

**О ПРИЧИНАХ БИОРАЗНООБРАЗИЯ МОНОГЕНЕЙ
(MONOGENEA, PLATHELMINTHES) ЮГА ДАЛЬНЕГО
ВОСТОКА РОССИИ**

П.И. Герасев¹, Е.В. Дмитриева², Н.В. Колпаков³

*1Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1, С. Петербург, 199034,
Россия. E-mail: gerasev_vermes@zin.ru*

*2Институт Биологии Южных морей НАНУ, пр. Нахимова 2, Севастополь,
99011, Украина. E-mail: evadmitr@optima.com.ua*

*3ТИНРО-центр, пер. Шевченко 4, Владивосток, 690950, Россия.
E-mail: kolpakov@tinro.ru*

Обсуждаются результаты изучения биоразнообразия моногеней различных экологических групп рыб (пресноводных, полупроходных, морских) Приморья, р. Амур и Японского моря. Анализируются скорость и причины видообразования моногеней. Сделан вывод, что основным фактором видообразования являлись колебания уровня Мирового Океана. В результате трансгрессий-регрессий происходили резкие изменения условий обитания рыб и их паразитов. При этом моногенеи при большем, чем у рыб, числе генераций и при отсутствии симксенной панмиксии в континууме дизруптивного и демового отборов могли формировать новые популяции, подвиды и виды.

**ON A CAUSES OF THE BIODIVERSITY MONOGENEANS
(PLATHELMINTHES) OF THE SOUTH RUSSIAN FAR EAST**

P.I. Gerasev¹, E.V. Dmitrieva², N.V. Kolpakov³

*¹Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, 1 Universitetskaya Nab.,
St. Petersburg, 199034, Russia. E-mail: gerasev_vermes@zin.ru*

*²Department of Ecological Parasitology, Institute Biology of the Southern Seas,
2 Nakhimov Avenue, Sevastopol, 99011, Ukraine. E-mail: evadmitr@optima.com.ua*

*³Pacific Fisheries Research Center (TINRO-Centre), 4 Shevchenko Alley, Vladivostok,
690095, Russia. E-mail: kolpakov@tinro.ru*

The results of monogenean biodiversity research for different ecological fish groups (freshwater, semi-anadromous, and marine) of Primorye, Amur River and Japan/East Sea are discussed. The rate and factors of monogenean speciation are analyzed. It is concluded that primary factor of speciation were World Ocean level fluctuations. As a result of its transgression-regression sharp variations of ecological conditions for fish and its parasites happened. Herein monogenean having more number of generations than fish and wanting symxenic panmixia in continuum of disruptive and deme selection were up to form new populations, subspecies and species.

Юг Дальнего Востока России имеет сложную геологическую историю, для понимания которой принципиальное значение имеет теория о крупных колебаниях уровня Мирового Океана в четвертичный период (Линдберг, 1972). Паразитические черви моногенеи (*Monogenea*; *Plathelminthes*) широко представлены на жабрах и поверхности тела рыб (Быховский, 1957). Наиболее подробную информацию о моногенеях Приморья и р. Амур можно получить в «Определителе...» (Гусев, 1985). Сопряженная эволюция моногеней и их хозяев имеет две стороны – коэволюцию и гостальные переключения (Герасев, 2004а, 2005). Параллельная эволюция моногеней и рыб обусловлена прямым жизненным циклом этих паразитов, включающим только взрослую особь, яйцо и плавающую личинку; упрощением путей заражения хозяев этими паразитами (Герасев, 1995а); синхронизацией размножения моногеней и биологии рыб (Gerasev, Starovoitov, 1991), и т.д., что в комплексе способствует становлению их строгой и узкой специфичности. Однако без переходов моногеней на филогенетически отдаленные группы хозяев не могла бы происходить их “гостальная радиация”, аллоксенная микро- и макроэволюция (Лебедев, 1995).

О БИОРАЗНООБРАЗИИ МОНОГЕНЕЙ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Для большинства групп паразитов и, в частности, моногеней ранее было высказано мнение (Догель, 1962; Быховский, 1957; и др.) об отставании темпов видообразования паразитов и их меньшем таксономическом ранге по отношению к скорости эволюции и величине таксона их хозяев.

Однако для Приморья и р. Амур (Герасев и др., 2008) было показано, во-первых, взрывообразное видообразование моногеней. Так, например, на двух видах пескарей рода *Hemibarbus* отмечено 8 видов червей рода *Dactylogyrus* (сем. *Dactylogyridae*), а на двух видах рода *Saurogobio* 11 видов дактилогирусов. На кефалях - лобане *Mugil cephalus* и пиленгасе *Liza haematocheilus* по нашим данным паразитируют по 13 видов моногеней рода *Ligophorus* (*Ancyrocephalidae*), 8 из которых являются для них общими. В р. Амур на соме Солдатова *Silurus soldatovi* и на амурском соме *Parasilurus asotus* обнаружено на каждом виде рыб по 8 и 21 соответственно видов червей из родов *Ancylodiscoides* и *Thaparocleidus* (*Ancylodiscoididae*). Из лососевых на пресноводном таймене *Hucho taimen* и двух видах ленков рода *Brachymystax* обнаружено 11 видов моногеней рода *Salmonchus* (*Tetraonchidae*).

Во-вторых, в этом же регионе было отмечено паразитирование моногеней на необычных для них хозяевах в нетипичной для паразитов среде. На 4 видах пескарей из родов *Hemibarbus* и *Squalidus* описано 14 видов моногеней из рода *Ancyrocephalus* (s.l.) (*Ancyrocephalidae*), имеющего, весьма вероятно, морское происхождение. На японском морском судаче *Lateolabrax japonicus* в Японском море паразитируют 3 вида из рода *Dactylogyrus*, исконных пресноводных обитателей¹. Три представителя двух близкородственных родов моногеней из сем.

¹ Полупроходные угаи (*Tribolodon* spp.), пресноводные по происхождению, выходят на нагул в Японское море, зараженные пресноводным *Dactylogyrus pseudaspisii*, а на пресноводных, но морского происхождения, пестроногих подкаменщиках (*Cottus* spp.) Приморья описан вид (виды?) морского рода *Bothitrema* (*Bothitrematidae*), два других представителя которого являются паразитами морских камбал (*Pleuronectiformes*: *Bothidae*).

Pseudodactylogyridae встречаются в Японском море на систематически далеких трёх родах морских рыб.

В-третьих, здесь встречаются моногенеи, у которых на стадии личинки происходит пожизненное срастание двух гермафродитных особей (сем. Diplozoidae). При этом у спайников объединяются половые протоки и другие системы органов. К ним относятся широко распространенные в Палеарктике представители рода *Paradiplozoon* и эндемичные и автохтонные, монотипичные или малочисленные роды *Eudiplozoon*, *Inustiatus* и *Sindiplozoon*.

АНАЛИЗ БИОРАЗНООБРАЗИЯ МОНОГЕНЕЙ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Анализ современного состояния изученности рыб Приморья содержится в статье Колпакова с соавторами (2007). Анализ встречаемости на рыбах Приморья и р. Амур представителей отр. Dactylogyridea, к которому относятся большинство из выше перечисленных семейств моногеней, был проведен Герасевым с соавторами (2008).

Моногенеи пескарей мировой фауны представлены 48 видами рода *Dactylogyrus*; 1 видом рода *Bivaginogyrus*; 18 видами *Ancyrocephalus* (s.l.); 6 видами *Gyrodactylus* и 4 видами диплозид (Герасев, 2008, 2009а). Из 130 видов пескарей мировой фауны, относящихся к 30 родам, зараженными моногенеями оказались 31 вид из 13 родов. Дактилогирусы подразделяются на 13 эволюционных уровней организации, объединяющие 30 монофилетичных морфологических групп. Т.е. их группировка в монофилетичные группы, проведенная независимо от систематики пескарей, оказалась слепком с таксономической структуры хозяев, что указывает на их коэволюцию. Анцироцефалюсы относятся к двум эволюционным уровням, несводимым к одному исходному типу, и подразделяются на 8 (3 плюс 5) монофилетичных групп.

Дактилогирусы (при бурном видообразовании на родах *Abbottina*, *Hemibarbus* и *Saurogobio*) и пескари демонстрируют коэволюционные связи. Анцироцефалюсы, имеющие два различных уровня организации, показывают сочетание коэволюции и гостальных переключений (при взрывообразном видообразовании на родах *Hemibarbus* и *Squalidus*). Большинство гиродактилюсов приурочены к роду *Gobio* и являются колонистами пескарей, ведущими свое происхождение от гиродактилюсов с других придонных рыб (с девятииглой колюшки, горчаков, гольцов и щиповок). Не отмечено ни одной диплозиды, характерной исключительно для пескарей.

Многочисленное видообразование дактилогирусов и анцироцефалюсов на двух видах пескарей рода *Hemibarbus* скоррелировано с его обособленностью среди пескарей по морфологическим, молекулярным и паразитологическим данным (Герасев, 2008, 2009а). Паразитирование на родах *Hemibarbus* и *Squalidus* анцироцефалюсов двух разных эволюционных уровней, указывает на двукратное попадание этих моногеней на пескарей. Паразитирование 11 видов дактилогирусов I и II эволюционных уровней на *Abbottina* и *Saurogobio* указывает на их филогенетическое родство и экологическую близость.

Бурное видообразование тетраонхид рода *Salmonchus* на 3 видах пресноводных лососей Приморья (Герасев, 2004б) определяется: 1) относительно широким распространением тайменя и ленков в Сибири, Приморье и Монголии; 2) обнару-

жением у тайменя и ленков Приморья 9 гаплотипов мтДНК, указывающих на разный возраст отдельных популяций и на 2 - 3 кратное вселение тупорылого ленка из Амура в Приморье; 3) различными местами обитания в реках двух видов ленков; 4) наличием гибридов между ленками и тайменем; 5) присутствием сим- и аллопатрических популяций двух видов ленка в Приморье.

Анцилодискоидиды сомовых рыб р. Амур разделены на морфологические группы, с использованием признаков половой системы и прикрепительного диска (Стрелков, 1971). Анализ их взаимоотношений и особенностей видообразования является задачей отдельного, специального исследования.

Проводимое в настоящее время описание нами нескольких десятков новых видов лигофорусов из различных морей Мирового Океана и тотальное переописание «старых» видов этого рода отодвигает анализ видообразования лигофорусов до выхода в свет этих публикации и составления полной базы данных этого таксона.

Моногенеи японского судака (*Dactylogyrus* spp.) являются иллюстрацией многочисленного видообразования с переходом паразитов на нетипичного хозяина, обитающего в другой среде. Три вида моногеней из двух родов псеудоактилогирид, поражают три вида систематически далеких прибрежных видов рыб и показывают видообразование на экологически близких, но филогенетически далеких хозяевах.

Предки диплозоид, гермафродитные, как и все моногенеи, не имели вагинального протока. Но у них была и есть, как у родственного рода *Octomacrum*, вентральная мужская половая присоска. Ранее они копулировали присоской через стенку тела, как, например, живородящие Gyrodactylidea и *Gastrocotyle trachuri*. А сейчас при захвате ею «дорсального бугорка» происходит срастание двух особей. При резком сокращении численности хозяев и собственно паразитов последние, весьма вероятно, перешли к перманентному обмену спермой и пожизненному сращению двух особей (Герасев, Хотеновский, 1985). Именно на Дальнем Востоке России на амурском сазане и двух видах карасей (возможно вторично), обыкновенном толстолобике и желтощеке обитают наиболее сложно и оригинально организованные диплозоиды родов *Eudiplozoon*, *Inustiatus* и *Sindiplozoon*².

О РАЗНОСКОРОСТНОЙ ЭВОЛЮЦИИ МОНОГЕНЕЙ

По нашим данным (Пугачев и др., 2009) скорость видообразования у моногеней может: 1) отставать от скорости эволюции их хозяев; 2) быть параллельной видовой дивергенции хозяев; 3) чаще всего несколько опережать таковую их хозяев; 4) и, наконец, быть взрывообразной. Для исследования видообразования 2-3 видов моногеней на одной особи, одного вида хозяина, в одном биотопе (жабры) предложено использовать анализ распределения видов моногеней по жабрам рыб (Пронькина и др., 2010). При изучении многовидового видообразования моногеней на одном виде хозяина необходимо учитывать разную скорость и направленность изменений у разных видов органов прикрепления и половой системы (Герасев,

2 У представителей этих родов семяпринимающий проток является проросшим в тело другой особи семяпроводом (vas deferens), как это показал еще в 19 веке Саито Гото, в отличие от червей из родов *Diplozoon* и *Paradiplozoon*, где он представлен новообразованием (ductus vaginoides de-novo).

1995б). Более того, принципиальное значение имеет разделение моногеней одного рода на монофилетичные морфологические группы (Герасев, 2008, 2009а,б). Этот тип видообразования моногеней является следствием отсутствия симксенной (по: Лебедев, 1995) панмиксии³ в континууме дизруптивного отбора, основанного на гетерозиготном полиморфизме, и демового отбора (репродуктивная изоляция), имеющего дело с гемипопуляцией червей на одной особи хозяина.

О ПРИЧИНАХ БИОРАЗНООБРАЗИЯ МОНОГЕНЕЙ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Гусев (1955) объяснил формирование «букетов видов» моногеней (взрывообразная эволюция) регрессиями и трансгрессиями Мирового Океана (Линдберг, 1972). И при трансгрессиях, и при регрессиях имели место одновременно, как изоляция популяций рыб, так и их перемешивание. При трансгрессиях происходила изоляция ихтиофаун в верховьях рек, но при этом же при опускании хребтов мог быть перехват верховий рек и обмен популяциями рыб и их паразитов между различными водосборами. При регрессиях и изоляции Японского моря от соленых вод Океана и его опреснении происходило объединение эстуариев рек Приморья. Это способствовало расселению рыб из одной реки в другую, перемешиванию рыб и новых популяций моногеней в объединившихся эстуариях рек, в пресном Японском море. Для коротких рек Приморья при регрессиях шло увеличение длины и их объединение. А для Палео-Амура при регрессиях и тектоническом подъеме равнин происходило уменьшение наклона стока и его фрагментация на медленно текущие озера, сформировавшиеся в его русле, с изоляцией в них отдельных популяций рыб и их паразитов.

Быстрое, взрывообразное видообразование, весьма вероятно, происходило во время резких изменений окружающей среды (при экологических катастрофах с изменением солености, течения, насыщенности воды кислородом, изменением её прозрачности и т.д., и т.п.), вызывающих сокращение численности хозяев и/или их географическую изоляцию, разорванность и фрагментацию ареала их популяций, изменение соотношения концентрации различных экологических групп рыб и т.д., и т.п. Затем происходило перемешивание различных случайных изолятов рыб одного вида, разных экологических и систематических группировок рыб. Это приводило к объединению новых популяций, возникших на них ранее в экстремальных условиях изоляции, возможно, подвидов и уже видов моногеней на одном и том же виде рыб. Другими словами, множественное видообразование моногеней является следствием временной изоляции паразитов, отсутствие у них симксенной панмиксии, и последующего контакта различных популяций. У рыб с более медленными темпами размножения, чем у моногеней (Gerasev, Starovoitov, 1991), при резких изменениях условий, сроков, объема нереста, площади нерестилищ и условий для

³ Отсутствие перекрестного оплодотворения у паразитов внутри одной популяции хозяина при невозможности скрещивания между паразитами с разных особей хозяев, не говоря уже о нескольких видах хозяев, является исконной и облигатной чертой паразитизма. Дискретность гемипопуляций паразитов априори предопределяет более высокие темпы их видовой дифференцировки. И здесь более сложен и неоднозначен ответ на другой вопрос – как при такой разорванности и мозаичности популяций, при наличии у паразитов редкого и перерассеянного распределений (Пуассона, негативного биномиального и т.п.), при обитании нескольких видов паразитов синтопно (в одном органе) они вообще оказались способными иметь и тем более сохранять биологический вид?

нагула молоди, и т.д. происходило снижение эффективности воспроизводства и, соответственно, численности потомства, а моногении могли продуцировать еще большее число генераций. Показательно, что при помещении живых моногений в солонку, они немедленно приступают к бурной откладке яиц, т.е. погибают, но размножаются. Таким образом, эти паразиты были способны образовывать при географической изоляции популяций новые подвиды, в отличие от их хозяев рыб. Эти же факторы (малочисленность хозяев, приводящая к уменьшению вероятности спаривания для огромных и малочисленных кровососов жабр, и т.д.) привели к становлению трёх оригинальных родов спайников (Diplozoidae) на трёх родах рыб Дальнего Востока, образовавших не только срастание, но и оригинальные паренхиматозно-мышечные диски для более прочного закрепления двойного тела.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Формирование значительного биоразнообразия (взрывообразное видообразование) моногений на некоторых рыбах Приморья, р. Амур и Японского моря, а также паразитирование ряда моногений на нетипичных хозяевах в необычной для червей среде обитания являются следствием трансгрессий и регрессий Мирового Океана. Трансгрессии приводили к изоляции рыб и червей в верховьях рек и иногда к расселению этих изолятов в другие водосборы при опускании хребтов и перехватах верховьев рек. Регрессии способствовали объединению эстуариев и перемешиванию в них рыб и их паразитов (в том числе и формирующихся видов в бывших изолированных популяциях) в опресненном Японском море и изоляции ихтиопаразитофаун в медленно текущих озерах, сформировавшихся при подъеме равнинного Палео-Амура. При этих катастрофических изменениях, резких экологических перестройках моногении, с большим, чем у рыб, числом генераций, могли формировать, в отличие от рыб, при отсутствии симксенной панмиксии в континууме дизруптивного и демового отборов, новые популяции, подвиды и, как мы видим на сегодняшний день, виды. Бурное видообразование моногений описано: (1) для р. Амур и оз. Ханка на сомах *Silurus soldatovi* и *Parasilurus asotus*, и на пескарях родов *Abbottina*, *Saurogobio*, *Hemibarbus* и *Squalidus*; (2) для рек Приморья на лососевых *Hucho taimen* и *Brachymystax* spp.; (3) в Японском море на японском морском судаке *Lateolabrax japonicus* и двух видах кефалей *Mugil cephalus* и *Liza haematocheilus*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование поддержано грантом РФФИ № 11-04-01111-а.

ЛИТЕРАТУРА

- Быховский Б.Е.** 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.–Л.: Наука. 502 с.
- Герасев П.И., Хотеновский И.А.** 1985. О происхождении диплозоид (Diplozoidae, Monogenea) // Паразитол. Т.19. вып.6. С. 476–479.
- Герасев П.И.** 1995а. Анализ способов заражения моногенейми (Monogenea, Platyhelminthes) // Зоол. ж.. Т. 74, № 11. С. 23–31.

- Герасев П.И. 1995б.** О независимых изменениях признаков у дактилогирусов (Monogenea: Dactylogyridae) // Паразитол. Т. 29, вып. 6. С. 538–546.
- Герасев П.И. 2004а.** Козволюция и гостальные переключения тетраонхид (Monogenea) на щуках (Esocidae) и лососях (Salmonidae) // Сиб. зоол. конф. посв. 60-лет. Ин-та сист. и экол. живот. СО РАН. Новосибирск. 15–22 сентября. С. 364–365.
- Герасев П.И. 2004б.** Филогенетический анализ семейства Tetraonchidae (Platyhelminthes: Monogenea) // Паразитол. Т. 38, вып. 5. С. 426–437.
- Герасев П.И. 2005.** К феномену сопряженной эволюции дактилогирусов (*Dactylogyrus*; Monogenea) и карповых рыб (Сургиниды) // Мат. II межрегион. научн. конф. «Паразитол. исс. в Сиб. и на Дал. Вост. Новосибирск. 15–20 сентября. С. 40–42.
- Герасев П.И. 2008.** Фауна моногеней (Monogenea, Platyhelminthes) пескарей (Goboininae, Сургиниды). 1. Состав, структура и особенности распространения // Паразитол. Т. 42, вып. 5. С. 405–427.
- Герасев П.И., Дмитриева Е.В., Огава К., Пугачев О.Н., Колпаков Н.В. 2008.** Моногеней (Monogenea, Platyhelminthes) как зеркало истории биогеографических регионов: распространение дактилогиридей (Dactylogyridea) на рыбах юга Дальнего Востока. II. Факты // Изв. ТИНРО. Т. 153. С. 318 – 334.
- Герасев П.И. 2009а.** Фауна моногеней (Monogenea, Platyhelminthes) пескарей (Goboininae, Сургиниды). 2. Особенности сопряженной эволюции // Паразитол. Т. 43, вып.1. С. 12–31.
- Герасев П.И. 2009б.** Фауна *Dactylogyrus* spp. (Monogenea, Platyhelminthes) с пяти лучевой дополнительной пластинкой прикрепительного диска. 1. Состав и структура // Паразитол. Т. 43, вып. 6. С. 478–501.
- Гусев А.В. 1955.** Моногенетические сосальщики рыб системы реки Амур // Тр. ЗИН АН СССР. Т. XIX. С. 171–398.
- Гусев А.В. 1985.** Отряд Dactylogyridea // Определитель пресноводных паразитов рыб фауны СССР / Под ред. О. Н. Бауера. Л.: Наука. Т. 2. (Ч.1). С. 15–251.
- Догель В.А. 1962.** Общая паразитология. Л. 464 с.
- Колпаков Н.В., Герасев П.И., Пугачев О.Н. 2007.** Моногеней (Monogenea, Platyhelminthes), как зеркало истории биогеографических регионов: распространение дактилогиридей (Dactylogyridea) на рыбах юга Дальнего Востока. I. Введение // Изв. ТИНРО. Т. 150. С. 238–249.
- Лебедев Б.И. 1995.** Очерки по биоразнообразию и эволюционной паразитологии. Владивосток. 208 с.
- Линдберг Г.У. 1972.** Крупные колебания уровня Океана в четвертичный период. Л.: Наука. 548 с.
- Пронькина Н. В., Дмитриева Е. В. Герасев П.И. 2010.** Распределение двух видов рода *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977 (Plathelminthes, Monogenea) по жабрам *Liza aurata* (Risso, 1810) (Pisces: Mugilidae) в Черном море // Морський Екологічний Журнал. Т. IX, № 1. С. 53–62.
- Пугачёв О.Н., Герасев П.И., Дмитриева Е.В., Пронькина Н.В., Колпаков Н.В. 2009.** О разносторонней эволюции моногеней // Мат. III Межрегион. научн. конф. паразитол. Сиб. и Дал. Вост. посв. 80-летию проф. К.П.Федорова, 15–20 сентября. Новосибирск. С. 234–237.
- Стрелков Ю.А. 1971.** Моногенетические сосальщики рыб бассейна Амура. Паразитол. сборник. Л.: Наука. Т. 25. С. 41–76.
- Gerasev P.I., Starovojtov V.K. 1991.** The number of generations in freshwater monogeneans per year // J. Fish Biology. V. 38. P.159–163.