 | <i>Cyprinion macrostomum</i> , <i>C. watsoni</i>                 | Месопотамия (Река Баху-Калат, Бассейн реки Мокран, Иран) |
| 28 | <i>D. carassobarbi</i> Gussev, Jalali et Molnar, 1993 (var-type)              | <i>Barbus luteus</i>   |  |
| 29 | <i>D. eslami</i> Jalali, Shamsi et Molnar, 2000 (pseudanch-type)              | <i>Crossocheilus latius</i>                                      |  |
| 30 | <i>D. rohdeianus</i> Jalali, Papp et Molnar, 1995 (var-type)                  | <i>Capoeta damascina</i>   | Месопотамия (бассейн Тигра, Иран)                        |
| 31 | <i>D. capoetae</i> Jalali, Papp et Molnar, 1995 (var-type)                    | <i>Capoeta damascina</i>   |  |
| 32 | <i>D. orbis</i> Gussev, Ali, Abdul-Ameer, Amin et Molnar, 1993 (longcop-type) | <i>Barbus lacerta</i>  | Индия  |
| 33 | <i>D. varicorhinoides</i> Gussev, 1976 (var-type)                             | <i>Puntius sarana</i>  |  |
| 34 | <i>D. speciosus</i> Gussev, 1976 (pseudanch-type)                             | <i>Labeo rohita</i>  |  |
| 35 | <i>D. kalyanensis</i> Musselius et Gussev in Gussev, 1976 (pseudanch-type)    | <i>Gibelion catla</i>  |  |
| 36 | <i>D. spinitubus</i> Gussev, 1976 (pseudanch-type)                            |  |  |
| 37 | <i>D. bucinus</i> Gussev, 1976 (longcop-type)                                 | <i>Puntius dorsalis</i>  |  |
| 38 | <i>D. longiacus</i> Gussev, 1976 (longcop-type)                               | <i>Puntius sophore</i>   |  |
| 39 | <i>D. brevitingus</i> Gussev, 1976 (longcop-type)                             |  |  |



Таблица 4

Встречаемость на *Barbinae* s. l. (за исключением рыб из Малайзии и Таиланда) и *Leuciscinae* морфологических групп дактилогирусов (преимущественно с пятилучевой вентральной пластинкой диска)

Table 4. Occurrence of morphological groups of *Dactylogyrus* spp. (mainly with five rayed ventral bar of the haptor) on *Barbinae* s. l. (excluding fishes from Malaysia and Thailand) and *Leuciscinae*

| №     | Хозяин (невалидное обозначение, русское название)   | Дактилогирусы (номер группы дактилогирусов с пятилучевой пластинкой или ее название, принятое ранее); (число видов червей на данном хозяине)         | Место распространения   |                 |
|-------|---|--|-------------------------|-----------------|
| 1, 2  | <i>Barbus (Labeobarbus) harteitii</i> *, <i>Barbus (B.) paytonii</i> *                                      | <i>D. marocanus</i> (pseudanch-type), <i>D. oumiensis</i> (var-type) (2)   | Северно-Западная Африка |                 |
| 3     | <i>Barbus (Labeobarbus) reinii</i>  | <i>D. marocanus</i> (pseudanch-type), <i>D. reinii</i> (var-type), <i>D. kulindrii</i> (var-type), <i>D. oumiensis</i> (var-type) (4)                |                         |                 |
| 4     | <i>Barbus (Labeobarbus) fritschii</i>   | <i>D. marocanus</i> (pseudanch-type), <i>D. zatensis</i> (var-type), <i>D. kulindrii</i> (var-type), <i>D. volutus</i> (var-type) (4)                |                         |                 |
| 5     | <i>Barbus (B.) nasus</i>  | <i>D. borjensis</i> (XI), <i>D. marocanus</i> (pseudanch-type) (2)   |                         |                 |
| 6     | <i>Barbus (B.) ksibii</i>   | <i>D. ksibii</i> (XI), <i>D. marocanus</i> (pseudanch-type) (2)  |                         |                 |
| 7     | <i>Barbus (B.) callensis</i> [ <i>B. (B.) setivimensis</i> ]  | <i>D. ksibii</i> (XI), <i>D. ksibioides</i> (XI), <i>D. heteromorphus</i> (XI), <i>D. tunisisnsis</i> (XI), <i>D. marocanus</i> (pseudanch-type) (5) |                         |                 |
| 8     | <i>Barbus (B.) magniatlantis</i>  | <i>D. ksibii</i> (XI)  |                         |                 |
| 9     | <i>Barbus (B.) moulouyensis</i>   | <i>D. ksibioides</i> (XI), <i>D. fibriphallus</i> (XI); (2)  |                         |                 |
| 10    | <i>Barbus (B.) pallaryi</i>   | <i>D. atlasensis</i> (XI); <i>D. draaensis</i> (XI), <i>D. guirensis</i> (XI), <i>D. fibriphallus</i> (XI) (4)                                       |                         |                 |
| 11—14 | <i>Barbus (B.) figuinsis</i> ; <i>B. (B.) lepineyi</i> ; <i>B. (B.) massaensis</i> ; <i>B. (B.) isensis</i> | <i>D. fibriphallus</i> (XI)  |                         | Иберийский п-ов |
| 15    | <i>Barbus haasi</i>   | <i>D. bocageii</i> (var-type), <i>D. lenkoranoides</i> (var-type), <i>D. mascomai</i> (var-type) (3)   |                         |                 |
| 16    | <i>Barbus comizo</i>  | <i>D. ballistae</i> (III), <i>D. comizae</i> (var-type), <i>D. doadrioni</i> (var-type), <i>D. guadianensis</i> (var-type) (4)                       |                         |                 |
| 17    | <i>Barbus guiraonis</i>   | <i>D. linstowoides</i> (III), <i>D. bocageii</i> (var-type), <i>D. lenkoranoides</i> (var-type), <i>D. mascomai</i> (var-type) (4)                   |                         |                 |
| 18    | <i>Barbus microcephalus</i>   | <i>D. andalusiensis</i> (III), <i>D. doadrioni</i> (var-type), <i>D. guadianensis</i> (var-type) (3)   |                         |                 |
| 19    | <i>Barbus graellsii</i>   | <i>D. linstowoides</i> (III), <i>D. bocageii</i> (var-type), <i>D. lenkoranoides</i> (var-type) (3)  |                         |                 |
| 20    | <i>Barbus bocagei</i>   | <i>D. legionensis</i> (II), <i>D. ballistae</i> (III), <i>D. bocageii</i> (var-type), (3)  |                         |                 |
| 21    | <i>Barbus sclateri</i>  | <i>D. andalusiensis</i> (III), <i>D. ballistae</i> (III), <i>D. bocageii</i> (var-type) (3)  |                         |                 |
| 22    | <i>Barbus barbus</i> (усач обыкновенный)  | <i>D. malleus</i> (I), <i>D. dyki</i> (II), <i>D. carpathicus</i> (II), (3)  | Дунай                   |                 |
| 23    | <i>Barbus petenyi</i> ( <i>Barbus meridionalis petenyi</i> , усач балканский)                               | <i>D. petenyi</i> (I), <i>D. dyki</i> (II), <i>D. carpathicus</i> (II) (3)   |                         |                 |

Таблица 4 (продолжение)

| №  | Хозяин (невалидное обозначение, русское название)  | Дактилогирусы (номер группы дактилогирусов с пятилучевой пластинкой или ее название, принятое ранее); (число видов червей на данном хозяине)   | Место распространения         |
|----|--|--|-------------------------------|
| 24 | <i>Barbus borystenicus</i> ( <i>Barbus barbus borystenicus</i> ; усач днепровский)                     | <i>D. carpathicus</i> (II)   | Днепр                         |
| 25 | <i>Barbus kubanicus</i> ( <i>Barbus tauricus kubanicus</i> ; усач кубанский)                           | <i>D. petenyi</i> (I), <i>D. carpathicus</i> (II), <i>D. goktschaicus</i> (III) (3)  | Кубань                        |
| 26 | <i>Barbus tauricus</i> (усач крымский)   | <i>D. carpathicus</i> (II), <i>D. goktschaicus</i> (III), (2)  | Реки Крыма                    |
| 27 | <i>Barbus prespensis</i> ( <i>Barbus cyclolepis prespensis</i> )                                       | <i>D. crivellus</i> (III)  | Реки Сев. Греции, Сев. Италии |
| 28 | <i>Barbus mursa</i> (усач-мурца)   | <i>D. linstowi</i> (III), <i>D. goktschaicus</i> (III), <i>D. kulwieci</i> (IV) (2)  | Закавказье                    |
| 29 | <i>Barbus lacerta cyri</i> (усач куринский)  | <i>D. linstowi</i> (III), <i>D. goktschaicus</i> (III), <i>D. akaraicus</i> (IV), <i>D. jamansajensis</i> (IV), <i>D. kulwieci</i> (IV), <i>D. persis</i> (IV), <i>D. affinis</i> (VIII), <i>D. lenkorani</i> (var-type), <i>D. pulcher</i> (pseudanch-type) (9) |                               |
| 30 | <i>Barbus goktschaicus</i> (усач гокчинский, севанский)  | <i>D. goktschaicus</i> (III)   |                               |
| 31 | <i>Barbus ciscaucasicus</i> (терский усач)**   | <i>D. linstowi</i> (III), <i>D. kulwieci</i> (IV), <i>D. jamansajensis</i> (IV), <i>D. affinis</i> (VIII) (4)  |                               |
| 32 | <i>Capoeta capoeta</i> ( <i>Varicorhinus capoeta</i> ; храмуля обыкновенная)                           | <i>D. chramuli</i> (IV), <i>D. lenkorani</i> (var-type), <i>D. varicorhini</i> (var-type), <i>D. araxicus</i> (var-type) (4)   |                               |
| 33 | <i>Capoeta capoeta sevangi</i> ( <i>Varicorhinus capoeta sevangi</i> ; храмуля севанская, араксинская) | <i>D. chramuli</i> (IV), <i>D. gracilis</i> (IV), <i>D. kandalanicus</i> (var-type), <i>D. lenkorani</i> (var-type), <i>D. varicorhini</i> (var-type) (5)  |                               |
| 34 | <i>Capoeta capoeta gracilis</i> ( <i>Varicorhinus capoeta gracilis</i> ; храмуля ленкоранская)         | <i>D. chramuli</i> (IV), <i>D. gracilis</i> (IV), <i>D. lenkorani</i> (var-type), <i>D. pulcher</i> (pseudanch-type), <i>D. varicorhini</i> (var-type) (5)   |                               |
| 35 | <i>Luciobarbus brachycephalus caspicus</i> ( <i>Barbus brachycephalus caspius</i> ; усач каспийский)   | <i>D. malleus</i> (I), <i>D. linstowi</i> (III), <i>D. kulwieci</i> (IV), <i>D. affinis</i> (VIII) (4)   |                               |
| 36 | <i>Luciobarbus capito</i> ( <i>Barbus capito</i> ; усач булат-маи, чанари)                             | <i>D. goktschaicus</i> (III), <i>D. linstowi</i> (III), <i>D. kulwieci</i> (IV), <i>D. jamansajensis</i> (IV), <i>D. affinis</i> (VIII) (5)  |                               |
| 37 | <i>Luciobarbus brachycephalus</i> ( <i>Barbus brachycephalus</i> ; усач аральский)                     | <i>D. linstowi</i> (III), <i>D. kulwieci</i> (IV), <i>D. scrjabnensis</i> (IV), <i>D. affinis</i> (VIII), (4)  | Средняя Азия, Казахстан       |
| 38 | <i>Luciobarbus capito conocephalus</i> ( <i>Barbus capito conocephalus</i> ; усач туркестанский)       | <i>D. linstowi</i> (III), <i>D. jamansajensis</i> (IV), <i>D. kulwieci</i> (IV), <i>D. affinis</i> (VIII) (4)  | Средняя Азия                  |
| 39 | <i>Schizothorax intermedius</i> (маринка обыкновенная)   | <i>D. linstowi</i> (III), <i>D. longicopula</i> (longcop-type), <i>D. modestus</i> (longcop-type), (3)   |                               |

Таблица 4 (продолжение)

| №     | Хозяин (невалидное обозначение, русское название)   | Дактилогирусы (номер группы дактилогирусов с пятилучевой пластинкой или ее название, принятое ранее); (число видов червей на данном хозяине)       | Место распространения                                  |
|-------|---|--|--|
| 40    | <i>Schizothorax pseudaksaiensis</i> (маринка илиинская)   | <i>D. linstowi</i> (III), <i>D. longicopula</i> (longcop-type) (2)   |  |
| 41    | <i>Schizothorax pseudaksaiensis isykkuli</i> (маринка иссык-кульская)   | <i>D. linstowi</i> (III)   |  |
| 42    | <i>Schizothorax argentatus</i> (маринка балхашская)***  | <i>D. linstowi</i> (III), <i>D. longicopula</i> (longcop-type), (2)  |  |
| 43    | <i>Capoeta capoeta heratensis</i> ( <i>Varicorhinus capoeta heratensis</i> ; храмуля закаспийская)                          | <i>D. varicorhini</i> (var-type)   |  |
| 44    | <i>Capoeta capoeta steindachneri</i> ( <i>Varicorhinus capoeta heratensis nation steindachneri</i> , храмуля самаркандская) | <i>D. longicopula</i> (longcop-type), <i>D. pulcher</i> (pseudanch-type), <i>D. varicorhini</i> (var-type) (3)                                     |  |
| 45—46 | <i>Gymnodiptychus dybowskii</i> ( <i>Diptychus dybowskii</i> ), <i>Diptychus maculatus</i> (осман голый и чешуйчатый)       | <i>D. drjagini</i> (longcop-type), <i>D. simplex</i> (simplex-type) (2)  | Средняя Азия, Казахстан                                |
| 47    | <i>Schizopygopsis stoliczkaei</i> (лжеосман)  | <i>D. schizopygopsis</i> (simplex-type), <i>D. pamirensis</i> (simplex-type), <i>D. irinae</i> (simplex-type), <i>D. editus</i> (simplex-type) (4) | Река Пяндж, Памир                                      |
| 48    | <i>Barbus barbulus</i>  | <i>D. barbuli</i> (VI)   | Месопотамия (бассейн р. Тигр, Ирак)                    |
| 49—50 | <i>Barbus grypus</i> ; <i>Mesopotamichthys sharpeyi</i> ( <i>Barbus sharpeyi</i> )  | <i>D. pavlovskiyi</i> (VI)   |  |
| 51    | <i>Barbus xanthopterus</i>  | <i>D. inutilis</i> (IV)  |  |
| 52    | <i>Barbus kersin</i>  | <i>D. kersini</i> (IV), <i>D. deziensis</i> (IV), <i>D. deziensoides</i> (IV); (3)   | Месопотамия (бассейн Тигра, Иран)                      |
| 53    | <i>Barbus lacerta</i>   | <i>D. orbis</i> (longcop-type)   |  |
| 54    | <i>Capoeta damascina</i>  | <i>D. rohdeianus</i> (var-type), <i>D. capoetae</i> (var-type), (2)  |  |
| 55—56 | <i>Cyprinion macrostomum</i> ; <i>C. watsoni</i>  | <i>D. pallicirrus</i> (var-type)   | Месопотамия (река Дез, бассейн Тигра, Иран)            |
| 57    | <i>Barbus luteus</i> ( <i>Carassobarbus</i> =( <i>Systemus</i> ) <i>luteus</i> )  | <i>D. carassobarbi</i> (var-type)  |  |
| 58    | <i>Garra rufa</i>   | <i>D. rectotrabus</i> (pseudanch-type), <i>D. acinacus</i> (pseudanch-type) (2)  |  |
| 59    | <i>Crossocheilus latius</i>   | <i>D. eslami</i> (pseudanch-type)  | Месопотамия (река Баху-Калат, бассейн р. Мокран, Иран) |

Таблица 4 (продолжение)

| №     | Хозяин (невалидное обозначение, русское название)   | Дактилогирусы (номер группы дактилогирусов с пятилучевой пластинкой или ее название, принятое ранее); (число видов червей на данном хозяине) | Место распространения                   |
|-------|---|--|---|
| 60    | <i>Pelecus cultratus</i> (чехонь)   | <i>D. simplicimaleata</i> (VII)  | Европа (в ареале хозяина)               |
| 61–63 | <i>Abramis brama</i> , <i>Abramis B. orientalis</i> , <i>Ballerus ballerus</i> (лещ, восточный лещ, <i>Abramis ballerus</i> си-нец) | <i>D. auriculatus</i> (VII)  | Европа и Средняя Азия (в ареале хозяев) |
| 64    | <i>Pachichilon pictum</i>   | <i>D. ivanovichi</i> (VII)   | Скадарское озеро (Балканский п-ов)      |
| 65–66 | <i>Vimba vimba</i> , <i>Blicca bjoerkna</i> (рыбец, густера)  | <i>D. cornu</i> (IX) <i>D. cornoides</i> (IX) (2)  | Европа (в ареале хозяев)                |
| 67    | <i>Puntius sarana</i> ( <i>Barbus sarana</i> )  | <i>D. varicorhinoides</i> (var-type)   | Индия                                   |
| 68    | <i>Puntius dorsalis</i> ( <i>Barbus dorsalis</i> )  | <i>D. bucinus</i> (longcop-type)   |   |
| 69    | <i>Hypselobarbus dubius</i> ( <i>Barbus</i> ( <i>Puntius</i> ( <i>Barbodes</i> )) <i>dubius</i> )                                   | <i>D. brevicardus</i> (V), <i>D. magnicordus</i> (V) (2)   |   |
| 70    | <i>Labeo rohita</i>   | <i>D. speciosus</i> (pseudanch-type), <i>D. labei</i> (V) (2)  |   |
| 71    | <i>Labeo gonius</i>   | <i>D. catlarius</i> (V), <i>D. labei</i> (V) (2)   |   |
| 72    | <i>Labeo calbasi</i> ****   | <i>D. vicinus</i> (V), <i>D. catlarius</i> (V), <i>D. labei</i> (V) (3)  |   |
| 73    | <i>Labeo bata</i>   | <i>D. lohani</i> (V)   |   |
| 74    | <i>Labeo fimbriatus</i>   | <i>D. chitravanshii</i> (V)  |   |
| 75    | <i>Cirrhina mrigala</i>   | <i>D. mriglii</i> (V)  |   |
| 76    | <i>Cirrhina reba</i>  | <i>D. crucitrabus</i> (V)  |   |
| 77    | <i>Gibelion catla</i> ( <i>Catla catla</i> )  | <i>D. catlarius</i> (V), <i>D. kalyanensis</i> (pseudanch-type), <i>D. spinitubus</i> (pseudanch-type) (3)                                   |   |
| 78    | <i>Puntius sophore</i> ( <i>Puntius stigma</i> )  | <i>D. longiacus</i> (longcop-type), <i>D. brevitingus</i> (longcop-type) (3)   |   |

Примечание: \* — В электронной базе данных Калифорнийской Академии наук (CAS), созданной профессором W. Eschmeyer, подродовые названия для северно-западных африканских барбусов не приводятся. \*\* — Русское и латинское названия терского усача (*Barbus ciscaucasicus*) в «Определителе...» (Гусев, 1985), так же как и список его моногеной, отсутствуют. В таблице по отношению к этому и ряду других видов из Закавказья использованы данные Агаевой (2003) и Ибрагимова, Мехтиева (1992). Данные Мачабридзе (1993) в связи с массовым неспецифичным паразитированием и нетипичной локализацией дактилогирусов в анализ не включены. \*\*\* — маринка балхашская *Schizothorax argentatus* в «Определителе» (Гусев, 1985, с. 85) не указана в качестве хозяина для *Dactylogyrus linstowi*. \*\*\*\* — этот вид в каталоге рыб, приведенном на сайте weschmeyer@calacademy.org отсутствует.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен Российскому фонду фундаментальных Исследований за поддержку в проведении настоящего исследования (грант № 04-04-49785) и доктору биологических наук Ш. Р. Ибрагимову за проверку правильности данных о встречаемости дактилогирусов на рыбах Закавказья и конструктивную критику как стиля, так и содержания рукописи этой статьи.

## Список литературы

- Агаева Б. С. 2003. Паразиты рыб рек Северо-Восточного Азербайджана (видовой состав, экология, происхождение и формирование фауны, эпизоотологическое значение): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку. 21 с.
- Богуцкая Н. Г. 1988. Объем и морфологические особенности подсемейства Leuciscinae карповых рыб (Cyprinidae). Тр. ЗИН АН СССР. 181 : 96—113.
- Богуцкая Н. Г. 1990. Морфологические основы системы карповых рыб подсемейства ельцовых (Leuciscinae, Cyprinidae). Сообщение 2. Вопросы ихтиологии. 30 (6) : 920—933.
- Богуцкая Н. Г., Насека А. М. 2002. Пресноводные рыбы России. Интернет-ресурс. <http://www.zin.ru/Animalia/Pisces>
- Богуцкая Н. Г., Насека А. М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Товарищество научных изданий КМК. 389 с.
- Быховский Б. Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Наука. 502 с.
- Герасев П. И. 1981. Мышечные системы прикрепительных дисков и механизм прикрепления некоторых дактилогирусов (Monogenea, Dactylogyridae). Паразитол. сб. Л.: «Наука». 30 : 190—205.
- Герасев П. И. 1989а. Основные мышцы срединных крючьев амуро-китайских дактилогирусов. В кн.: Паразитологические исследования. Владивосток. 39—45.
- Герасев П. И. 1989б. Типы копулятивного органа и срединных крючьев у дактилогирусов (Monogenea), их филогенез и систематическое значение. Паразитол. сб. Л.: «Наука». 35 : 174—193.
- Герасев П. И. 1990а. Принципы ревизии рода *Dactylogyrus*. Зоол. журн. 69 (7) : 17—24.
- Герасев П. И. 1990б. Систематическое значение способа и места прикрепления дактилогириды (Monogenea). Паразитология. 24 (5) : 361—368.
- Герасев П. И. 1991. Типы дополнительной пластинки дактилогирусов (Monogenea), ее функциональное и систематическое значение. Паразитология. 25 (3) : 219—227.
- Герасев П. И. 1995. О независимых изменениях признаков у дактилогирусов (Monogenea: Dactylogyridae). Паразитология. 29 (5) : 361—368.
- Герасев П. И. 2003. Кладистическое моделирование филогенеза сем. Tetraonchidae (Monogenea). В кн.: «Проблемы современной паразитологии» (тез. III съезда Паразитол. общ-ва при РАН. Петрозаводск, 6—12 октября 2003 г.). СПб. 1 : 121—122.
- Герасев П. И. 2004а. Филогенетический анализ семейства Tetraonchidae (Platyhelminthes: Monogenea). Паразитология. 38 (5) : 426—437.
- Герасев П. И. 2004б. Коэволюция и гостальные переключения тетраонхид (Monogenea) на щуках (Esocidae) и лососях (Salmonidae). В кн.: Сибирская зоологическая конференция (тез. докл.). Новосибирск. 364—365.
- Герасев П. И., Пугачев О. Н. 2004. Алло- и симпатрическое видообразование тетраонхид (Tetraonchidae; Monogenea; Plathelminthes). В кн.: Сибирская зоологическая конференция (тез. докл.). Новосибирск. 365.
- Герасев П. И. 2005. К феномену сопряженной эволюции дактилогирусов (*Dactylogyrus*; Monogenea) и карповых рыб (Cyprinidae). В кн.: Матер. II межрегион. науч. конф. (тез. докл.). Новосибирск. 40—42.
- Герасев П. И. 2008. Фауна моногеней (Monogenea; Platyhelminthes) пескочерей (Goboininae, Cyprinidae). I. Состав, структура и особенности распространения. Паразитология. 42 (5) : 405—427.

- Герасев П. И. 2009. Фауна моногеней (Monogenea; Plathelminthes) пескарей (Goboinae, Cyprinidae). 2. Сопряженная эволюция. *Паразитология*. 43 (1) : 12—31.
- Герасев П. И., Дмитриева Е. В., Огава К., Пугачев О. Н., Колпаков Н. В. 2008. Моногенеи (Monogenea; Plathelminthes) как зеркало истории биогеографических регионов: распространение дактилогиридей (Dactylogyridea) на рыбах юга Дальнего Востока. I. Факты. *Изв. ТИНРО*. 153 : 318—334.
- Герасев П. И., Тимофеева Т. А. 1997. Мировая фауна семейства Dactylogyridae (Monogenea). Палеарктика. *Паразитология*. 31 (4) : 364—372.
- Герасев П. И., Тимофеева Т. А., Пугачев О. Н. 1996. Мировая фауна семейства Dactylogyridae (Monogenea). Африка. *Паразитология*. 30 (2) : 149—152.
- Герасев П. И., Пугачев О. Н., Дмитриева Е. В., Пронькина Н. В. 2007. Моногенеи (Monogenea) как модельные объекты для исследования эволюции паразитов, филогеографии хозяев и становления специфичности. В кн.: Матер. IV Всерос. шк. по теоретич. и морской паразитологии. Калининград, пос. Лесное, 21—26 мая 2007 г. 48—51.
- Гусев А. В. 1978. Monogenoidea пресноводных рыб. Принципы систематики, анализ мировой фауны и ее эволюция. *Паразитол. сб.* Л.: «Наука». 28 : 98—198.
- Гусев А. В. 1985. Отряд Dactylogyridea. В кн.: *Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР* / Под ред. О. Н. Бауера. Л.: «Наука». 2 : 15—251.
- Ибрагимов Ш. Р., Мехтиева Э. Д. 1992. Происхождение паразитофауны храмули в водоемах Азербайджана. *Изв. Пед. ун-та. сер. естеств. наук*. 1 : 188—195.
- Колпаков Н. В., Герасев П. И., Пугачев О. Н. 2007. Моногенеи (Monogenea; Plathelminthes) как зеркало истории биогеографических регионов: распространение дактилогиридей (Dactylogyridea) на рыбах юга Дальнего Востока. I. Введение. *Изв. ТИНРО*. 150 : 238—249.
- Крыжановский С. Г. 1947. Система семейства карповых рыб (Cyprinidae). *Зоол. журн*. 26 (1) : 53—64.
- Крыжановский С. Г. 1949. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinoidei и Siluroidei). *Тр. Ин-та морфол. животн. АН СССР*. 1 : 5—332.
- Мацаберидзе К. Г. 1993. Фауна моногеней пресноводных рыб Грузии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 26 с.
- Ясюк В. П. Влияние некоторых абиотических и биотических факторов на численность и структуру популяций дактилогирид карповых рыб Саратовского водохранилища. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 14 с.
- Berrebi P. 1995. Speciation of the genus *Barbus* in the north Mediterranean basin: Resent advances from biochemical genetics. *Biol. Conserv.* 72 : 237—249.
- Cunha C., Mesquita N., Dowling T. E., Gilles A., Coelho M. M. 2002. Phylogenetic relationships of Eurasian and American cyprinids using cytochrome *b* sequences. *Journ. Fish Biology*. 61 : 929—944.
- Durand D. J., Tsigenopoulos S. C., Unlu E., Berrebi P. 2002. Phylogeny and biogeography of the family Cyprinidae in the Middle East inferred from cytochrome *b* DNA — evolution significance of this region. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 22 : 91—100.
- El-Gharbi S., Renaud F., Lambert A. 1992. Dactylogyrids (Plathelminthes: Monogenea) of *Barbus* spp. (Teleostei: Cyprinidae) from the Iberian Peninsula. *Res. Rev. Parasitol.* 52 : 103—116.
- El-Gharbi S., Birgi T., Lambert A. 1994. Monogenes Dactylogyridae parasites de Cyprinidae du genre *Barbus* d'Afrique du Nord. *System. Parasitol.* 27 : 45—70.
- Gerasev P., Pugachev O., Rusinek E. 2005. Phylogeny and host-parasite relationships of the family Tetraonchidae. In: Programme and Abstracts of 5<sup>th</sup> International Symposium on Monogenea, China, August 8—12. 2005. 86.
- 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 dactylogyrideans on fishes of the Southern Far East. *Parassitologia*, 49 (ISFP VII ABSTRACTS, Viterbo, Italy, 24—28 September 2007). 87.
- Gibson D. I., Timofeeva T. A., Gerasev P. I. 1996. A catalogue of the nominal species of the monogenean genus *Dactylogyrus* Diesing, 1850 and their host genera. *System. Parasitol.* 35 : 3—48.
- Gussev A. V. 1976. Freshwater Indian Monogenoidea. Principles of systematics, analysis of the world faunas and their evolution. *Ind. Journ. Helm.* 25—26 : 1—241.

- Gussev A. V., Jalali B., Molnar K. 1993. Six new species of the genus *Dactylogyrus* (Monogenea: Dactylogyridae) from Iranian freshwater fishes. *Zoosystem. Rossica.* 2 : 29–35.
- Jalali B., Papp M., Molnar K. 1995. Four new *Dactylogyrus* species (Monogenea: Dactylogyridae) from Iranian fishes. *Folia Parasitol.* 42 : 97–101.
- Jalali B., Shamsi S., Molnar K. 2000. New *Dactylogyrus* species (Monogenea, Dactylogyridae) from cyprinid fishes of the Bahu-Kalat river in Southeast Iran. *Acta Parasitol.* 45 (4) : 289–294.
- Kawahara M., Nakajima T. 2004. Phylogenetic analysis of cyprinid fishes based on mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. *Science in China, Ser. C. Life Sciences.* 34 : 96–104.
- Lim L. H. S., Furtado J. L. 1986. Sixteen new species of *Dactylogyrus* from the genus *Puntius* Hamilton (Cyprinidae). *Folia Parasitol.* 33 : 21–34.
- Liu H., Chen Y. 2003. Phylogeny of the East Asian cyprinids inferred from sequences of the mitochondrial DNA control region. *Can. Journ. Zool.* 81 : 1938–1946.
- Myers G. S. 1960. Preface to any future classification of the cyprinid fishes of the genus *Barbus*. *Stanford Ichthyol. Bull.* 7 : 212–215.
- Paperna I. 1979. Monogenea of inland water fish in Africa. *Mus. Royal Afr. Centr. Vervuren Belgique annal., Ser. 8, Scien. Zool.* 226 : 1–131.
- Tsigenopoulos C., Berrebi P. 2000. Molecular phylogeny of North Mediterranean freshwater barbs (genus *Barbus*: Cyprinidae) inferred from cytochrome *b* sequences: biogeographic and systematic implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 14 (2) : 165–179.
- Tsigenopoulos C. S., Rab P., Naran D., Berrebi P. 2002. Multiple origins of polyploidy in the phylogeny of southern African barbs (Cyprinidae) as inferred from mtDNA markers. *Heredity.* 88 : 466–473.
- Yang J., He S., Freyhof J., Witte R., Liu H. 2006. The phylogenetic relationships of the Gobioninae (Teleostei: Cyprinidae) inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. *Hydrobiologia.* 553 : 255–266.

WORLD FAUNA OF DACTYLOGYRUS SPP. (PLATHELMINTHES;  
MONOGENEA; DACTYLOGYRIDAE) WITH FIVE RAYED VENTRAL  
BAR OF THE HAPTOR. 1. COMPOSITION AND STRUCTURE

P. I. Gerasev

*Key words:* fish parasites, *Dactylogyrus*, Barbinae, Palaearctic.

SUMMARY

Systematization and description of composition and structure of the monogeneans from the genus *Dactylogyrus* Diesing, 1850 mostly having five rayed ventral (additional) bar of the haptor and parasitizing mainly Palaearctic Barbinae and Leuciscinae, were carried out. These dactylogyrids have Palaearctic origin and occur in the North-Western Africa, Central and Southern Europe, Transcaucasia, Middle Asia, Mesopotamia and also in India and the Malacca Peninsula. Previously the analysis of dactylogyrids' distribution by continents (Gerasev et al., 1996), geographical regions (Gerasev, Timofeeva, 1997), taxonomic groups of hosts (Gerasev, 2008a, 6), and different taxonomic groups of host inside one geographical division (Kolpakov et al., 2007; Gerasev et al., 2007, 2008) was performed. This analysis have not been always resulted in the understanding of conjugate evolution of these parasites and their fish hosts, as well as in the resolving of problems concerned with speciation of monogeneans and phylogeography of their hosts. Therefore, in present work we consider more than one geographical region, different fish taxa, and the morphological groups of worms reflecting morphological variational series of types of copulatory organ and additional bar. Typification of copulatory organ, additional bar, anchors, and type of seating for 11 Palaearctic morphological groups of dactylogyrids main-

ly having five rayed additional ventral bar, were carried out. Four morphological groups of dactylogyrids of African, Indian, and different Palaearctic origin also parasitizing Palaearctic barbs were additionally included into analysis. In all, 92 species of dactylogyrids from 78 host species were considered. Analysis of speciation and phylogeny of dactylogyrids having five rayed additional ventral bar of haptor; conjugate evolution of these dactylogyrids and their fish hosts (mainly Barbinae); point of origin of Palaearctic polyploids Barbinae, and expansion of these fishes over the territory of Palaearctic will be discussed in next article.

---