

УДК 595.122:597.556.333.1

***Gyroductylus leopardinus* sp. n. (Monogenea) – ПАРАЗИТ БЫЧКА *Pomatoschistus marmoratus* (Gobiidae) ИЗ АЗОВСКОГО МОРЯ**

Е. В. Дмитриева¹, Н. Скидан²

¹ ИнБЮМ НАН Украины, пр. Нахимова, 2, Севастополь, 99011 Украина

² Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

Получено 27 октября 2003

Gyroductylus leopardinus sp. n. (Monogenea) – паразит бычка *Pomatoschistus marmoratus* (Gobiidae) из Азовского моря. Дмитриева Е. В., Скидан Н. – От леопардового лысуна из Молочного лимана Азовского моря описан новый вид гиродактилид, относящийся к *G. arcuatus*-group Malmberg, 1970. Описанный вид отличается от *G. cf. arcuatus* большими размерами брюшной соединительной пластинки, а также размерами и формой краевого крючка, имеющего одинаковой ширины дистальную и проксимальную части собственно краевого крючка. Проанализирована встречаемость моногеней рода *Gyroductylus* на бычках рода *Pomatoschistus* и обсуждены возможные пути формирования их специфичности.

Ключевые слова: гиродактилюс, бычки, специфичность, коэволюция.

Gyroductylus leopardinus sp. n. (Monogenea) – a Parasite of *Pomatoschistus marmoratus* (Gobiidae) from the Sea of Azov. Dmitrieva E. V., Skidan N. – New species belonging to *G. arcuatus*-group Malmberg, 1970 from marbled goby from the Molochnyi firth of the Sea of Azov is described. This species differs from *G. cf. arcuatus*, parasitizing gobies, by large sizes of ventral bar and sizes and form of marginal hooks having equal width of distal and proximal part of sickle. Occurrence of monogenean of the genus *Gyroductylus* on gobies of genus the *Pomatoschistus* is analyzed and ways of forming of its specificity is discussed.

Key words: gyroductylids, gobies, specificity, co-evolution.

Введение

Бычки рода *Pomatoschistus* широко распространены вдоль побережья Атлантического океана и его внутренних морей и образуют сложный видовой комплекс из симпатрических видов, видов с перекрывающимися ареалами, межвидовых гибридов и подвидов (Miller, 1986). Недавно начатые исследования фауны гиродактилид, паразитирующих на этих бычках, показали что они формируют не менее сложный комплекс видов. Начиная с 1974 г., описано 5 видов *Gyroductylus*, найденных в Северном и Балтийском морях и паразитирующих на различных видах *Pomatoschistus*: *G. rugiensis* Glser, 1974; *G. micropsi* Glser, 1974; *Gyroductylus cf. arcuatus* Geets, 1998; *G. longidactylus* Geets, Malmberg, Ollevier, 1998; *G. rugiensoides* Nyuse, Volckaert, 2002 (Glser, 1974; Geets et al., 1999, 1998; Nyuse, Volckaert, 2002). Можно предположить, что и в других районах обитания этих бычков на них паразитируют еще не зарегистрированные виды гиродактилид. Так обследование *Pomatoschistus marmoratus* (Risso) из Молочного лимана Азовского моря выявило паразитирование на нем нового вида *Gyroductylus*, описанию которого и посвящена настоящая работа.

Материал и методы

Материал собран в Молочном лимане Азовского моря в апреле 2001 г. На самце *P. marmoratus* (L = 4,4 см) найдено 5 гиродактилюсов, относящихся к одному виду. Из живых червей изготовляли глицерин-желатиновые препараты. Промеры и рисунки сделаны с фиксированного материала при увеличении микроскопа 20 × 6,3, 40 × и 100 ×. Наименование частей прикрепительного диска и их измерения даны по Эргенсу (1985). Приведенные в тексте промеры относятся к голотипу и даны в микрометрах; на рисунках масштабная линейка равна 10 мкм (кроме тех случаев, когда ее величина указана отдельно).

***Gyrodactylus leopardinus* Dmitrieva et Skidan, sp. n.**

Материал. Голотип № 508 хранится в отделе экологической паразитологии ИнБЮМ НАН Украины, Севастополь; паратип № 16/10 – в отделе паразитологии Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев.

Описание. Черви длиной 456 при ширине на уровне матки 106 имели прикрепительный диск овальной формы размером 69 × 75 (рис. 1, А). Фаринкс крупный размером 38 × 45, состоящий из двух частей: дистальной, длиной 28 и проксимальной – 17 (рис. 1, Б). Позади фаринкса расположен копулятивный орган, размером 11 × 10, вооруженный одним крупным и пятью более мелкими крючками, расположенными по кругу, и двумя маленькими крючками, расположенными между ними (рис. 1, В).

Прикрепительный диск несет характерное для гиродактилид вооружение (рис. 2). Промеры склеротинизированных частей прикрепительного диска приведены в таблице 1 (для сравнения в таблице приведены промеры вооружения прикрепительного диска всех известных видов гиродактилид, паразитирующих на *Pomatoschistus* spp.).

Дифференциальный диагноз. По форме брюшной соединительной пластинки с хорошо выраженными уховидными отростками, форме срединного и краевого крючка данный вид можно отнести к *G. arcuatus*-group, Malmberg, 1970. В отличие от типового вида данной группы брюшная соединительная пластинка более широкая и имеет более длинную мембрану (табл. 1). Краевой крючок значительно крупнее, чем у *G. cf. arcuatus*, и имеет одинаковой ширины дистальную и проксимальную (базальную) части собственно краевого крючка, в то время как у *G. cf. arcuatus* последняя больше почти в 1,5 раза. По размерам склеротинизированных структур прикрепительного диска описываемый вид сравним с *G. cf. ruguensis* и *G. cf. micropsi*, паразитирующими на *Pomatoschistus* spp.

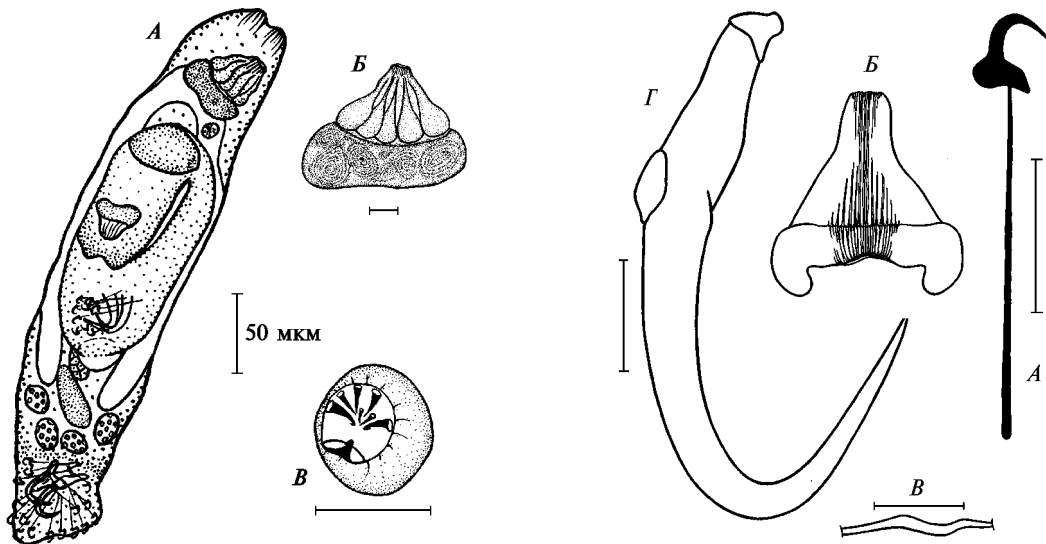


Рис. 1. *Gyrodactylus leopardinus*: А – общий вид; Б – фаринкс; В – копулятивный орган.

Fig. 1. *Gyrodactylus leopardinus*: А – total view; Б – pharynx; В – organ of copulation.

Рис. 2. Вооружение прикрепительного диска *Gyrodactylus leopardinus*: А – краевой крючок; Б – брюшная соединительная пластинка; В – спинная соединительная пластинка; Г – срединный крючок.

Fig. 2. Opisthaptor hard parts of *Gyrodactylus leopardinus*: А – marginal hook; Б – ventral bar; В – dorsal bar; Г – anchor.

Таблица 1. Размеры склеротинизированных частей прикрепительного диска *Gyrodactylus* spp., паразитирующих на бычках родов *Pomatoschistus* и *Knipowitschia*Table 1. Sizes of the opisthaptor hard parts of *Gyrodactylus* spp. parasitizing *Pomatoschistus* spp. and *Knipowitschia* spp.

Признак	Виды <i>Gyrodactylus</i>					
	1	2	3	4	5	6
Ширина брюшной соединительной пластинки (lvb)*	21	20–25 (17–21) ⁷	21–31	17–20	13–18	7–9
Длина брюшной соединительной пластинки (bwvb)	4	6 (4)	6–9	4–6	3–7	3–4,5
Длина уховидного отростка брюшной соединительной пластинки (lvvb)	3	—	—	—	3–4	—
Длина мембраны брюшной соединительной пластинки (lvbm)	16	12	9–17	9–12	6–12	—
Длина спинной пластинки (mwdb)	1	1	—	1	—	—
Ширина спинной пластинки (ldb)	17	16 (15–17)	—	17–21	—	—
Длина срединного крючка (la)	46	48–49 (42–47)	50–64	41–50	29–39	23–29,5
Длина острия срединного крючка (lap)	24	23–24	27–32	18–26	13–20	15,5–19
Длина внутреннего отростка срединного крючка (lar)	20	18–19 (12)	13–22	13–16	4–11	9,5–14,5
Длина краевого крючка (lmh)	28	25–26 (23–26)	27–35	25–29	17–22	35,5–40
Длина собственно краевого крючка (lsi)	5	6	5,5–8	5–6	3,5–5	5,5–7
Длина рукоятки краевого крючка (lh)	23	—	21–28	20–24	12,5–20	28,5–34
Длина лезвия краевого крючка	3	—	—	3–4	—	—
Дистальная ширина собственно краевого крючка (wds)	4	—	3,0–4,5	3–4	2–3	—
Ширина базы (проксимальная) собственно краевого крючка (wps)	4	—	3,5–5	3–4	3–4	—

Примечание. 1 — *leopardinus* sp. n. (собств. данные); 2 — *bubyri* (по: Эргенс, 1985); 3 — cf. *rugiensis* (по: Huyse, Volckaert, 2002); 4 — cf. *micropsi* (по: Glaser, 1974); 5 — cf. *arcuatus* (по: Geets et al., 1999); 6 — *longidactylus* (по: Geets et al., 1998); 7 — *bubyri* (по: Османов, 1965).

* Сокращения по Г. Малмберг (Malmberg, 1970).

В то же время он значительно отличается от них формой брюшной соединительной пластинки. Краевой крючок у этих видов имеет более отогнутое острие (апертура собственно краевого крючка равна его длине, в то время как у описываемого вида она составляет 0,7 его длины).

Хозяин: *Pomatoschistus marmoratus* (Risso).

Локализация: жабры.

Район обнаружения: Азовское море.

Этимология. Вид назван по русскоязычному названию хозяина — леопардовый лисун.

Обсуждение

На сегодняшний день гиродактилиды зарегистрированы на пяти видах бычков из рода *Pomatoschistus* (табл. 2). Два из них (*P. minutus* и *P. microps*) — широко распространенные и многочисленные виды в Северо-Восточной Атлантике и прилегающих морях. Первый из них в Средиземном и Черном морях образует подвид *P. minutus elongatus*. В большей части ареала, за исключением Азово-Черноморского бассейна, им сопутствуют *Pomatoschistus lozanoi* и *P. pictus*. *P. marmoratus* имеет сравнительно ограниченный ареал, встречаясь только в северной части Адриатического моря, в Черном и Азовском морях (Смирнов, 1986; Miller,

Таблица 2. Встречаемость *Gyrodactylus* spp. на бычках родов *Pomatoschistus* и *Knipowitschia* (по литературным и собственным данным)

Table 2. Occurrence of *Gyrodactylus* spp. on gobies of the genera *Pomatoschistus* and *Knipowitschia*

Виды <i>Pomatoschistu</i> и <i>Knipowitschia</i>	Виды <i>Gyrodactylus</i>								
	<i>bubyri</i>	cf. <i>micropsi</i>	<i>micropsi</i>	<i>rugien-</i> <i>sis</i>	<i>rugien-</i> <i>soides</i>	cf. <i>arcuatus</i> forma 1	cf. <i>arcuatus</i> forma 2	<i>leopardinus</i> sp. n.	<i>longi-</i> <i>dactylus</i>
<i>lozanoi</i> *		x			x	x			x
<i>minutus</i>		x			x	x			
<i>pictus</i>					x		x		
<i>microps</i>			x	x					
<i>marmoratus</i>								x	
<i>Knipowitschia</i> <i>caucasicus</i>	x								

* Схема родственных отношений видов рода *Pomatoschistus* (по: Huyse, Volckaert, 2002).

1986). Таким образом, в Азовском море встречается только леопардовый лысун, и у него, по данным «Определителя паразитов Черного и Азовского морей» (1975), отмечалось паразитирование гиродактилид, которые были определены как *G. medius* Kathariner, 1893. Данное определение является, по-видимому, ошибочным, т. к. *G. medius* строго специфичен для сазана (Эргенс, 1985). Возможно, это первая регистрация особой описываемого нами вида, хотя последний существенно отличается от *G. medius* и относится к другой подродовой группе гиродактилид по Мальмбергу (Malmberg, 1970).

Фауна гиродактилид, паразитирующих на бычках рода *Pomatoschistus*, включает в себя, по крайней мере, 3 комплекса видов: *G. cf. arcuatus*, *G. cf. rugiensis* и *G. cf. micropsi*. Морфотипы видов, входящих в эти комплексы, значительно перекрываются, и их видовая самостоятельность установлена на основе данных молекулярного анализа (Geets et al., 1999; Huyse, Volckaert, 2002). Новый вид имеет ряд признаков, позволяющих довольно легко отличить его от остальных видов гиродактилид, паразитирующих на бычках-лысунах, но морфологически он более близок *G. cf. arcuatus*. От всех остальных гиродактилид, паразитирующих на этих бычках, значительно отличается также *G. longidactylus*, описанный от *P. lozanoi* и проявляющий по отношению к нему строгую специфичность (Geets et al., 1998).

Таким образом, известную на сегодняшний день фауну гиродактилид, ассоциированную с бычками рода *Pomatoschistus*, можно подразделить на 2 группы морфологически близких, по-видимому, родственных видов: первая включает в себя представителей *G. arcuatus*-group, Malmberg, 1970 (*G. cf. arcuatus* и *Gyrodactylus leopardinus* sp. n.); вторая – представителей *G. wagneri*-group, Malmberg, 1970 (*G. micropsi*, *G. cf. micropsi*, *G. rugiensis*, *G. rugiensoides*).

Известно 2 основных пути формирования паразито-хозяйинных отношений: коэволюция паразита и хозяина, при которой формируется система, когда один или несколько близкородственных видов паразита встречаются на родственных видах хозяев; гостальное переключение, когда один или несколько близкородственных видов встречаются на неродственных, но, как правило, экологически близких хозяевах. Последний путь формирования специфичности, по-видимому, широко специфичен для гиродактилид (Bakke et al., 2002). Существенно, что при гостальном переключении процессы эволюционирования вида идут значительно быстрее: во-первых, в таких случаях хозяева, как правило, неродственные, репродуктивно изолированные виды, вследствие чего переключившаяся на нового

хозяина группа особей оказывается в значительной степени изолированной от остальной популяции; во-вторых, небольшой размер субпопуляции, связанной с новым хозяином, также способствует более быстрому накоплению различий (Slatkin, 1987). Кроме того, когда паразит эволюционирует в результате дивергенции хозяина, на новых близкородственных видах хозяев, предоставляющих схожие условия обитания для паразита, естественный отбор будет унифицировать изменения, носящие адаптивный характер, т. е. замедлять эволюционирование, в то время как при гостальном переключении естественный отбор будет способствовать накоплению различий, усиливая действие дрейфа генов. Следствием «быстрой» дивергенции может быть формирование морфологически неразличимых видов, которые еще не успели накопить значительных морфологических различий. Таким образом, более низкая специфичность, формирующаяся у гиродактилид в результате гостального переключения (Bakke et al., 2002), может быть значительно занижена в результате идентификации комплекса морфологически неразличимых видов как одного.

В рассматриваемом случае мы сталкиваемся, по-видимому, с обеими схемами формирования паразито-хозяинных отношений. Так, виды *G. arcuatus*-group, паразитирующие на бычках, близки к *G. arcuatus*, паразитирующему на колюшках (Geets et al., 1999). Колюшки и бычки-лысуны имеют сходную экологию, обитают в одних и тех же прибрежных мелководных биоценозах, что создает условия для возможности перехода гиродактилид на новых хозяев. Условия «быстрой» эволюции, описанные выше, могли привести к формированию на разных видах бычков, обитающих симпатрически, морфологически сходных видов *G. cf. arcuatus*, а на пространственно удаленном виде *P. marmoratus* — к накоплению морфологически отличных признаков характерных для описываемого вида *G. leopardinus* sp. n. В то же время представители *G. wagneri*-group, Malmberg, 1970, паразитирующие на бычках-лысунах, по-видимому, эволюционировали параллельно с родом *Pomatoschistus*, и их видовая радиация отражает таковую видов хозяев. Так, на филогенетически близких *P. lozanoi* и *P. minutus* паразитируют одни и те же виды гиродактилюсов (табл. 2). Особи *G. rugensoides*, паразитирующие на этих двух бычках, имеют ряд морфологических отличий от особей этого вида, встречающихся на бычке *P. pictus*. Как показали данные молекулярного анализа, наиболее филогенетически удаленный вид *P. microps* имеет фауну гиродактилид, состоящую из специфичных самостоятельных видов, хотя и морфологически сходных с видами, паразитирующими на трех предыдущих видах *Pomatoschistus* (Huysse, Volckaert, 2002).

В контексте рассматриваемых схем формирования паразито-хозяинных комплексов интересен вид, описанный С. О. Османовым (1965) с кавказского бубыря из Аральского моря. *Gyrodactylus bubyri* Osmanov, 1965 по форме и размерам вооружения прикрепительного диска соответствует описанию *G. micropsi* Glser, 1974 от *Pomatoschistus microps* из Балтийского моря (табл. 1). По современным представлениям, хозяева этих видов гиродактилид относятся к разным родам (*Pomatoschistus* и *Knipowitschia*), однако ранее они рассматривались как виды одного рода (Смирнов, 1986).

Находка на леопардовом лысуне вида гиродактилид, относящегося к *G. arcuatus*-group, интересна еще и тем, что ранее представители данной группы отмечались только на видах *Pomatoschistus*, приуроченных к типично морским биоценозам. Отсутствие представителей *G. cf. arcuatus* на эвригалинных видах лысунов, обитающих в Северном море симпатрически с хозяевами этих гиродактилид, объясняется морским происхождением *G. arcuatus* (Getts et al., 1999). Хозяин нового вида — *P. marmoratus* — является эвригалинным видом, встречающимся как в опресненных (от 6‰), так и в гипергалинных (до 40‰) местообитаниях.

Место обнаружение нового вида — Молочный лиман Азовского моря — в большей своей части полигалинный, а местами даже гипергалинный водоем (13—40‰). Вероятно, относительно высокая соленость вод в месте обитания хозяина явилась благоприятным условием паразитирования на нем представителя *G. arcuatus*-group. Отсутствие данных о фауне гиродактилид, обитающих на этих бычках в Средиземном и Черном морях, не позволяет сделать вывод о том, имеем ли мы дело с независимыми повторяющимися случаями гостального переключения, или же ареалы видов *G. arcuatus*-group, паразитирующих на одних и тех же видах бычков, перекрываются.

- Гаевская А. В. и др.* Определитель паразитов Черного и Азовского морей. — 1975. — 549 с.
- Смирнов А. И.* Окунеобразные (бычковидные). — 1986. — С. 7—173. — (Фауна Украины; Т. 8: Рыбы, вып. 5).
- Османов С. О.* К изучению моногенетических и дигенетических сосальщиков рыб Узбекистана // Вестник Каракалпакского филиала АН УзССР. — 1965. — № 4. — С. 21—32.
- Эргенс Р.* Отряд Gyrodactylea // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. — 1985. — Т. 2: Паразитические многоклеточные. — С. 269—346.
- Bakke T. A., Harris P. D., Cable J.* Host specificity dynamics: observations on gyrodactylid monogeneans // International Journal for Parasitology. — 2002. — **32**, is. 3. — P. 281—308.
- Geets A., Malmberg G., Ollevier F.* Gyrodactylus longidactylus n. sp., a monogenean from Pomatoschistus lozanoi (de Buen) (Gobiidae) from the North Sea // Systematic Parasitology. — 1998. — **41**. — P. 63—70.
- Geets A., Appleby C., Ollevier F.* Host-dependent and seasonal variation in opisthaptor hard parts of Gyrodactylus cf. arcuatus from Gasterosteus aculeatus: a multivariate approach // Parasitology. — 1999. — **119**. — P. 27—40.
- Glser H.-J.* Eine neue artengruppe des subgenus Gyrodactylus (Paranephrotus) (Monogenea, Gyrodactylidae) // Zool. Anz. — 1974. — **192**. — P. 271—278.
- Malmberg G.* The excretory systems and the marginal hooks as a basis for the systematics of Gyrodactylus (Trematoda, Monogenea) // Ark. Zool. — 1970. — **23**, N 1. — 235 p.
- Miller P. J.* Gobiidae // Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. — 1986. — P. 1019—1085.
- Huyse T., Volckaert F. A. M.* Identification of a host-associated species complex using molecular and morphometric analysis, with the description of Gyrodactylus rugiensoides sp. n. (Gyrodactylidae, Monogenea) // Internat. J. Parasitol. — 2002. — **32**, is. 7. — P. 907—919.
- Slatkin M.* Gene flow and the geographic structure of natural populations // Science. — 1987. — **236**. — P. 787—792.