

УДК

Н.В. Колпаков; П.И. Герасев, О.Н. Пугачев
(ТИНРО-центр, г. Владивосток; ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург)

**МОНОГЕНЕИ (MONOGENEA; PLATYHELMINTHES)
КАК ЗЕРКАЛО ИСТОРИИ БИОГЕОГРАФИЧЕСКИХ РЕГИОНОВ:
РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДАКТИЛОГИРИДЕЙ (DACTYLOGYRIDEA)
НА РЫБАХ ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА. I. ВВЕДЕНИЕ**

Проведен краткий обзор литературных данных по истории формирования пресноводной и эвригалинной ихтиофауны юга Дальнего Востока. Рассмотрены основные факторы видообразования рыб, обитающих в этих биогеографических регионах. Сформулирована задача исследования филогеографии и экологии рыб через особенности распространения на них узкоспецифичных паразитов — моногеной. Изучение двух диаметрально противоположных сторон становления паразито-хозяйинных систем (коэволюция и гостальные переключения), приложенных в качестве аналитического метода к двум противоположным особенностям формирования ихтиофаун юга Дальнего Востока (изоляции и объединения), позволит уточнить филогеографию хозяев-рыб, а также проанализировать особенности видообразования паразитов.

Kolpakov N.V., Gerasev P.I., Pugachev O.N. Monogeneans (Monogenea; Platyhelminthes), as a mirror of biotic districts history: distribution of Dactylogyridea fish parasites in the southern Far East. I. Introduction // *Izv. TINRO.* — 2007. — Vol. 150. — P. 238-249.

History of fresh water and euryhaline estuarial ichthyofaunas in the southern Far East is reviewed briefly by cited data. The mains factors of fish speciation are considered, and a task of their phylogeographic and ecological study by means of investigation of their specific parasites, as monogeneans, was formulated. Using the study of two opposite sides of host-parasite system establishment (coevolution and host switch) as analytic method for two opposite sides of the ichthyofaunas formation (isolation and aggregation) allows to define exactly their host-fishes phylogeography and to analyze the parasites speciation, as well.

Паразитические черви — моногеной (Monogenea; Platyhelminthes) — широко представлены на жабрах, поверхности тела (реже во внутренних полостях) обычно рыб, иногда других водных позвоночных животных. Для моногеной характерна эволюция, параллельная филогенезу хозяев (Быховский, 1957). Брукс (Brooks, 1985) насчитал более 17 "правил" взаимоотношений во времени паразитов и их хозяев, среди них рядом исследователей (Rohde, 1993; Williams, Jones, 1994) выделяются три основных:

— общие предки современных паразитов были паразитами общих предков современных хозяев; степень филогенетической близости между современными паразитами может служить основанием для заключений о филогенетической близости их хозяев (Fahrenholz, 1913);

— филогенетический возраст хозяев может быть определен по уровню организации их паразитов (Szidat, 1940);

— среди таксономических групп хозяев равного ранга те из них, которые обладают большим разнообразием, будут иметь более разнообразную паразитофауну (Eichler, 1941).

Б.И. Лебедев (1995) добавил к главным "законам" еще два — "каждый отряд птиц имеет свою фауну цестод" (Fuhrmann, 1928) и "паразиты эволюционируют медленнее, чем их хозяева; более длительная ассоциация с группой хозяев приводит к более выраженной специфичности в группе паразитов" (Manter, 1967). Эти два последних положения не зря дополнительно привнесены в список общих "правил", потому что они абсолютно справедливы для моногеней и рыб.

Феномен сопряженной эволюции моногеней и рыб частично обусловлен прямым жизненным циклом этих паразитов, включающим только взрослую особь, яйцо и плавающую личинку; упрощением путей заражения хозяев этими паразитами (Герасев, 1995); синхронизацией размножения моногеней и биологии рыб (Llewellyn, 1972; Gerasev, Starovoitov, 1991), что в комплексе способствует становлению их строгой специфичности. Однако без переходов моногеней на филогенетически отдаленные, но экологически близкие группы хозяев не могла бы происходить "гостальная радиация" (Контримавичус, 1978) паразитов, их аллоксенная (Лебедев, 1988) микро- и макроэволюция. Таким образом, сопряженная эволюция моногеней и их хозяев имеет две стороны: филогенетическую специфичность (коэволюция) и экологическую специфичность, или гостальные переключения (Герасев, 2004, 2005, в печати). Изучение этих двух диаметрально противоположных сторон становления и существования паразито-хозяйных систем позволяет анализировать филогенез или экологию и географическое распространение их хозяев-рыб.

Для большинства систематических групп паразитов, и моногеней в частности, было показано (Гусев, 1978; Лебедев, 1995) отставание темпов видообразования паразитов и их меньший таксономический ранг по отношению к скорости эволюции и величине таксона их хозяев. Поэтому бурное видообразование моногеней, и в частности дактилогирид, на отдельных видах и родах рыб, когда на одном роде, виде или особи хозяина одновременно встречаются до 10 видов паразитов, должно стать предметом анализа для объяснения этого феномена со стороны не только особенностей филогенеза паразитов, но и филогеографии их хозяев.

Юг Дальнего Востока характеризуется сложной геологической историей (Линдберг, 1972; Худяков и др., 1972; Короткий и др., 1980; Tada, 1994; 2001; Васильев и др., 2001; Kitamura et al.; и мн. др.), что определило облик, пути и факторы формирования его ихтиофауны. В общих чертах биогеографическое районирование этих территорий было разработано к 1980-м гг. (Таранец, 1936, 1938; Линдберг, 1937, 1955, 1972; Берг, 1949; Nishimura, 1964, 1983; Старобогатов, 1970; Леванидова, 1982). Особенно важную роль при этом сыграл биогеографический метод познания событий недавнего геологического прошлого, разработанный Г.У. Линдбергом (1972).

В течение 1970-1980-х гг. гипотеза о крупных колебаниях уровня океана в четвертичный период была несколько уточнена (Линдберг, 1975; Парпура, 1989; Ермоленко, 1992; и др.). Итоги исследований фауны рыб, истории ее происхождения и формирования в водоемах Дальнего Востока России были сравнительно недавно обобщены в обстоятельной сводке И.А. Черешнева (1998). Однако нужно отметить одну немаловажную деталь. По замечанию П.Г. Гринвуда (1988), основой для биогеографических построений должны быть тщательно разработанные систематика и филогения таксонов, составляющих фауну рассматриваемой территории. Однако до сих пор этого нельзя сказать о рыбах Дальнего Востока.

В последние годы активно пересматривается таксономический статус многих видов круглоротых и рыб, обитающих на юге Дальнего Востока. К ним, например, относятся из круглоротых — миноги (*Lethenteron*); из осетровых —

сахалинский осетр *Acipenser mikadoi*; многие роды Cyprinidae — дальневосточные красноперки (*Tribolodon*), голяны (*Phoxinus*); вьюны (*Misgurnus*) из Cobitidae; ленки (*Brachymystax*) из Salmonidae; хариусы (*Thymallus*) из Thymallidae; дальневосточные бычки (*Gymnogobius*, *Tridentiger*); трехиглые колюшки (*Gasterosteus*); бычки (*Cottus*) и другие. Были описаны новые виды и разработаны филогенетические схемы происхождения для многих групп дальневосточных рыб (Sakai, 1995; Богущкая, Насека, 1996, 2004; Birstein, Bemis, 1997; Doi, Shinzawa, 2000; Stevenson, 2000, 2002; Васильева, 2001; Шедько, 2001a, б, 2003, 2005; Ludwig et al., 2001; Свиридов, 2002; Шедько, Шедько, 2003; Шедько, Черешнев, 2005; Semina et al., 2005; Yamazaki et al., 2006; и др.). Показательно, что за 10 лет число публикаций, посвященных изучению филогении, популяционной генетики и таксономического статуса пресноводных рыб Японии (Watanabe et al., 2006), увеличилось в три раза: с 31 статьи за 1990-1994 гг. до 90 в 2000-2004 гг.* В результате интенсификации ихтиологических исследований на юге Дальнего Востока уточняются схемы биогеографического районирования пресных вод Сахалина, Приморья, Японии (Никифоров, 2001; Шедько, 2001б, 2002; Колпаков, Колпаков, 2003; Watanabe et al., 2006) и Японского моря (Kafanov et al., 2000, 2001; Волвенко, Кафанов, 2006).

Однако из-за относительно недавней дивергенции различия между многими таксонами рыб выражены слабо (так называемые криптические виды), поэтому перспективным представляется использование моногеной как модельных объектов для изучения филогеографии хозяев, уточнения их таксономического статуса, родственных связей и схем биогеографического районирования (Герасев и др., 2007; Дмитриева и др., 2007; Пронькина и др., 2007). В свою очередь, это возможно в рамках биогеографического метода Г.У. Линдберга, широко используемого паразитологами (Гусев, 1955; Гусев, Шульман, 1975; Пугачев, 1984, 1990; Ермоленко, 1992). Данная работа посвящена анализу распространения моногеной на пресноводных и эвригалинных рыбах южной части Дальнего Востока как методу познания истории формирования ихтиофауны этого региона.

Краткий обзор истории формирования Японского моря и его ихтиофауны

Формирование Японского моря. Анализ геологического строения дна Японского моря (Васильев и др., 2001) показывает, что долгое время этот регион развивался как окраинная часть Азиатского континента. Начало образования Японского моря датируется 32 млн лет назад (Ingle, 1992, цит. по: Карнаух и др., 2005). Образование впадины Японского моря произошло примерно 25-15 млн лет (или 28-18 млн лет) назад в результате отделения Японии как островной дуги от материка (Tada, 1994; Jolivet et al., 1995; Maguyama et al., 1997). Начало образования отдельных прогибов впадины произошло в миоцене и в первую половину плиоцена, а ее формирование в современном виде завершилось в четвертичном периоде. В современном виде Японское море представляет собой почти замкнутый бассейн, отделенный от Тихого океана, Охотского и Восточно-Китайского морей мелководными барьерами: глубина проливов (Цусимский, Сангарский, Симоносеки, Лаперуза и Невельского) не превышает 150 м (Васильев и др., 2001). Высокое стояние уровня моря (100-150 м выше современного) наблюдалось в миоцене 15,5-10,5 млн лет назад, в начале позднего миоцена (10,5 млн лет назад) произошла регрессия уровня моря, продолжавшаяся около 5,5 млн лет. В раннем плиоцене (5,5-3,5 млн лет назад) назад уровень моря вновь увеличился (Naq et al., 1987; Карнаух и др., 2005). Плейстоценовый этап (2,5-0 млн лет) эволюции Японского моря характеризуется частыми и высокоамплитудны-

* При этом происходит совершенствование генетических, морфологических и других методов исследований, широкое внедрение многомерного статистического анализа и т.д.

ми осцилляциями палеоокеанографических условий (Tada, 1994). Это связано с периодически повторяющейся изоляцией моря, вызванной гляциоэвстатическими колебаниями его уровня.

Видообразование. Уже давно отмечено, что во многих группах морских шельфовых и прибрежных видов существуют пары "видов-близнецов", один из которых широко распространен в северной части Тихого океана, а другой, весьма близкий, встречается совместно с ним в Японском море или замещает здесь первый (Таранец, 1936). Возникновение таких пар связывается с изоляцией отдельных популяций их общего предка в Японском море в периоды регрессий.

Новые методы генетических исследований (анализ митохондриальной ДНК и т.д.), обладающие сравнительно высокой разрешающей способностью, позволяют более точно оценивать время дивергенции родственных таксонов, а также исследовать их внутривидовую генетическую изменчивость. В контексте нашей темы можно отметить следующие результаты этих работ.

1. Среди рыб Японского моря наибольшее число неэндемичных таксонов и наиболее высокий уровень эндемизма (до уровня подрода и рода) отмечены в группе эвригалинных (преимущественно генеративно пресноводных) рыб. Это представители родов *Lethenteron* (*L. camtschaticum*, *L. reissneri*, *L. sp. N* (северная) и *L. sp. S* (южная)) (Yamazaki et al., 2006), *Acipenser* (Shmigirilov et al., 2007), *Tribolodon*, монотипический род *Parahucho* (*P. perryi*), *Oncorhynchus* (*O. masou masou*, *O. m. ishikawae*, *O. m. formosanus*, *O. rhodurus**), *Salvelinus* (*S. leucomaenis*, *S. malma curilus***), *Hypomesus* (*H. nipponensis* и *H. olidus*), *Cottus* (*C. volki*, *C. szanaga*, *C. czerskii*, *C. amblystomopsis* и *C. hangiongensis*), *Pungitius* (*P. sinensis*, *P. bussei*), *Gasterosteus* (*G. aculeatus* и *G. sp.*), *Lateolabrax* (*L. japonicus* и *L. latus*), *Liparis* (подрод *Neoliparis*) (*L. kusnetzovi* и *L. miostomus*), "букеты" видов родов *Gymnogobius****, *Tridentiger*, *Acanthogobius*, *Luciogobius* (Kido, 1988; Stevenson, 2000, 2002; Шедько, 2001б; Колпаков, Колпаков, 2002; Шедько, Черешнев, 2005) и т.д.

2. С уменьшением связи с пресными водами и побережьем уровень дивергенции снижается. Для ряда родов, представители которых обитают в солоноватых водах, показано не только образование видов, но и их генетическая неоднородность (см. библиографию: Watanabe et al., 2006). Например, для пятнистого шуковидного бычка *Luciogobius guttatus* установлено существование внутри вида двух криптических видов, один из которых обитает в водоемах северо-восточной Японии, а другой — в ее юго-западной части (время изоляции около 1 млн лет). Последний вид также неоднороден и включает две генетически различающихся группировки (Mukai, Nishida, 2004).

Для пиленгаса *Liza haematocheilus*, нерестящегося в опресненном побережье, показано существование генетических различий между группировками, обитающими в Японском, Восточно- и Южно-Китайском морях, что связывается с их изоляцией в течение плейстоценовых регрессий (Liu et al., 2006****). У сравнительно глубоководной рыбы — чешуйчатой ботрокары *Bothrocara hollandi* — выделено две генетических линии, дивергировавших всего около 34 тыс. лет назад, в начале последнего оледенения (Kojima et al., 2001).

* Общепринятого взгляда на таксономический статус внутривидовых форм симы пока нет (Семенченко, 1989; Oohara, Okazaki, 1996; Tsao et al., 1998).

** Общепринятого взгляда на таксономический статус (вид или подвид) южной мальмы не существует (Глубоковский, 1995; Шедько, 2001б, 2002; Oleinick et al., 2007).

*** Внутри этого рода на основе морфологических и генетических различий недавно выделено три подрода — *Gymnogobius* Gill, 1863; *Chloea* Jordan et Snyder, 1901 и *Taranetzjola* Shedko et Chereshev, 2005 (Шедько, Черешнев, 2005).

**** Китайские авторы относят пиленгаса к роду *Chelon* (Богуцкая, Насека, 2004).

3. В итоге общий уровень неэндемизма ихтиофауны Японского моря (за исключением глубоководной*) представляется более высоким, чем это считалось ранее (Таранец, 1936; Шмидт, 1950; Линдберг, 1972). Это вполне согласуется с высоким эндемизмом в других группах морских гидробионтов (см. обзор: Кафанов, 1991).

Рассмотрим некоторые особенности формирования неэндемичной ихтиофауны Японского моря на примере дальневосточных красноперок. В результате изучения жизненных циклов и генетических взаимоотношений внутри рода *Tribolodon* разработана следующая схема (Sakai, 1995) происхождения красноперок (рис. 1). Сначала предковая форма приобрела устойчивость к солености. Затем от нее обособились *T. hakuensis* (две формы — жилая и полупроходная). От последнего вида отделилась пресноводная линия *T. sachalinensis* (= *T. ezoe*), от которой впоследствии произошла полупроходная форма. *T. nakamurai* (= *T. sp.*) произошел от *T. sachalinensis* в южной части его ареала (западная часть о. Хонсю). И, наконец, *T. brandtii* (анадромный) дивергировал прямо от предковой формы**.

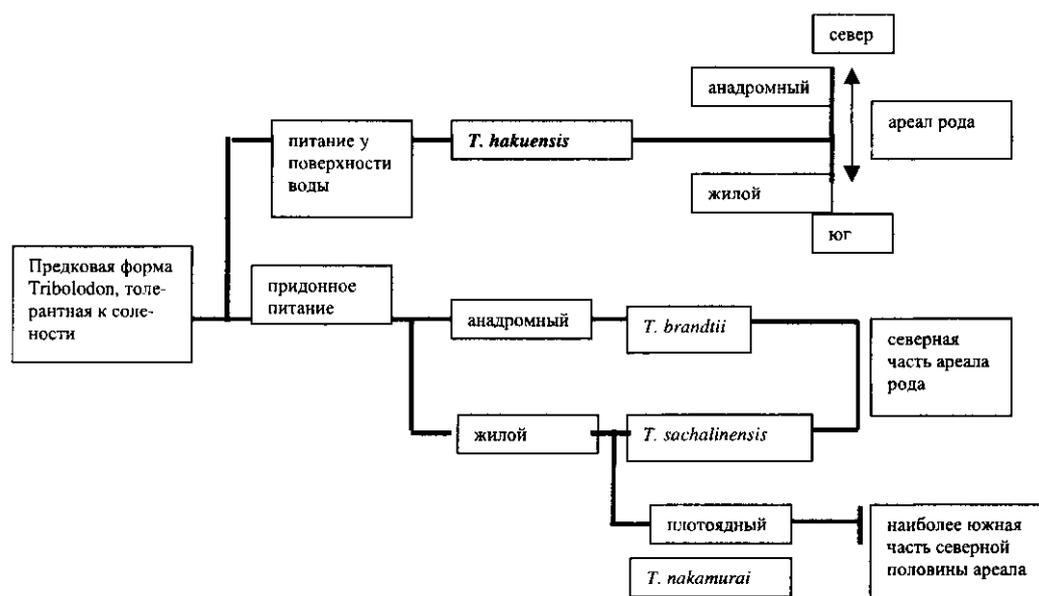


Рис. 1. Предполагаемая филогения рода *Tribolodon* (Sakai, 1995; fig. 70, p. 87)
Fig. 1. Probable phylogeny of *Tribolodon* genus (Sakai, 1995; fig. 70, p. 87)

По предварительной оценке (Sakai, 1995), все события видообразования внутри рода происходили в плейстоцене на протяжении последних 1,8 млн лет. Приобретение предком красноперок способности к обитанию в солоноватых водах связывается с существованием на месте Японского моря опресненного (по крайней мере, его поверхностного слоя) внутреннего моря или морского залива, в условиях прохладного климата обладавшего повышенной по сравнению с реками биопродуктивностью. Основным фактором последующей дивергенции видов была географическая изоляция в результате регрессии уровня моря, приводившая к фрагментации ареала предковой формы, накоплению генетических различий и, в итоге, видообразованию. Общепринятой схемы количества и величины колебаний уровня Японского моря на протяжении плейстоцена до сих пор не

* Впрочем, одной из причин сравнительно невысокого уровня эндемизма глубоководной ихтиофауны Японского моря может быть несравненно более низкая степень ее изученности по сравнению с рыбами пресных вод и побережья.

** Недавно генетическими исследованиями установлена неоднородность вида *T. hakuensis* (Semina et al., 2005, 2006).

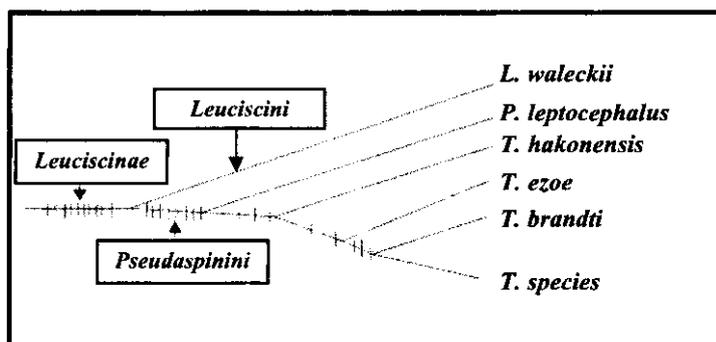
существует (Линдберг, 1972; Ермоленко, 1992; Черешнев, 1998). Однако важно, что гляциоэвстатические колебания его уровня приводили к неоднократному изменению водообмена с Тихим океаном (вплоть до полной изоляции) и соответственно солёности* (межледниковье → трансгрессия → осолонение, оледенение → регрессия → опреснение) (Линдберг, 1972).

Существуют и другие взгляды на время происхождения красноперок, а также на порядок их дивергенции. Во-первых, *Tribolodon* sp. известен в ископаемом состоянии уже в среднем олигоцене (Центральный и Восточный Казахстан) (Сычевская, 1989). В свете этих данных, а также с учетом возраста впадины Японского моря (25-15 млн лет), более точной представляется датировка дивергенции мелкочешуйной и крупночешуйной красноперок, полученная методом электрофореза белков (Гавренков и др., 1984) — приблизительно 13 млн лет назад. Следует отметить, что в более поздней работе Сакаи с соавторами (Sakai et al., 2002) в результате аллозимного анализа обширного материала пришли к выводу, что выделение рода *Tribolodon* как группы полупроходных карповых произошло 3,4-27,8 млн лет назад (общий предок красноперок сформировался в раннем миоцене в палеозере, существовавшем на месте Японского моря, а дальнейшая дивергенция происходила уже в условиях Японского палеоморя со среднего или позднего миоцена).

Во-вторых, в результате анализа белков красноперок и двух родственных видов ельцовых карповых (*Pseudaspius leptocephalus* и *Leuciscus waleckii*) была разработана схема, согласно которой сначала от предковой формы отделился *T. hakuensis* (на рисунке *T. hakonensis*), затем *T. sachalinensis* (= *T. ezoe*) и, наконец, *T. brandtii* (*T. brandti*) и *T. nakamurai* (= *T. sp.*)** (рис. 2) (Картавцев и др., 2002; Свиридов, 2002).

Рис. 2. Дендрограмма, иллюстрирующая филогенетические взаимосвязи 6 видов карповых рыб на основе белковых локусов (Свиридов, 2002)

Fig. 2. Clustering dendrogram showing phylogenetic relations of 6 cyprinid species based on protein coding loci (Свиридов, 2002)



В целом же можно заключить, что основным фактором видообразования в Японском море являлись неоднократные колебания уровня моря на протяжении плиоцена — плейстоцена, приводившие к его изоляции и опреснению в периоды регрессии.

Формирование пресноводной ихтиофауны юга Дальнего Востока

Предполагается, что центр происхождения доминирующих групп сино-индийских рыб, и в частности Cyprinidae, находится в юго-восточной Азии (Берг, 1962; Sawada, 1982; Nelson, 1984; Banarescu, 1990). Постепенное уменьшение

* Во время максимума гляциоэвстатической регрессии моря последнего оледенения 17,3-14,8 тыс. лет назад сокращение притока тихоокеанских вод более чем в 10 раз приводило к опреснению поверхностных вод Японского моря более чем на 5 ‰ (Горбаренко, 2004).

** Такая филогения полностью согласуется с родственными отношениями между красноперками, установленными по полной первичной последовательности нуклеотидов митохондриального гена, кодирующего цитохром-*b* (Hanzawa et al., 2000).

площади Восточного бассейна океана Тетис, прекращение его связи с Индийским и Тихим океанами и превращение в сеть опресненных, а затем полностью пресных водоемов озерного типа (вероятно, связанных между собой) привело в раннем неогене к широкой экспансии сино-индийских элементов на север. Еще в плиоцене сохранялась связь Амура, рек северного Китая и западной Монголии по системам слабопроточных озерных водоемов. Данный район внутренней Азии характеризовался широким распространением и разнообразием *Gobioninae* и др., что может указывать на их автохтонное возникновение и последующее расселение в сино-индийскую область. *Hemibarbus nikolskii* известен из позднего миоцена — среднего плиоцена западной Монголии (Сычевская, 1989). Вымирание этой теплолюбивой фауны, связанное с похолоданием и усилением аридности, произошло в позднем плиоцене — плейстоцене. Остатки этой фауны сохранились в бассейнах Тихого и Индийского океана, а в Амуре эта фауна обеднена из-за более холодного климата.

Амурская переходная зоогеографическая область, включающая евро-сибирские и сино-индийские формы, сформировалась в плиоцене — плейстоцене в связи с усилением тектонической активности и похолоданием (Сычевская, 1989). В течение плиоцена — плейстоцена не менее двух раз в р. Амур проникали сино-индийские виды рыб из р. Хуанхэ. Вселение происходило через р. Ляохэ (приток р. Хуанхэ в периоды регрессий), в р. Сунгари (через перехваты верховьев) и, наконец, в бассейн Амура (Черешнев, 1998). В результате первого вселения сформировались эндемичные амурские виды, а во втором случае дивергенция от предковых форм не превысила уровня подвида. Морская трансгрессия на границе плиоцена и плейстоцена превратила бассейн р. Амур в ряд подпруженных, полуизолированных озерных водоемов, которые, по-видимому, играли роль центров формообразования для рыб (Никольская, 1972; Черешнев, 1998; Grosswald, 1998; Shmigirilov et al., 2007). Общность ихтиофаун Амура и рек Приморья в настоящее время объясняется наличием перехватов участков речных систем при тектонических движениях земной коры. Часть рек восточного Сихотэ-Алиня присоединила к себе верховья рек западного склона (Ганешин, 1972; Парпура, 1989; Ермоленко, 1992)*. Система р. Раздольной при окончательном формировании в раннем плейстоцене включила в себя два участка — нижний и верхний, ранее ориентированный на север и имевший связь с р. Амур через оз. Ханка или верховья р. Уссури (Ганешин, 1972; Короткий и др., 1980). Дальнейшее распространение амурских рыб в реках зал. Петра Великого, вероятно, происходило в ходе плейстоценовых регрессий, когда восстанавливалась единая речная система палео-Раздольной (Черешнев, 1998).

Общность состава ихтиофауны рек Юго-Восточной Азии также объясняется тем, что в периоды регрессий эти реки формировали единые бассейны (и, очевидно, эстуарии) палеорек (например, палео-Хуанхэ) (Линдберг, 1972).

Таким образом, основными факторами формирования ихтиофауны рек юга Дальнего Востока являлись: изоляция в отдельных реках или подпруженных озерах при фрагментации единых бассейнов палеорек в ходе плиоцен-плейстоценовых трансгрессий, расселение рыб через верховья рек при изменении гидрографической сети, а также в пределах эстуариев палеорек во время регрессий.

Резюмируя предшествующие рассуждения, можно сказать следующее.

Моногенеи (*Monogenea*), в частности дактилогридеи (*Dactylogryidea*), и их хозяева-рыбы обладают ярко выраженной сопряженной эволюцией, которая имеет две стороны: филогенетическую специфичность (собственно коэволюция) и экологическую специфичность (гостальные переключения).

* Имели место и перехваты верховьев рек, впадающих в Японское море, реками западного склона Сихотэ-Алиня. Об этом говорит, например, обитание мальмы *Salvelinus malma curilus* в бассейне р. Уссури (Шедько, 1998).

Первая показывает "вертикальную" коэволюцию паразитов и их хозяев, при которой происходит притирка морфологии, жизненных циклов и т.д. паразитов к их хозяевам. А вторая — "горизонтальную" сопряженную эволюцию, при которой паразиты, видоизменяясь (иногда очень сильно), захватывают систематически далекие, но экологически сходные группы хозяев. Самоочевидно, что второе направление формирования паразито-хозяинных систем имеет место при резко меняющихся условиях окружающей среды, сокращении численности хозяев, "перемешивании" различных экологических групп рыб и т.п.

Основным фактором видообразования ихтиофауны в Японском море являлись неоднократные колебания уровня моря на протяжении плиоцена — плейстоцена, приводившие к его изоляции и опреснению в периоды регрессии Мирового океана. Основным фактором формирования ихтиофауны рек юга Дальнего Востока можно считать прежде всего изоляцию рыб в отдельных реках или полуизолированных озерах, образовавшихся при фрагментации единых бассейнов палеорек в ходе плиоцен-плейстоценовых трансгрессий. Кроме того, определенную роль играло расселение рыб через верховья рек (перехваты) в разные водосборы при изменении гидрографической сети, а также их перераспределение (перемешивание) в эстуариях палеорек во время регрессий Мирового океана.

Изучение этих двух диаметрально противоположных сторон становления и существования паразито-хозяинных систем (параллельная эволюция и "захват" новых хозяев), приложенных в качестве аналитического метода к двум противоположным особенностям формирования ихтиофаун юга Дальнего Востока (изоляция и интродукции с эклектическими перемешиваниями и слияниями), весьма вероятно, позволит проанализировать филогеографию и экологию их хозяев-рыб, а также проанализировать особенности видообразования паразитов, которое, весьма вероятно, должно отражать гидрографическую историю этого района.

Сумма этих двух разнонаправленных, но перекрывающихся подходов позволит в новом свете отразить геологическую историю формирования Японского моря и юга Дальнего Востока.

Авторы признательны Российскому фонду фундаментальных исследований (РФФИ) за финансовую поддержку проведения работ в данном научном направлении (грант № 06-04-48236). Авторы глубоко благодарны д-ру биол. наук С.Е. Позднякову (ФГУП "ТИНРО-Центр"), канд. биол. наук С.В. Шедько, канд. биол. наук А.В. Ермоленко (БПИ ДВО РАН), взявшим на себя труд рецензирования статьи и внесшим ряд ценных замечаний, учтенных при окончательном оформлении рукописи.

Литература

Берг Л.С. Разделение территории Палеарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб // Избр. труды. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — Т. 5. — С. 320-360.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. — М.: АН СССР, 1949. — ч. 3. — С. 929-1382.

Богуцкая Н.Г., Насека А.М. Круглоротые и рыбы озера Ханка. — СПб.: Госниорх, 1996. — 89 с.

Богуцкая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. — М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2004. — 389 с.

Быховский Б.Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. — М.; Л.: Наука, 1957. — 502 с.

Васильев Б.И., Сигова К.И., Обжиров А.И., Югов И.В. Геология и нефтегазоносность окраинных морей северо-запада Тихого океана. — Владивосток: Дальнаука, 2001. — 309 с.

Васильева Е.Д. Вьюны (род *Misgurnus*, Cobitidae) азиатской части России (с описанием нового вида) и некоторые номенклатурные и таксономические проблемы

близких форм с территорий сопредельных стран // *Вопр. ихтиол.* — 2001. — Т. 41, № 5. — С. 581-592.

Волвенко И.В., Кафанов А.И. Видовое богатство и ихтиофаунистическое районирование пелагиали северо-западной части Японского моря // *Вопр. ихтиол.* — 2006. — Т. 46, № 1. — С. 29-37.

Гавренков Ю.И., Коваль Е.З., Мизюркина А.В. Генетическое исследование дальневосточных красноперок — мелкочешуйной *Tribolodon brandti* (Dybowski) и крупночешуйной *Tribolodon hakonensis* (Gunther) (Cyprinidae) в южном Приморье // *Вопр. ихтиол.* — 1984. — Т. 24, вып. 3. — С. 374-379.

Ганешин Г.С. Общие закономерности развития речной сети Востока СССР // *Проблемы изучения четвертичного периода.* — М.: Наука, 1972. — С. 404-410.

Герасев П.И. Анализ способов заражения моногенеями (Monogenea, Platyhelminthes) // *Зоол. журн.* — 1995. — Т. 74, № 11. — С. 23-31.

Герасев П.И. Козволюция и гостальные переключения тетраонхид (Monogenea) на щуках (Esocidae) и лососях (Salmonidae) // *Тез. докл. сибир. зоол. конф.* — Новосибирск, 2004. — С. 164-165.

Герасев П.И. К феномену сопряженной эволюции дактилогирисов (*Dactylogyrus*; Monogenea) и карповых рыб (Cyprinidae) // *Мат-лы 2-й межрегион. науч. конф.* — Новосибирск, 2005. — С. 40-42.

Герасев П.И. Фауна моногеней (Monogenea; Platyhelminthes) пескарей (Goboininae, Cyprinidae). 2. Особенности сопряженной эволюции // *Паразитология.* — 2007. — Т. 41, № 6 (в печати).

Герасев П.И., Дмитриева Е.В., Пугачев О.Н., Пронькина Н.В. Моногенеи (Monogenea) как модельные объекты для исследований эволюции паразитов, филогеографии хозяев и становления специфичности // *4-я Междунар. школа по теорет. и мор. паразитологии.* — Калининград, 2007. — С. 48-51.

Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. — М.: Наука, 1995. — 343 с.

Горбаренко А.С. Палеоокеанология дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана в позднем плейстоцене и голоцене: Автореф. дис. ... д-ра геол.-минерал. наук. — М.: ТОИ ДВО РАН, 2004. — 44 с.

Гринвуд П.Г. География пресноводных рыб Африки: биобухгалтерия или биогеография? // *Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки.* — М.: Прогресс, 1988. — С. 158-174.

Гусев А.В. Моногенетические сосальщики рыб системы реки Амур // *Тр. ЗИН АН СССР.* — 1955. — Т. 19. — С. 171-398.

Гусев А.В. Monogenoidea пресноводных рыб. Принципы систематики, анализ мировой фауны и ее эволюция // *Паразитол. сборник.* — 1978. — Т. 28. — С. 98-198.

Гусев А.В., Шульман С.С. Концепция Г.У. Линдберга в свете паразитологических данных // *Колебания уровня Мирового океана в плейстоцене.* — Л.: ГО СССР, 1975. — С. 36-39.

Дмитриева Е.В., Герасев П.И., Пронькина Н.В., Пугачев О.Н. Методы изучения моногеней (Monogenea) как инструменты познания их фауны, биологии и систематики // *4-я Междунар. школа по теорет. и мор. паразитологии.* — Калининград, 2007. — С. 61-64.

Ермоленко А.В. Паразиты рыб пресноводных водоемов континентальной части бассейна Японского моря. — Владивосток: ДВО РАН, 1992. — 238 с.

Карнаух В.Н., Карп Б.Я., Цой И.Б. Сейсмостратиграфия осадочного чехла и процессы осадконакопления на возвышенности Первенца и ее окрестностях (Японское море) // *Океанол.* — 2005. — Т. 45, № 1. — С. 126-139.

Картавцев Ю.Ф., Свиридов В.В., Ханзава Н., Сазаки Т. Генетическая дивергенция видов дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Pisces, Cyprinidae) и близких таксонов // *Генетика.* — 2002. — Т. 38, вып. 11. — С. 1518-1531.

Кафанов А.И. Двустворчатые моллюски и фаунистическая биогеография Северной Пацифики. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. — 195 с.

Колпаков Е.В., Колпаков Н.В. Ихтиофауна внутренних водоемов северного Приморья // *Вопр. ихтиол.* — 2003. — Т. 43, № 5. — С. 739-743.

Колпаков Н.В., Колпаков Е.В. О находках *Tribolodon ezoe* (Cyprinidae), *Liparis kusnetzovi* (Liparidae) и *Takifugu xanthopterus* (Tetraodontidae) в водах северного Приморья // *Вопр. ихтиол.* — 2002. — Т. 42, № 6. — С. 840-841.

- Контримавичус В.Л.** Резервуарный паразитизм и симпатрическое видообразование у гельминтов // Научные и прикладные проблемы гельминтологии. — М.: Наука, 1978. — С. 53-58.
- Короткий А.М., Караулова Л.И., Троицкая Т.С.** Четвертичные отложения Приморья. Стратиграфия и палеогеография. — Новосибирск: Наука, 1980. — 234 с.
- Лебедев Б.И.** Особенности видообразования у паразитических организмов // Эволюционные исследования: Вавиловские темы. — Владивосток, 1988. — С. 17-26.
- Лебедев Б.И.** Очерки по биоразнообразию и эволюционной паразитологии. — Владивосток, 1995. — 208 с.
- Леванидова И.М.** Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. — Л.: Наука, 1982. — 214 с.
- Линдберг Г.У.** Фауна рыб Японского моря и история ее развития: Дис. ... д-ра биол. наук. — Л.: АН СССР ЗИН, 1937. — 187 с.
- Линдберг Г.У.** Четвертичный период в свете биогеографических данных. — Л.: АН СССР, 1955. — 334 с.
- Линдберг Г.У.** Крупные колебания уровня Океана в четвертичный период. — Л.: Наука, 1972. — 548 с.
- Линдберг Г.У.** Несколько замечаний по поводу критики моих палеогеографических представлений // Колебания уровня Мирового Океана в плейстоцене. — Л.: ГО СССР, 1975. — С. 30-34.
- Никифоров С.Н.** Ихтиофауна пресных вод Сахалина и ее формирование: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 2001. — 25 с.
- Никольская В.В.** Минералогические провинции в аллювии бассейна Амура // Проблемы изучения четвертичного периода. — М.: Наука, 1972. — С. 78-83.
- Парпура И.З.** О происхождении ихтиофауны рек Северного Приморья // Вопр. ихтиол. — 1989. — Т. 29, вып. 3. — С. 506-508.
- Пугачев О.Н.** Зоогеографические особенности паразитофауны рыб Ледовитоморской провинции // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. — Новосибирск: Наука, 1990. — С. 5-15.
- Пугачев О.Н.** Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Азии. — Л.: ЗИН АН СССР, 1984. — 155 с.
- Пронькина Н.В., Дмитриева Е.В., Герасев П.И.** Жабры кефалей как полигон видообразования моногеней (*Monogenea*) рода *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977 (*Ancyrocephalidae*) // 4-я Междунар. школа по теорет. и мор. паразитологии. — Калининград, 2007. — С. 146-148.
- Свиридов В.В.** Морфологическая и генетическая дивергенция и географическая изменчивость дальневосточных красноперок рода *Tribolodon*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток: ДВО РАН, 2002. — 21 с.
- Семенченко А.Ю.** Приморская сима. — Владивосток: ДВО РАН СССР, 1989. — 190 с.
- Старобогатов Я.И.** Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. — Л.: Наука, 1970. — 372 с.
- Сычевская Е.К.** Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии. — М.: Наука, 1989. — 144 с.
- Таранец А.Я.** К зоогеографии Амурской переходной области на основе изучения пресноводной ихтиофауны // Вестн. ДВФАН СССР. — 1938. — № 22(5). — С. 99-116.
- Таранец А.Я.** Пресноводные рыбы бассейна северо-западной части Японского моря // Тр. ЗИН АН СССР. — 1936. — Т. 4, вып. 2. — С. 483-540.
- Худяков Г.И., Кулаков А.П., Короткий А.М., Панов В.В.** Позднекайнозойские перестройки гидрографической сети в южной части Северного Дальнего Востока // Проблемы изучения четвертичного периода. — М.: Наука, 1972. — С. 419-430.
- Черешнев И.А.** Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. — Владивосток: Дальнаука, 1998. — 131 с.
- Шедько С.В.** О малоизвестном факте широкого распространения в бассейне р. Усури жилой формы мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) // Современные проблемы систематики рыб: Тез. докл. — СПб., 1998. — С. 59-60.
- Шедько С.В.** О видовом составе корюшек (*Osmeridae*) в водах Приморья // Вопр. ихтиол. — 2001а. — Т. 41, № 2. — С. 261-264.
- Шедько С.В.** Список круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. — Владивосток: Дальнаука, 2001б. — Вып. 1. — С. 229-249.
- Шедько С.В.** Обзор пресноводной ихтиофауны // Растительный и животный мир Курильских островов. — Владивосток: Дальнаука, 2002. — С. 118-134.

Шедько С.В. Филогенетические связи ленков рода *Brachymystax* (Salmonidae, Salmoniformes) и особенности их видообразования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток: ДВО РАН, 2003. — 22 с.

Шедько С.В. О таксономическом статусе *Leuciscus sachalinensis* Nikolsky, 1889 (Cypriniformes, Cyprinidae) // Вопр. ихтиол. — 2005. — Т. 45, № 4. — С. 475-481.

Шедько С.В., Черешнев И.А. Обзор бычковых рыб (Perciformes, Gobiidae) из пресных вод Курильских островов // Чтения памяти В.Я. Леванидова. — Вып. 3. — Владивосток: Дальнаука, 2005. — С. 435-455.

Шедько С.В., Шедько М.Б. Новые данные по пресноводной ихтиофауне юга Дальнего Востока России // Чтения памяти В.Я. Леванидова. — Владивосток: Дальнаука, 2003. — Вып. 2. — С. 319-336.

Шмидт П.Ю. Рыбы Охотского моря. — М.; Л.: АН СССР, 1950. — 370 с.

Banarescu P.M. Zoogeography of fresh waters. — Weisbaden: AULA-Verlag, 1990. — Vol. 1. — 511 p.

Birstein V.J., Bemis W.E. How many species are there within the genus *Acipenser* // Environ. Biol. Fish. — 1997. — Vol. 48. — P. 157-163.

Brooks D.R. Historical ecology: A new approach to studying the evolution of ecological associations // Ann. Missouri Bot. Gard. — 1985. — Vol. 52, № 1. — P. 1-20.

Doi A., Shinzawa H. *Tribolodon nakamurai*, a new cyprinid fish from the middle part of Honshu Island, Japan // Ruffles Bull. Zool. — 2000. — Vol. 48, № 2. — P. 241-247.

Eichler W. Wirstsspezifitat und stammesgeschichtliche Gleichlaufigkeit (Fahrenheit'sche Regel) bei Parasiten im allgemeinen und bei Mallophagen im besonderen // Zool. Anz. — 1941. — Bd. 132. — S. 254-262.

Fahrenheit H. Ectoparasiten und Abstammungslehre // Zool. Anz. — 1913. — Bd. 41. — S. 371-374.

Fuhrmann O. Zweite Klasse des Cladus Platyhelminthes: Trematode // Kuekenenthal's Handbuch der Zoologie. — Berlin, 1928. — Bd. 2, teil 2. — S. 1-140.

Gerasev P.I., Starovoitov V.K. The number of generations in freshwater monogeneans per year // J. Fish Biol. — 1991. — Vol. 38. — P. 159-163.

Grosswald M.G. New approaches to the ice age paleohydrology of northern Eurasia // Palaeohydrology and environmental change / Eds G. Bonito, V.R. Baker, K.J. Gregory. — John Wiley & Sons Ltd., 1998.

Haq B.U., Hargenbol J., Vail P.R. Chronology of Fluctuating Sea Levels Since the Triassic // Science. — 1987. — Vol. 235. — P. 1156-1167.

Hanzawa N., Sasaki T., Sviridov V., Kartavtsev Y. Evolutionary features of Cyprinid fish, genus *Tribolodon* in the Far East inferred from molecular markers // Proceedings of international meetings of biodiversity in Asia, September 2000. — Tokyo; Hayama; Sapporo; Osaka, 2000. — P. 25.

Jolivet L., Shibuya H., Fournier M. Paleomagnetic rotation and the Japan Sea opening // Active Margins and Marginal Basins of the Western Pacific / Eds B. Taylor, J. Natland. — 1995. — Vol. 88. — P. 355-370. (Geophys. Monograph.)

Kafanov A.I., Volvenko I.V., Fedorov V.V., Pitruk D.L. Ichthyofaunistic biogeography of the Japan (East) Sea // J. Biogeography. — 2000. — Vol. 27, № 4. — P. 915-933.

Kafanov A.I., Volvenko I.V., Pitruk D.L. Ichthyofaunistic biogeography of the East Sea: comparison between benthic and pelagic zonalities // Ocean and Polar Research. — 2001. — Vol. 23, № 1. — P. 35-49.

Kido K. Phylogeny of the family Liparididae with the taxonomy of species found around Japan // Mem. Fac. Fish. Hokk. Univ. — 1988. — Vol. 35, № 2. — P. 125-256.

Kitamura A., Takano O., Takata H., Omote H. Late Pliocene-early Pleistocene paleoceanographic evolution of the Sea of Japan // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. — 2001. — Vol. 172, № 1-2. — P. 81-98.

Kojima Sh., Segawa R., Hayashi I., Okiyama M. Phylogeography of a deep-sea demersal fish, *Bothrocara hollandi*, in the Japan Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2001. — Vol. 217. — P. 135-143.

Liu J.-X., Gao T.-X., Wu Sh.-F., Zhang Y.-P. Pleistocene isolation in the Northwestern Pacific marginal seas and limited dispersal in a marine fish, *Chelon haematocheilus* (Temminck & Schlegel, 1845) // Mol. Ecol. — 2006. — Doi: 10.1111/j.1365-294X.2006.03140.x.

Llewellyn J. Behaviour of monogeneans // Zool. J. Linnaean Soc. — 1972. — Vol. 51, suppl. 1. — P. 19-30.

Ludwig A., Belfiore N.M., Qitra Ch. et al. Genome Duplication and Functional Reduction of Ploidy Levels in Sturgeon (*Acipenser*, *Huso* and *Scaphyrhynchus*) // Genetics. — 2001. — Vol. 158. — P. 1203-1215.

- Manter H.W.** Some aspects of the geographical distribution of parasites // J. Parasitol. — 1967. — Vol. 53. — P. 1-197.
- Maruyama S., Isozaki Y., Kimura G., Terabayashi M.** Paleogeographic maps of the Japanese Islands: plate tectonic synthesis from 750 Ma to the present // The Island Arc. — 1997. — Vol. 6, № 1. — P. 121-142.
- Mukai T., Nishida M.** Intraspecific mitochondrial DNA phylogeny of a Japanese brackish water goby, *Luciogobius guttatus* // Jap. J. Ichthyol. — 2004. — Vol. 51, № 2. — P. 157-161.
- Nelson J.S.** Fishes of the World. — A Wiley-Interscience publication, 1984. — 523 p.
- Nishimura S.** Origin of the Japan Sea as viewed from evolution and distribution of marine fauna // Earth Science. — 1964. — Vol. 73, № 1. — P. 18-28; Vol. 75, № 2. — P. 29-46.
- Nishimura S.** Okhotsk Sea, Japan Sea, East China Sea // Ecosystems of the world, 26 estuaries and enclosed seas / Ed. B.H. Ketchum. — Elsevier; Amsterdam; Oxford; N.Y., 1983. — P. 375-401.
- Oleinick A.G., Skurikhina L.A., Brykov V.A.** Divergence of *Salvelinus* species from northeastern Asia based on mitochondrial DNA // Ecol. Freshwater Fish. — 2007. — Vol. 16, № 1. — P. 87-98.
- Oohara I., Okazaki T.** Genetic relationship among three subspecies of *Oncorhynchus masou* determined by mitochondrial DNA sequence analysis // Zool. Sci. — 1996. — Vol. 13, № 1. — P. 189-198.
- Rohde K.** Ecology of marine parasites. 2nd Edition. — Wallingford: CAB International, UK, 1993. — 298 p.
- Sakai H.** Life-histories and genetic divergence in three species of *Tribolodon* (Cyprinidae) // Mem. Fac. Fish. Hokk. Univ. — 1995. — Vol. 42, № 1/2. — 98 p.
- Sakai H., Goto A., Jeon S.-R.** Speciation and dispersal of *Tribolodon* species (Pisces, Cyprinidae) around the Sea of Japan // Zool. Sci. — 2002. — Vol. 19. — P. 1291-1303.
- Sawada Y.** Phylogeny and zoogeography of the superfamily Cobitoidea (Cyprinoidei, Cypriniformes) // Mem. Fac. Fish. Hokk. Univ. — 1982. — Vol. 28, № 2. — P. 65-223.
- Semina A.V., Polyakova N.E., Brykov V.A.** Genetic analysis identifies a cryptic species of Far Eastern Daces of the genus *Tribolodon* // Docl. Biol. Sci. — 2006. — Vol. 407. — P. 173-175.
- Semina A.V., Polyakova N.E., Brykov V.A.** Genetic divergence in daces of the *Tribolodon* genus (Teleostei: Cyprinidae) from Far Eastern seas // 14th Annual Meeting of North Pacific Marine Science Organization (PICES): Program Abstracts. — Vladivostok, Russia, 2005. — P. 124.
- Shmigirilov A.P., Mednikova A.A., Israel J.A.** Comparison of biology of the Sakhalin sturgeon, Amur sturgeon, and kaluga from the Amur River, Sea of Okhotsk, and Sea of Japan biogeographic Province // Env. Biol. Fish. — 2007. — DOI 10.1007/s10641-006-9050-3.
- Stevenson D.E.** Discovery of the holotype of *Chaenogobius annularis* Gill (Perciformes: Gobiidae) and its taxonomic consequences // Copeia. — 2000. — № 3. — P. 835-840.
- Stevenson D.E.** Systematics and distribution of fishes of the Asian goby genera *Chaenogobius* and *Gymnogobius* (Osteichthyes: Perciformes: Gobiidae), with the description of a new species // Species Diversity. — 2002. — Vol. 7. — P. 251-312.
- Szidat L.** Beitrage zum Augbau eines natuerlichen Systems der Trematoden. I. Die Entwicklung von Echinocercaria choanophila U. Szidat zu Cathaemasia hians und die Ableitung der Fasciolidae von den Echinostomidae // Zeitsch. Parasitenk. — 1940. — Bd. 11. — S. 239-383.
- Tada R.** Paleogeographic evolution of the Japan Sea // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. — 1994. — Vol. 108, № 3-4. — P. 487-508.
- Tsao E.H., Lin Y.S., Behnke R.J., Bergersen E.P.** Microhabitat use by Formosan landlocked salmon, *Oncorhynchus masou formosanus* // Zool. Stud. — 1998. — Vol. 37, № 4. — P. 269-281.
- Watanabe K., Takahashi H., Kitamura A. et al.** Biogeographical history of Japanese freshwater fishes: phylogeographic approaches and perspectives // Jap. J. Ichthyol. — 2006. — Vol. 53, № 1. — P. 1-38.
- Williams H.H., Jones A.** Parasitic worms of fish. — L.: Taylor and Francis, 1994. — 593 p.
- Yamazaki Y., Yokoyama R., Nishida M., Goto A.** Taxonomy and molecular phylogeny of *Lethenteron* lampreys in eastern Eurasia // J. Fish Biol. — 2006. — Vol. 68 (Suppl. B). — P. 251-269.