

УДК 576.895.122

**ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ, ГОСТАЛЬНАЯ И ВРЕМЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ  
ВИДОВОГО СОСТАВА ЛИГОФОРУСОВ (*LIGOPHORUS*, *MONOGENEA*,  
*PLATHELMINTHES*) –  
ПАРАЗИТОВ КЕФАЛЕЙ (*MUGILIDAE*, *PISCES*) МИРОВОЙ ФАУНЫ**

**Е. В. Дмитриева\*, П. И. Герасев\*\*, Н. В. Пронькина\*, О. Н. Пугачев\*\***

\*Институт биологии южных морей НАН Украины, Севастополь, Украина,

\*\*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

**GEOGRAPHICAL, HOST AND TEMPORAL TRANSFORMATION  
OF THE COMPOSITION OF *LIGOPHORUS* SPECIES  
(*MONOGENEA*, *PLATHELMINTHES*) – PARASITES OF MUGILIDS  
(*MUGILIDAE*, *PISCES*) OF THE WORLD FAUNA**

**E. V. Dmitrieva\*, P. I. Gerasev\*\*, N. V. Pronkina\*, O. N. Pugachev\*\***

\*Institute of Biology of the Southern Seas, Sevastopol, Ukraine,

\*\*Zoological Institute RAS, St. Petersburg, Russia

Паразитические черви – моногенеи широко представлены на поверхности тела, жабрах (реже во внутренних полостях) преимущественно рыб. Эволюция их может происходить либо параллельно филогенезу хозяев – коэволюция (Быховский, 1957; Llewellyn, 1956; Rohde, 1979 и др.), либо в результате перехода на новых, систематически далеких, но экологически близких хозяев с образованием новых таксонов разного ранга (Chaubaud, 1965; Контримавичус, 1978; Mitter, Brooks, 1983; Лебедев, 1988 и др.). Переход на новых хозяев, очевидно, имеет место при резко меняющихся условиях окружающей среды, сокращении численности специфичных хозяев, “перемешивании” различных экологических групп рыб, то есть при резких экологических перестройках.

Мировая фауна *Ligophorus* – специфичных паразитов кефалевых рыб, насчитывает 33 вида, описанных из Атлантики и Пацифики (Dmitrieva, Gerasev, Pronkina, 2007; Rubtsova, Balbuena, Sarabeev, 2007; Abdallah, Azevedo, Luque, 2009; Siquier, Nunez, 2009). Кроме того, нами идентифицировано 16 новых видов от берегов Вьетнама, Атлантического побережья ЮАР и Красного моря (Dmitrieva et al., 2007; неопубл. данные). Таким образом, на сегодня известно 49 видов *Ligophorus* от 18 видов кефалей. В среднем на один вид хозяина приходится около 3 видов *Ligophorus* и, как правило, не менее двух видов регистрируются на одной особи одного вида кефалевых в каждом регионе. Такое одновременное паразитирование однородных видов представляет большой интерес как с точки зрения сосуществования близкородственных видов в одном биотопе, так и с точки зрения путей и условий дивергенции видов. Анализ причин относительно более быстрого видообразования моногеней, а также образования многовидовых однородных комплексов на одном хозяине является предметом настоящего сообщения.

Наиболее изучена фауна лигофорусов космополитного вида *Mugil cephalus*. Она насчитывает 12 видов: 4 вида в Северо-Восточной и 1 в Северо-Западной Атлантике, 9 в Северо-Западной и 1 в Северо-Восточной Пацифике. При этом один вид (*L. chabaudi*) встречен как в Средиземноморском бассейне, так и в Японском море (Dmitrieva et al., 2009). Такая встречаемость этого вида в дополнение к морфологическому сходству 5 дальневосточных видов с лобана со средиземноморским *L. cephalus* с этого же хозяина свидетельствует, что средиземноморские и дальневосточные популяции лобана имели один центр происхождения из водоема, соединявшегося в прошлом с обоими регионами. Обращает на себя внимание сходство *L. mediterraneus* из Средиземного моря и *L. mugilinus* из Западной Атлантики (в последнем районе также описан очень близкий вид от другого представителя кефалевых, но тоже рода *Mugil*) и отсутствие сходных с ними видов в Северо-Восточной Пацифике. По-видимому, их дивергенция произошла уже после изоляции последних. С другой стороны, *Ligophorus leporinus*, паразитирующий на лобане в Южно-Китайском море, по ряду существенных признаков отличается от средиземноморских и дальневосточных видов, но имеет большое сходство с видами из Красного моря. Таким образом, общность фауны *Ligophorus* средиземноморского и дальневосточного лобана формировалась, очевидно, не через Индийский океан, но виды из Индийского океана могли позднее вселиться в Пацифику.

Наибольшее количество видов *Ligophorus* (21 вид) зарегистрировано в морях Северо-Западной Пацифики. Столь значительная дивергенция видов в Японском и Китайских морях, вероятно, связана с историей этого региона, неоднократно распадавшегося на ряд замкнутых водоемов во время регрессий уровня Мирового океана с последующим объединением во время трансгрессий. Изоляции популяций во время регрессий могли привести к накоплению генотипических различий. Средиземное море на протяжении этого времени не претерпело таких изменений и поэтому средиземноморские виды дивергировали в меньшей степени. Понто-Каспий во время его изоляции претерпел сильное опреснение и кефалевые в нем не сохранились, а заселили эти моря 6–8 тыс. лет назад после последнего образования Босфора, поэтому фауна кефалевых и лигофорусов в этих морях вторична по отношению к Средиземноморской и распространение видов ограничено низкой соленостью.

Для моногеней вообще и для представителей данного рода, в частности, характерна узкая и строгая специфичность по отношению к своим хозяевам, тем более интересны случаи их паразитирования на нетипичных хозяевах. Для 5 видов *Ligophorus* сообщается об их встречаемости на нескольких хозяевах. Рекордсменом регистрации таких случаев являются моря Северо-Западной Пацифики. Для этого региона и для других групп моногеней зарегистрированы случаи переходов на нетипичных хозяев. Очевидно, это также связано с «бурной» геологической историей Японского и Китайских морей. Резкие колебания условий среды, изоляция немногочисленных групп типичных хозяев и перемешивание их с другими видами кефалевых в небольших водоемах создавали условия для таких переходов. Своего рода естественным экспериментом, подтверждающим наше предположение о связи таких переходов с резкими изменениями условий среды, является интродукция пелингаса в Азово-Черноморский регион. В новом регионе он потерял половину своей нативной фауны лигофорусов, но два дальневосточных пелингасовых вида неоднократно регистрировались на аборигенном сингиле.

По мнению Б. Е. Лебедева (1995) основными движущими факторами эволюции моногеней являются воздействие хозяев и их смена, а также наличие ксенотипических и пространственных изоляционных барьеров. Анализ распределение одновременно встречающихся видов *Ligophorus* по жаберному аппарату черноморских кефалей показал, что все виды имеют предпочитаемые, различающиеся между собой места локализации. Эта специфическая локализация каждого вида не определяется ни положительными, ни отрицательными отношениями между особями как одного вида, так и с особями другого близкородственного вида, а является врожденным признаком.

Для двух пар видов с разных хозяев показано, что они и пространственно и репродуктивно сегрегированы, а их значительные морфологические различия говорят скорее об их дальнем родстве. Вероятно, их предки освоили нового для них хозяина, перейдя с разных хозяев, а их изначальная морфологическая и экологическая разобщенность позволила им совместно освоить один и тот же биотоп. Таким образом, не смотря на то, что сегодня эти пары видов встречаются симпатрически, очевидно, они эволюционировали аллоксенно.

Для двух пар видов близких по морфологии прикрепительных структур не выявлено достоверной разницы в их распределении по жабрам, то есть пространственные ниши их значительно перекрываются. Однако значительное сходство их прикрепительных структур свидетельствует в пользу того, что они эволюционировали в сходных условиях (в рассматриваемых случаях на одном хозяине). Вероятно, репродуктивный барьер в этом случае усиливался за счет несовпадения сроков размножения. Для большинства симксенных пар показано сходство прикрепительных образований и при этом значительное различие морфологии копулятивного органа. Таким образом, гетерохронность и накопление андрогинных адаптаций являются основными факторами симпатрической и симксенной дивергенции этих видов.

Доказанное положение о приуроченности каждого вида лигофорусов к строго определенному участку жаберного аппарата при их совместном паразитировании на жабрах одной особи рыбы, свидетельствует о том, что каждый вид на жабрах имеет свою «родину» (место исторического формирования), где он и продолжает размножаться, приходя туда (хоминг) в нужное время при определенном сочетании абиотических факторов.

Таким образом, моногеней рода *Ligophorus* демонстрирует весь спектр возможных сценариев эволюции паразитов: коэволюцию и гостальные переключения, географическое (аллопатрическое) и экологическое (симпатрическое) видообразование, аллоксенную и симксенную дивергенции. Сочетание всех этих сценариев и формирует современную фауну *Ligophorus*, встречающихся на кефалевых в разных районах Мирового океана.