

УДК 595.122.1

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОНОГЕНЕЙ РОДА *LIGOPHORUS* НА ЖАБРАХ ПИЛЕНГАСА *PLANILIZA HAEMATOCHEILUS*

© 2023 г. Н. В. Пронькина^{а,*}, Е. В. Дмитриева^а

^аФИЦ Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН,
пл. Нахимова, 2, Севастополь, 299011 Россия

*e-mail: natalya-pronkina@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.09.2023 г.

После доработки 29.10.2023 г.

Принята к печати 01.11.2023 г.

Изучены особенности локализации на жабрах хозяев трех видов моногений рода *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977, паразитирующих у пиленгаса *Planiliza haematocheilus* (Temminck & Schlegel, 1845) в Черном и Азовском морях. Особи *L. pilengas* и *L. llewellyni* предпочитали локализоваться на одних и тех же участках жабр, а именно, на I–III жаберных дугах и их медиальных секторах. Третий вид – *L. kaohsianghsieni* – распределялся на жабрах более скудно, около 80% его особей локализовалось на II жаберной дуге, встречаясь в медиальном и вентральном секторах в равной степени. В целом, большинство лигофорусов найдено на больших по площади и хорошо омываемых водой II–III дугах, а также в медиальном и вентральном секторах передней полужабры, но здесь моногении предпочитали прикрепляться к проксимальным участкам филламентов с меньшим током воды. Присутствие других видов рода на жабрах не влияло на распределение *L. pilengas*. Рост численности инфрапопуляций приводил к более равномерному распределению моногений на участках жабр, а при увеличении размера рыб значимо возрастала их доля на быстрее растущей передней полужабре.

Ключевые слова: моногении, *Ligophorus*, виды одного рода, распределение по жабрам, численность инфрапопуляции, размер рыб

DOI: 10.31857/S0031184723060054 ; **EDN:** RXVQTK

Неравномерное и неслучайное распределение моногений на жабрах их хозяев было отмечено еще в XIX веке (Cerfontaine, 1896). Позднее В.А. Догель (1949) писал о большом теоретическом интересе, который представляет явление одновременного паразитирования видов одного рода в одном и том же хозяине.

Представители разных видов *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977 (Monopisthocotylea: Ancyrocercophalidae) часто встречаются на одних и тех же рыбах совместно, составляя сообщества от 2 до 6 видов на одном хозяине (Dmitrieva et al., 2012). Однако только для трех пар видов – *L. parvicirrus* Euzet et Suriano, 1977 и *L. imitans* Euzet et Suriano, 1977, паразитирующих на *Liza ramada* в Средиземном море (Euzet, Sanfilippo, 1983; Abu Samak, Hassan, 1998), а также *L. vanbenedeni* Euzet et Suriano, 1977 и *L. szidati* Euzet et Suriano, 1977, и *L. acuminatus* Euzet et Suriano, 1977 и *L. szidati*, встречающихся на *Chelon auratus* (Risso, 1810) и *C. saliens* (Risso, 1810), соответственно, в Черном

море (Пронькина и др., 2010), – были проведены исследования их распределения по жабрам хозяев. Авторы еще одной публикации, посвященной распределению видов этого рода на жабрах *Liza macrolepis* (Kumar et al., 2016), не определили моногеней до вида, анализируя их как один сборный вид – «*Ancyrocephalus vanbenedenii*».

Данная работа посвящена изучению особенностей локализации на жабрах хозяев трех видов моногеней рода *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977, паразитирующих на пиленгасе *Planiliza haematocheilus* (Temminck & Schlegel, 1845) в Черном и Азовском морях, и влиянию на их распределение присутствия моногеней других видов, численности их инфрапопуляций, а также размера рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2001–2016 гг. от 51 экз. *Planiliza haematocheilus*, общей длиной от 13 до 66 см, из четырех районов крымского побережья Черного и Азовского морей (прибрежные акватории г. Севастополь, п. Набережное, п. Юркин, п. Щелкино).

Моногеней собирали живыми и фиксировали в глицерин-желатине (Гусев, 1983), идентифицировали под микроскопом Olympus CX41 с фазово-контрастным устройством при увеличении $\times 800$. Найдены три вида моногеней: *Ligophorus pilengas* Sarabeev et Balbuena, 2004 (2250 экз.), *L. llewellyni* Dmitrieva, Gerasev et Pronkina, 2007 (1387 экз.), *L. kaohsianghsieni* (Gusev, 1962) Gusev, 1985 (50 экз.).

Жабры делили (рис. 1) на правую и левую половины, состоящие из четырех жаберных дуг (I–IV), каждую дугу разделяли на переднюю и заднюю полужабры, на которых выделяли по три сектора (1 – дорсальный, 2 – медиальный и 3 – вентральный) и две зоны вдоль жаберных лепестков (дистальная и проксимальная половины).

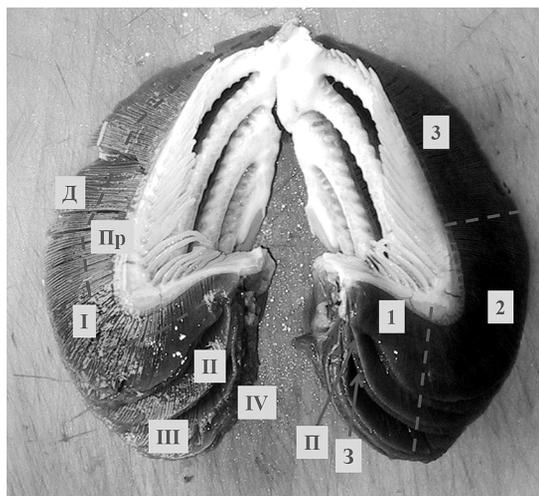


Рисунок 1. Схема деления жабр *Planiliza haematocheilus* на участки. Обозначения: I–IV – четыре жаберные дуги, П – передняя полужабра, З – задняя полужабра, 1 – дорсальный сектор, 2 – медиальный сектор, 3 – вентральный сектор, Д – дистальная часть жаберных лепестков, Пр – проксимальная часть жаберных лепестков.

Figure 1. Schem of the division of *Planiliza haematocheilus* gills into sections. Keys: I–IV – four gill arches, П – anterior hemibranchies, З – posterior hemibranchies, 1 – dorsal sector, 2 – medial sector, 3 – ventral sector, Д – distal part of gill filaments, Пр – proximal part of gill filaments.

Для характеристики распределения моногеной в пределах жаберного биотопа рассчитана доля червей, локализующихся на выделенных участках жабр, от общего количества червей на рыбе. Выборки долей характеризовались их средними значениями и стандартными ошибками.

Численность моногеной характеризовалась интенсивностью инвазии – ИИ, экз./особь, и индексом обилия – ИО, экз./особь, встречаемость – экстенсивностью инвазии, ЭИ (%). Для анализа влияния численности инфрапопуляций на распределение *L. pilengas* и *L. llewellyni* были выделены 4 класса по ИИ, для первого вида: 1 – ≤ 20 экз./особь (20 рыб, 216 экз. моногеной), 2 – 21–60 экз./особь (11 рыб, 365 экз.), 3 – 61–100 экз./особь (10 рыб, 701 экз.) и 4 – 101–200 экз./особь (8 рыб, 968 экз.); для второго вида: 1 – ≤ 10 экз./особь (14 рыб, 69 экз.), 2 – 11–40 экз./особь (12 рыб, 316 экз.), 3 – 41–70 экз./особь (7 рыб, 404 экз.) и 4 – 71–110 экз./особь (7 рыб, 598 экз.). Этот анализ проведен только для двух видов, т.к. *Ligophorus kaohsianghsieni* был, в целом, немногочислен, и его ИИ колебался незначительно. Для анализа влияния размера рыб на распределение моногеной выделены 3 класса: 1 – особи размерами (ТЛ) от 13 до 30 см (14 рыб), 2 – 31–40 см (15 рыб) и 3 – 41–66 см (20 рыб).

Для анализа влияния места локализации (половина каждой жаберы, дуга, сектор, полужабра или часть лепестка) на долю моногеной, встречающихся на них, использовались дисперсионный анализ (ANOVA) и пост-хок тест. Оценка значимости различий между средними двух выборок проводилась по критерию Фишера (F-критерий), достоверными считались различия при $p < 0.05$, при этом значения F и p выделены жирным шрифтом. Все вычисления и их графическое отображение выполнены в программе Statistica 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ligophorus pilengas встречен у 49 экз. рыб с интенсивностью инвазии от 1 до 184 экз./особь (среднее ИИ = 46 ± 6.1 экз./особь, ЭИ = 96%, ИО = 44 ± 6.0 экз./особь). *Ligophorus llewellyni* инфицировал 40 экз. рыб при численности от 1 до 108 экз./особь (среднее ИИ = 35 ± 4.9 экз./особь, ЭИ = 78%, ИО = 27 ± 4.3 экз./особь). На 10 пиленгасах был встречен *L. kaohsianghsieni*, его численность колебалась от 1 до 18 экз./особь (среднее значение ИИ = 5 ± 1.6 экз./особь, ЭИ = 20%, ИО = 1 ± 0.4 экз./особь).

Дисперсионный анализ долей моногеной показал, что по распределению (доле) трех анализируемых видов правая и левая части жабр не различались достоверно между собой. В то же время доля особей этих видов значимо зависела от других участков жабр: полужаберы (передней или задней), жаберной дуги (I–IV), сектора (1–3) и части жаберных лепестков (дистальной или проксимальной), на котором локализовались моногеной (табл. 1).

Попарное сравнение выборок *L. pilengas* и *L. llewellyni*, собранных с 12 локусов жабр (3 сектора каждой из 4 дуг), с помощью пост-хок теста ANOVA (табл. 2)¹ показало, что доли особей обоих видов на 2 секторе I дуги значимо ($p < 0.05$) отличались от аналогичного показателя на всех секторах других дуг. Кроме того, доли особей как *L. pilengas*, так и *L. llewellyni* на каждом из секторов на II и III дугах достоверно различались в пределах дуг. Третий вид, *L. kaohsianghsieni*, паразитирующий на пиленгасе, не встречен на I дуге, поэтому сравнивали его распределение по девяти участкам (табл. 3), при этом существенные различия отмечены между 2 и 3 секторами II жаберной дуги, а также между ними и другими участками жабр.

¹ В этот анализ не включены полужаберы и части лепестков, поскольку подавляющее большинство моногеной обоих видов локализовались на одной из двух полужабр и одной из двух частей лепестков.

Таблица 1. Анализ (ANOVA) значимости влияния участка жабр на распределение (долю) особей видов рода *Ligophorus* – паразитов *Planiliza haematocheilus*

Table 1. Analysis (ANOVA) of significance of the gill locus effect on the specimen distribution (proportions) of the *Ligophorus* species, parasitising *Planiliza haematocheilus*

| Участок жаберного аппарата <i>Planiliza haematocheilus</i> (фактор) | <i>Ligophorus pilengas</i> | <i>Ligophorus llewellyni</i> | <i>Ligophorus kaohsianghsieni</i> |
|---|------------------------------|-------------------------------|-----------------------------------|
| Половина жаберного аппарата (df = 1) | 0.12 / 0.85 (40) | 0.25 / 0.70 (40) | 0.11 / 0.90 (10) |
| Полужабра (df = 1) | 30.5 / < 0.01 (29) | 20.0 / < 0.01 (28) | – |
| Часть лепестка (df = 1) | 96.6 / < 0.01 (22) | 345.0 / < 0.01 (22) | – |
| Сектор (df = 2) | 93.2 / < 0.01 (49) | 98.7 / < 0.01 (40) | 4.7 / 0.02 (10) |
| Дуга (df = 3) | 17.4 / < 0.01 (49) | 15.3 / < 0.01 (40) | 89.0 / < 0.01 (10) |
| Дуга+сектор (df = 11) | 15.5 / < 0.01 (49) | 14.5 / < 0.01 (40) | 7.0 / < 0.01 (10) |
| Дуга+сектор+полужабра (df = 23) | 10.1 / < 0.01 (29) | 7.3 / < 0.01 (28) | – |
| Дуга+сектор+полужабра+часть лепестка (df = 47) | 5.3 / < 0.01 (22) | 5.2 / < 0.01 (22) | – |

Примечания. Для каждого фактора показаны F-критерий / *p* – уровень значимости (размер каждой из двух сравниваемых выборок); df – степень свободы. Достоверный уровень значимости выделен жирным шрифтом. Прочерк – нет данных.

Таблица 2. Фишер LSD тест достоверности различий в распределении *Ligophorus pilengas* (правый верхний треугольник) и *L. llewellyni* (левый нижний треугольник) по 12 участкам (разным секторам разных дуг) жабр *Planiliza haematocheilus*

Table 2. Fisher LSD test of significance of the differences in the distribution of *Ligophorus pilengas* (right upper triangle) and *L. llewellyni* (left lower triangle) across 12 gill sites (arches and sectors) of *Planiliza haematocheilus*

| | | Участки жабр | | | | | | | | | | | |
|--------------|-------|------------------------------|-----|-----|------|------|------|-------|-------|-------|------|------|------|
| | | I 1 | I 2 | I 3 | II 1 | II 2 | II 3 | III 1 | III 2 | III 3 | IV 1 | IV 2 | IV 3 |
| | | <i>Ligophorus pilengas</i> | | | | | | | | | | | |
| Участки жабр | I 1 | | + | + | - | + | + | - | + | + | - | + | - |
| | I 2 | + | | - | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| | I 3 | + | + | | + | - | + | + | - | + | + | + | + |
| | II 1 | - | + | + | | + | + | - | + | + | - | + | - |
| | II 2 | + | + | - | + | | + | + | + | - | + | + | + |
| | II 3 | + | + | - | + | - | | + | + | - | + | - | - |
| | III 1 | - | + | + | - | + | + | | + | + | - | + | - |
| | III 2 | + | + | - | + | - | + | + | | + | + | + | + |
| | III 3 | - | + | + | - | + | - | - | + | | + | - | - |
| | IV 1 | - | + | + | - | + | + | - | + | - | | + | - |
| | IV 2 | - | + | + | - | + | - | - | + | - | - | | - |
| | IV 3 | - | + | + | - | + | - | - | + | - | - | - | |
| | | <i>Ligophorus llewellyni</i> | | | | | | | | | | | |

Примечания. I–IV – маркировка жаберной дуги; 1–2 – маркировка сектора жаберной дуги. Различия между долями особей моногеней на сравниваемых участках жабр при $p \leq 0.05$: «+» – достоверные, «-» – недостоверные. Одинаковым цветом отмечены разные сектора одной дуги (темно-серый) или одинаковые сектора разных дуг (светло-серый).

Таблица 3. Фишер LSD тест достоверности различий в распределении *Ligophorus kaohsianghsieni* по 9 участкам (дугам² и секторам) жабр *Planiliza haematocheilus*

Table 3. Fisher LSD test of significance of the differences in the distribution of *Ligophorus kaohsianghsieni* across 9 gill sites (arches and sectors) of *Planiliza haematocheilus*

| | | Участки жабр | | | | | | | |
|--------------|-------|--------------|------|------|-------|-------|-------|------|------|
| | | II 1 | II 2 | II 3 | III 1 | III 2 | III 3 | IV 1 | IV 2 |
| Участки жабр | II 2 | + | | | | | | | |
| | II 3 | + | - | | | | | | |
| | III 1 | - | + | + | | | | | |
| | III 2 | - | + | + | - | | | | |
| | III 3 | - | + | + | - | - | | | |
| | IV 1 | - | + | + | - | - | - | | |
| | IV 2 | - | + | + | - | - | - | - | |
| | IV 3 | - | + | + | - | - | - | - | - |

Примечания. I–IV – маркировка жаберной дуги; 1–2 – маркировка сектора жаберной дуги. Различия между долями особей моногеней на сравниваемых участках жабр при $p \leq 0.05$: «+» – достоверные, «-» – недостоверные. Одинаковым цветом отмечены разные сектора одной дуги (темно-серый) или одинаковые сектора разных дуг (светло-серый).

Особи *L. pilengas* и *L. llewellyni* (рис. 2А, 2Б и 3А, 3Б) предпочитали локализоваться на одних и тех же участках жабр, а именно, I–III жаберных дугах, при этом более 40% особей каждого вида встречались на I дуге и на каждой жаберной пластинке наибольшая доля лигофорусов отмечена во 2 секторе. Третий вид – *L. kaohsianghsieni* – встречался на жабрах более скученно, около 80% особей локализовалось на II жаберной дуге. На I жаберной дуге и в 1 секторе каждой дуги эти моногеней не найдены, во 2 и 3 секторах встречались примерно в равной степени (рис. 4А, 4Б).

Так как не было выявлено различий в распределении по дугам и секторам между *L. pilengas* и *L. llewellyni*, проанализирована их встречаемость по полужабрам (передняя и задняя) и частям жаберных лепестков (проксимальная и дистальная). Однако и в распределении по этим локусам жаберного аппарата рыб различий между *L. pilengas* и *L. llewellyni* не найдено (рис. 2В, 2Г и 3В, 3Г). Оба вида крайне неравномерно встречались на этих участках: на передней полужабре было сосредоточено, в среднем, около 65% моногеней обоих видов, при этом на проксимальной части жаберных лепестков – около 80% особей *L. pilengas* и практически 100% *L. llewellyni*. При этом *L. kaohsianghsieni* был встречен только на передней полужабре и на проксимальных частях жаберных лепестков.

Таким образом, моногеней всех трех видов предпочитали локализоваться на передней полужабре и на проксимальных частях жаберных лепестков, в наименьшей степени встречались на IV жаберной дуге и в 1 секторе. На остальных жаберных лепестках и в остальных секторах *L. kaohsianghsieni* распределялся более скученно, чем два других вида (рис. 4).

² Данный вид не встречен на I жаберной дуге.

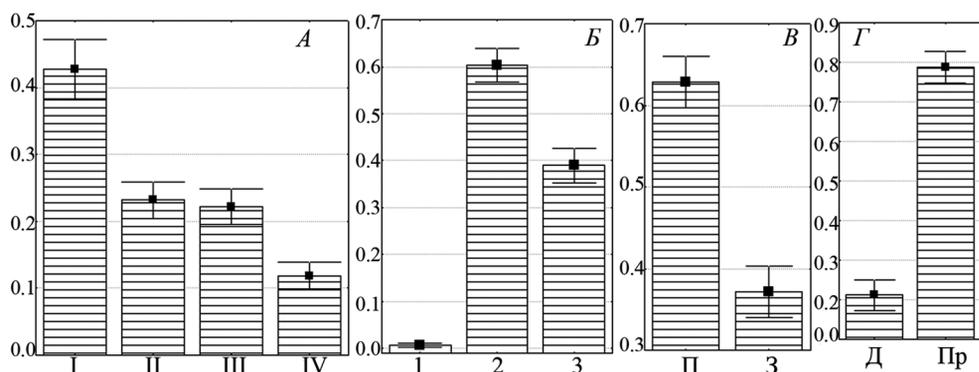


Рисунок 2. Распределение (средняя доля \pm SE) *Ligophorus pilengas* на участках жабр *Planiliza haematocheilus*: А – жаберных дугах, Б – секторах, В – полужабрах, Г – частях жаберных лепестков. Обозначения как на рис. 1.

Figure 2. Distribution (mean proportion \pm SE) of *Ligophorus pilengas* on gills of *Planiliza haematocheilus*: А – gill arches, Б – sectors, В – hemibranchies, Г – gill filament parts. Keys as in figure 1.

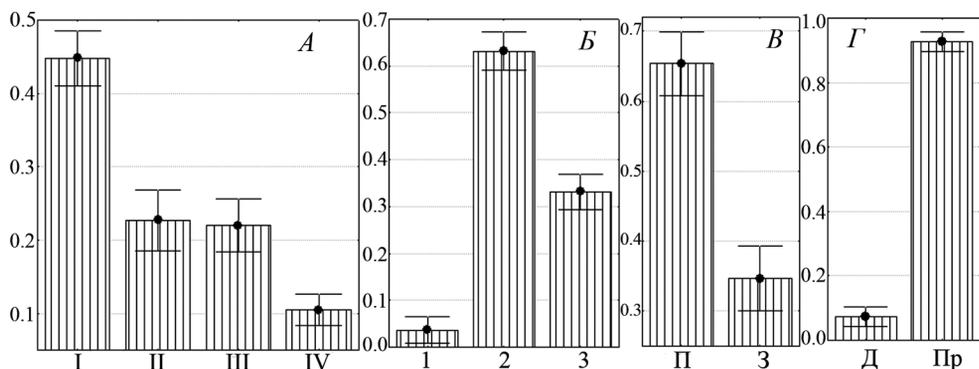


Рисунок 3. Распределение (средняя доля \pm SE) *Ligophorus llewellyni* на участках жабр *Planiliza haematocheilus*: А – жаберных дугах, Б – секторах, В – полужабрах, Г – частях жаберных лепестков. Обозначения как на рисунке 1.

Figure 3. Distribution (mean proportion \pm SE) of *Ligophorus llewellyni* on gills of *Planiliza haematocheilus*: А – gill arches, Б – sectors, В – hemibranchies, Г – gill filament parts. Keys as in fig. 1.

Одним из факторов, влияющих на распределение моногеней по жабрам рыб, может быть одновременное присутствие других видов. Из 49 зараженных лигофорусами пиленгасов 40 рыб было заражено более чем одним видом и на 9 рыбах был встречен только *L. pilengas*. При сравнении распределения особей *L. pilengas* в трех вариантах – когда только этот вид встречался на жабрах (одновидовая инвазия), когда присутствовали и особи *L. llewellyni* (30 рыб) и когда к ним присоединялся третий вид *L. kaohsianghsieni* (10 рыб) не выявлено существенных различий в общем характере предпочтения видом *L. pilengas* определенных участков жабр (рис. 5).

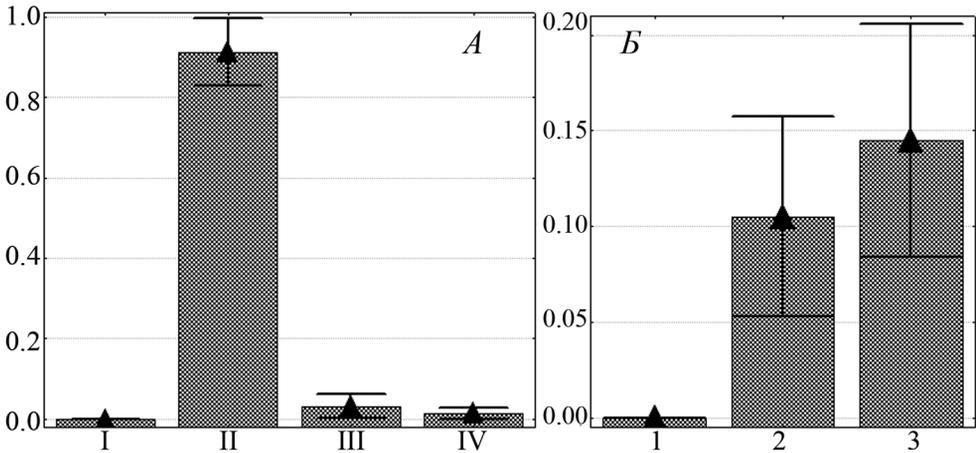


Рисунок 4. Распределение (средняя доля \pm SE) *Ligophorus kaohsianghsieni* на участках жабр *Planiliza haematocheilus*: А – жаберных дугах, Б – секторах. Обозначения как на рис. 1.

Figure 4. Distribution (mean proportion \pm SE) of *Ligophorus kaohsianghsieni* on gills of *Planiliza haematocheilus*: А – gill arches, Б – sectors. Keys as in fig. 1.

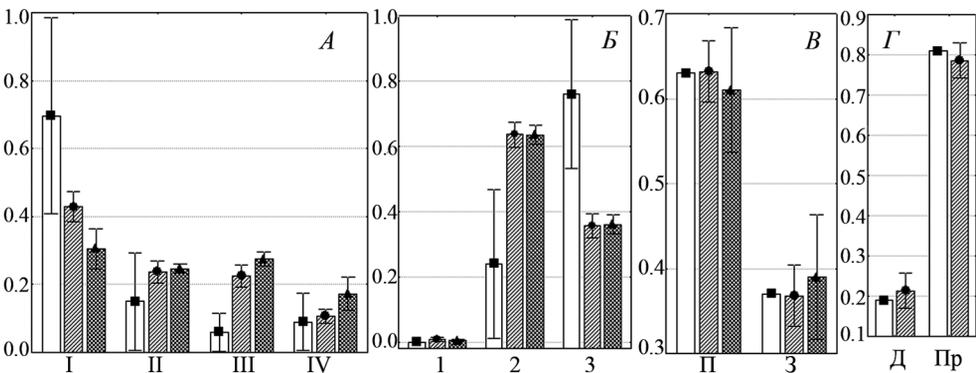


Рисунок 5. Распределение (средняя доля \pm SE) *Ligophorus pilengas* на участках жабр *Planiliza haematocheilus* при одновидовой и смешанной с другими видами *Ligophorus* инвазии: А – жаберных дугах, Б – секторах, В – полужабрах, Г – частям жаберных лепестков. Обозначения: ■ – одновидовая инвазия, ● – смешанная только с *L. llewellyni*, ▲ – смешанная с *L. llewellyni* и *L. kaohsianghsieni*, остальные обозначения как на рис. 1.

Figure 5. Distribution (mean proportion \pm SE) of *Ligophorus pilengas* on gills of *Planiliza haematocheilus* in infections with single-species vs mixed with other *Ligophorus* species: А – gill arches, Б – sectors, В – hemibranchies, Г – gill filament parts.

Keys: ■ – single-species infection, ● – mixed with *L. llewellyni* infection, ▲ – mixed with *L. llewellyni* and *L. kaohsianghsieni* infection, other keys as in fig. 1.

Однако при одновидовой инвазии *L. pilengas* встречался более неравномерно, больше половины моногеной локализовались на I дуге (в среднем около 70%) и в 3 секторе (около 75%), тогда как при совместной встречаемости с *L. llewellyni* и с обоими видами (*L. llewellyni* и *L. kaohsianghsieni*) на этих участках жабр найдено не более

40–45% особей этого вида (сравнение долей особей *L. pilengas* при одновидовой vs смешанной с другими видами инвазии на I дуге и в 3 секторе: $F = 5.43$, $p = 0.01$ и $F = 10.5$, $p < 0.01$ соответственно). В целом, когда *L. pilengas* встречался совместно с *L. llewellyni*, который предпочитал те же участки жабр (I жаберную дугу и 2 сектор), что и *L. pilengas*, последний вид распределялся более равномерно между I–III дугами и 2 и 3 секторами. *L. llewellyni* встречался только при смешанных инвазиях, при этом его локализация не менялась в присутствии только *L. pilengas* или еще и третьего вида (рис. 6). Третий вид – *L. kaohsianghsieni* – найден только совместно с двумя другими видами. При инвазии тремя видами (рис. 7) даже на II жаберной дуге, где локализовались практически все особи *L. kaohsianghsieni*, распределение (т.е. доля) двух других видов (*L. pilengas* и *L. llewellyni*) не изменялось по сравнению с их распределением в отсутствие этого вида (рис. 5 и 6). Также не менялось распределение моногеной по полужабрам (передней и задней) и частям жаберных лепестков (дистальной и проксимальной) в зависимости от присутствия других видов (рис. 5Б, 6Б, 7Б и 5В, 6В, 7В).

В целом, каждый из исследованных видов, даже при отсутствии двух или одного из других видов лигофорусов, паразитирующих на пиленгасе, был ограничен в своем распределении характерными для каждого вида местами локализации на жабрах рыб, не меняя существенно своего распределения в зависимости от присутствия других представителей рода. *Ligophorus pilengas* в отсутствие других видов встречался даже более скудно, предпочитая I жаберную дугу (рис. 5А).

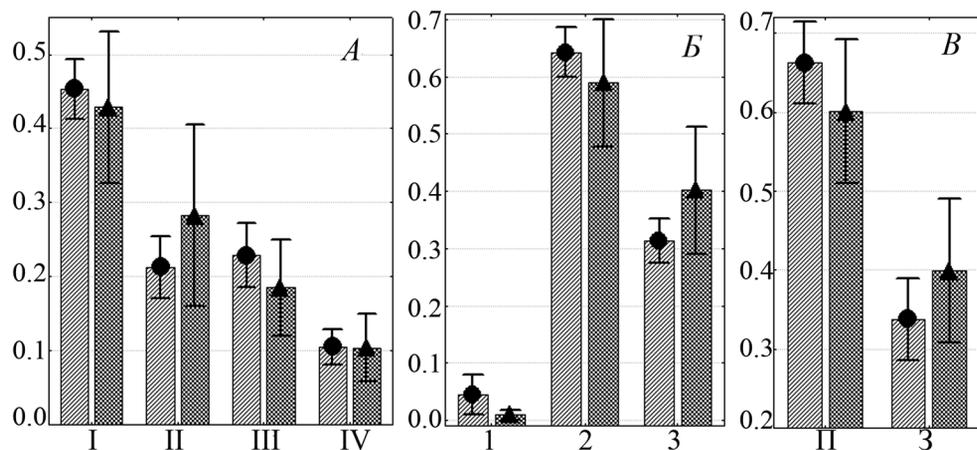


Рисунок 6. Распределение (средняя доля \pm SE) *Ligophorus llewellyni* на участках жабр *Planiliza haematocheilus* при смешанной инвазии с другими видами *Ligophorus*: А – жаберных дугах, Б – секторах, В – полужабрах. Обозначения: ● – только с *L. pilengas*, ▲ – с *L. pilengas* и *L. kaohsianghsieni*, остальные обозначения как на рис. 1.

Figure 6. Distribution (mean proportion \pm SE) of *Ligophorus llewellyni* on gills of *Planiliza haematocheilus* in infection mixed with other *Ligophorus* species: А – gill arches, Б – sectors, В – hemibranchies. Keys: ● – mixed with *L. pilengas*, ▲ – with *L. pilengas* and *L. kaohsianghsieni*, other keys as in fig. 1.

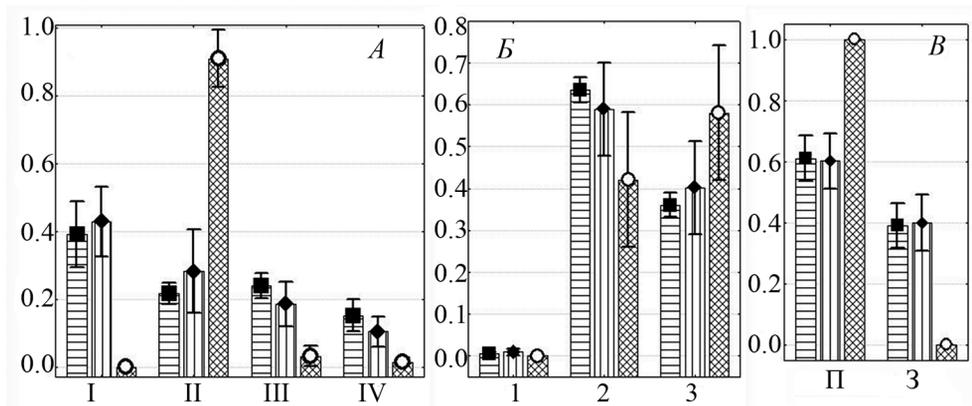


Рисунок 7. Распределение (средняя доля \pm SE) *Ligophorus* spp. на участках жабр *Planiliza haematocheilus* при смешанной инвазии тремя видами: А – жаберных дугах, Б – секторах, В – полужабрах. Обозначения: ■ – *L. pilengas*, ◆ – *L. llewellyni*, ○ – *L. kaohsianghsieni*, остальные обозначения как на рис. 1.

Figure 7. Distribution (mean proportion \pm SE) of *Ligophorus* spp. on gills of *Planiliza haematocheilus* in three species mixed infection: А – gill arches, Б – sectors, В – hemibranchies. Keys: ■ – *L. pilengas*, ◆ – *L. llewellyni*, ○ – *L. kaohsianghsieni*, other keys as in fig. 1.

Другой фактор, который может влиять на характер локализации моногеной на жабрах, – это их численность. При наименьшей численности (ИИ \leq 20 экз./особь) более половины особей *L. pilengas* локализовались на I жаберной дуге, по мере увеличения интенсивности инвазии достоверно более равномерно распределяясь между другими дугами (сравнение долей моногеной на I жаберной дуге при ИИ \leq vs $>$ 20 экз./особь: $F = 6.58$, $p = 0.015$). Однако даже при высокой численности (ИИ $>$ 100 экз./особь) наименьшая доля моногеной (в среднем около 10%) этого вида встречалась на IV дуге (рис. 8А). При всех значениях численности больше половины особей *L. pilengas* локализовалось во 2 секторе, и при увеличении ИИ доля моногеной на этом секторе имела тенденцию возрастать, достигая 70% при максимальных значениях этого показателя (рис. 8Б). Однако сравнение доли особей во 2 секторе при ИИ \leq 20 vs $>$ 100 экз./особь не выявило достоверной разницы между ними: $F = 2.14$, $p = 0.16$. При этом даже при максимальной численности лигофорусы не встречались в 1 секторе. Менее 25% особей *L. pilengas* локализовались на дистальных частях лепестков, даже когда их численность превышала 100 экз. (рис. 8В). При всех значениях ИИ сохранялось распределение этих моногеной на передней и задней полужабрах, примерно 40 и 60% соответственно (рис. 8Г).

Особь второго анализируемого вида – *L. llewellyni* – при численности менее 70 экз./особь предпочитали локализоваться на I жаберной дуге (более 40%) и только при максимальных значениях ИИ доля моногеной, встречающихся на этой дуге, снижалась, увеличиваясь при этом на II дуге, и распределение между этими дугами (I и II) выравнивалось (рис. 9А). Так, доли особей на I и II жаберной дугах при ИИ \leq 70 экз./особь достоверно различались: $F = 7.3$, $p < 0.01$, тогда как при ИИ $>$ 70 экз./особь были статистически равны: $F = 2.3$, $p = 0.13$. При этом распределение *L. llewellyni* по секторам не менялось, даже при максимальной численности во

2 секторе локализовалось 70% особей этого вида (рис. 9Б). При низкой численности (ИИ < 10 экз./особь) пропорции этих моногеней на полужабрах были почти равны (рис. 9В), тогда как при росте ИИ их доля на передней полужабре возрастала и была достоверно выше, чем на задней полужабре (сравнение долей особей на передней vs задней полужабре при ИИ > 10 экз./особь: $F = 76.7, p < 0.01$). При всех значениях интенсивности инвазии большинство особей *L. llewellyni* локализовалось на проксимальных частях жаберных лепестков (рис. 9Г).

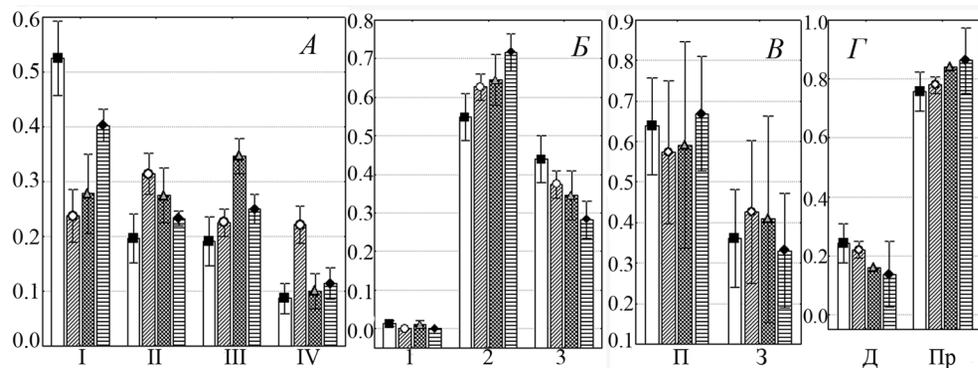


Рисунок 8. Распределение (средняя доля \pm SE) *Ligophorus pilengas* на участках жабр *Planiliza haematocheilus* при разных значениях интенсивности инвазии: А – жаберных дугах, Б – секторах, В – полужабрах, Г – частях жаберных лепестков.

Обозначения: ■ – 1–20 экз./особь, ○ – 21–60 экз./особь, ▲ – 61–100 экз./особь, ◆ – 101–200 экз./особь, остальные обозначения как на рис. 1.

Figure 8. Distribution (mean proportion \pm SE) of *Ligophorus pilengas* on gills of *Planiliza haematocheilus* at different ranges of infection intensity: А – gill arches, Б – sectors, В – hemibranchies, Г – gill filament parts. Keys: ■ – 1–20 spec./host, ○ – 21–60 spec./host, ▲ – 61–100 spec./host, ◆ – 101–200 spec./host, other keys as in fig. 1.

Таким образом, общий характер распределения на жабрах пиленгаса как *L. pilengas*, так и *L. llewellyni* не менялся существенно при изменении их численности. При всех уровнях интенсивности инвазии минимальная доля моногеней обоих видов отмечена на IV жаберной дуге, а большинство лигофорусов встречалось во 2 секторе, на передней полужабре и проксимальных частях жаберных лепестков. При значениях ИИ менее 10 экз./особь наибольшая доля особей обоих видов встречена на I жаберной дуге, при этом при росте численности отмечена тенденция к выравниванию пропорций лигофорусов, встречающихся на I и II жаберной дугах.

Длина рыб, в целом определяющая размер их жаберного аппарата, также может влиять на характер встречаемости видов *Ligophorus* на разных участках жабр. Анализ зависимости распределения *L. pilengas* по участкам жабр от размера хозяина (рис. 10) показал, что предпочтение этим видом I жаберной дуги, 2 и 3 секторов, а также проксимальных частей лепестков сохранялось для рыб всех размерных классов. Однако по мере роста жабр отмечено увеличение неравномерности распределения моногеней между секторами (рис. 10Б, 10В). У рыб с наименьшей длиной тела доли особей *L. pilengas*, локализующихся на 2 и 3 секторах, практически равны, а при увеличении этого параметра – достоверно выше во 2 секторе (сравнение долей особей на 2 vs 3 секторах при TL рыбы > 30 см: $F=21.3, p < 0.01$).

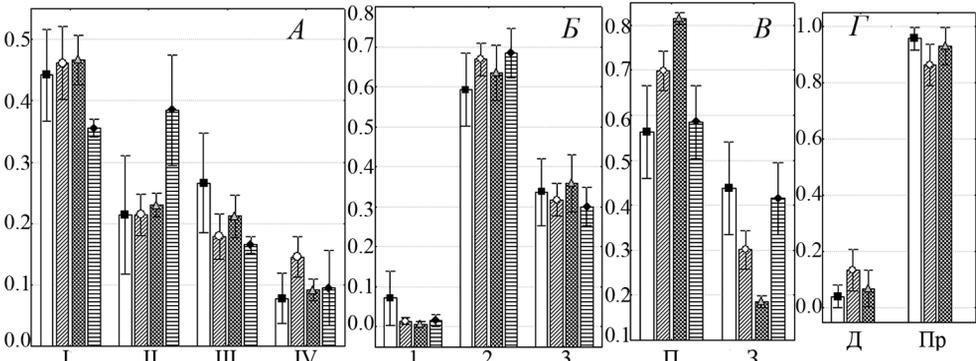


Рисунок 9. Распределение (средняя доля \pm SE) *Ligophorus llewellyni* на участках жабр *Planiliza haematocheilus* при разных значениях интенсивности инвазии: А – жаберных дугах, Б – секторах, В – полужабрах, Г – частях жаберных лепестков. Обозначения: ■ – 1–10 экз./особь, ○ – 11–40 экз./особь, ▲ – 41–70 экз./особь, ◆ – 71–110 экз./особь, остальные обозначения как на рис. 1.

Figure 9. Distribution (mean proportion \pm SE) of *Ligophorus llewellyni* on gills of *Planiliza haematocheilus* at different ranges of infection intensity: А – gill arches, Б – sectors, В – hemibranchies, Г – gill filament parts. Keys: ■ – 1–10 spec./host, ○ – 11–40 spec./host, ▲ – 41–70 spec./host, ◆ – 71–110 spec./host, other keys as in fig. 1.

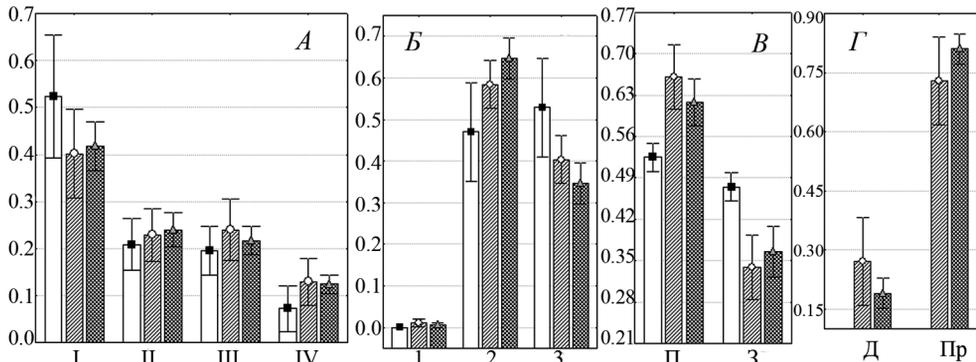


Рисунок 10. Распределение (средняя доля \pm SE) *Ligophorus pilengas* на участках жабр *Planiliza haematocheilus* при разных значениях длины рыбы: А – жаберных дугах, Б – секторах, В – полужабрах, Г – частях жаберных лепестков. Обозначения: ■ – 13–30 см, ○ – 31–40 см, ▲ – 41–66 см, остальные обозначения как на рис. 1.

Figure 10. Distribution (mean proportion \pm SE) of *Ligophorus pilengas* on gills of *Planiliza haematocheilus* at different ranges of fish total length: А – gill arches, Б – sectors, В – hemibranchies, Г – gill filament parts. Keys: ■ – 13–30 см, ○ – 31–40 см, ▲ – 41–66 см, other keys as in fig. 1.

С ростом длины тела рыб также отмечено изменение соотношения долей особей *L. pilengas*, локализирующихся на полужабрах (рис. 10В): они примерно равны при $TL \leq 30$ см и достоверно различаются при увеличении этого показателя (сравнение долей особей на передней vs задней полужабрах при $TL > 30$ см: $F = 30.4$,

$p < 0.01$). Аналогичные закономерности отмечены и для второго вида – *L. llewellyni* (рис. 11). Доли особей этого вида на жаберных дугах, в секторах и частях лепестков практически не менялись при увеличении размера рыб (рис. 11А, 11Б, 11Г). Однако отмечено изменение распределения моногеней, локализирующихся на полужабрах (рис. 11В). Так, у рыб размерами ≤ 30 см только 40% *L. llewellyni* встречались на передней полужабре, а по мере роста рыб доля моногеней на этой полужабре увеличивалась вдвое, при этом разница между долями особей на полужабрах становилась достоверной (сравнение долей особей на передней vs задней полужабрах при TL рыбы > 30 см: $F = 23.3, p < 0.01$).

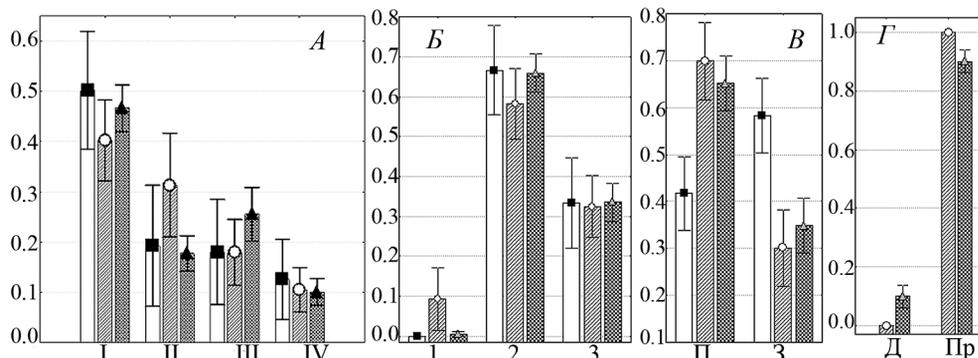


Рисунок 11. Распределение (средняя доля \pm SE) *Ligophorus llewellyni* на участках жабр *Planiliza haematocheilus* при разных значениях длины рыбы: А – жаберных дугах, Б – секторах, В – полужабрах, Г – частях жаберных лепестков. Обозначения: ■ – 13–30 см, ○ – 31–40 см, ▲ – 41–66 см, остальные обозначения как на рис. 1.

Figure 11. Distribution (mean proportion \pm SE) of *Ligophorus llewellyni* on gills of *Planiliza haematocheilus* at different ranges of fish total length: А – gill arches, Б – sectors, В – hemibranchies, Г – gill filament parts. Keys: ■ – 13–30 см, ○ – 31–40 см, ▲ – 41–66 см, other keys as in fig. 1.

Таким образом, по мере увеличения площади жабр пиленгаса существенно менялось распределение обоих видов лигофорусов только на полужабрах, при этом при росте длины тела рыб возрастала доля моногеней на передней полужабре.

ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате установлено, что все три вида *Ligophorus*, паразитирующих на *Planiliza haematocheilus*, достоверно неравномерно встречаются на разных участках жаберного аппарата рыб (на I–IV жаберных дугах, передней/задней полужабрах, в 1–3 секторах и на проксимальной/дистальной частях жаберных лепестков). При этом между *L. pilengas* и *L. llewellyni* не найдено никаких существенных различий в их распределении по выделенным локусам жабр пиленгаса. Ранее проведенный анализ локализации на жабрах рыб *L. vanbenedeni* и *L. szidati*, паразитирующих на *Chelon auratus*, а также *L. acuminatus* и *L. szidati*, встречающихся на *C. saliens*, выявил существенные различия между видами как в распределении на жабрах их хозяев (Пронькина и др., 2010), так и в морфологии прикрепительных образований (Euzet, Suriano, 1977). Тогда как анализируемая пара видов – *L. pilengas* и *L. llewellyni* –

имеет сходную форму и размеры структур прикрепительного диска (Dmitrieva et al., 2007), что может объяснить схожесть их распределения на жабрах рыб. Третий вид – *L. kaohsianghsieni*, – паразитирующий на пиленгасе, имеет крючки и пластинки прикрепительного диска, отличные от прикрепительных образований двух других видов (Гусев, 1985). Практически все его особи найдены на медиальном (2) и вентральном (3) секторах II жаберной дуги. Такая скученная локализация, вероятно, определяется, в первую очередь, его невысокой численностью, которая в 4–8 раз меньше, чем у двух других видов. Однако форма крючков – массивных с широкими лезвиями (Гусев, 1985) – также может определять выбор этими моногенами для прикрепления именно II жаберной дуги, которая имеет как наибольшее количество филламентов, так и наибольшую общую площадь их поверхности (Caltran, Silan, 1996).

Многие авторы, изучавшие распределение моногеней по жаберному аппарату рыб, связывали неравномерность этого распределения с силой водного потока через разные участки жабр и находили то прямую зависимость между интенсивностью тока воды и долей или численностью червей (Hanek, Fernando, 1978; Gutiérrez, Martorelli, 1994), то обратную (Paling, 1969; Arme, Halton, 1972; Wootten, 1974; Изюмова, Жарикова, 1982; Ясюк, 1986; Герасев, Старовойтов, 1988).

Исследованные нами виды локализовались преимущественно на хорошо омываемых водой II и III жаберных дугах (Paling, 1968; Hanek, Fernando, 1978; Ясюк, 1986). При этом они предпочитали сектора (медиальный и вентральный), через которые проходит наибольший объем воды, но в пределах этих секторов большинство особей прикреплялось на менее омываемой проксимальной части лепестков.

Площадь участка жабр рассматривалась в ряде исследований как фактор, в значительной степени определяющий количество моногеней, прикрепляющихся к нему (Adams, 1986; Buchmann, 1989; Доровских, 1991; Koskivaara et al., 1992). Согласно результатам анализа количества филламентов и площади поверхности разных участков жабр *Chelon ramada* (Caltran, Silan, 1996), наибольшую поверхность жаберных лепестков имеет II, затем I жаберные дуги, а наименьшую – IV. Задние полужабры II и I дуги, а затем III дуги имеют большие поверхности, чем передние полужабры этих дуг. Исследованные нами виды *Ligophorus* предпочитали локализоваться на жаберных дугах (I–III) с наибольшей поверхностью для прикрепления, но существенно большие их доли были представлены на передних полужабрах, которые по потенциальной площади для прикрепления моногеней меньше, чем задние. При этом, как отмечено выше, через эти участки жабр проходит наибольшей ток воды.

Таким образом, вероятно, оба фактора – и размер участка жабр, и сила тока воды через него – совместно определяют выбор лигофорусами места локализации. Ранее к таким же выводам пришли и другие авторы, изучавшие распределение жаберных моногеней (Wootten, 1974; Gutiérrez, Martorelli, 1999; Rubio-Godoy, 2008). При этом эти авторы отмечали, что если большинство особей какого-либо вида локализовалось на больших по площади и хорошо омываемых водой дугах, то здесь они предпочитали прикрепляться к участкам с меньшим током воды.

Возможно, первоначальное распределение личинок и постличиночных стадий по жаберным дугам и полужабрам носит пассивный характер и определяется силой тока воды через них. Однако по мере развития прикрепительных структур виды могут менять свою локализацию, выбирая участки с менее интенсивным током воды. Так, исследованные нами лигофорусы предпочитают локализоваться на проксимальных

участках жаберных лепестков I–III жаберных дуг, через которые в пределах этих дуг проходит наименьший ток воды.

В ряде работ (Mouillot et al., 2005; Šimková, Morand, 2008) было показано, что межвидовые взаимодействия, по-видимому, являются важным фактором, определяющим структуру сообществ моногеной рода *Dactylogyrus*. Для четырех из семи видов *Dactylogyrus*, паразитирующих на жабрах плотвы, было отмечено выравнивание их распределения на жаберных дугах в месяцы, когда отсутствовали три других вида (Koskivaara et al., 1992), хотя численность дактилогирусов в эти периоды также существенно уменьшалась. Однако изученное нами распределение *L. pilengas* и *L. llewellyni* по жабрам пиленгаса не зависело в значительной степени от присутствия второго вида из каждой пары.

Численность (ИИ) инфрапопуляций моногеной – важный фактор, который может оказывать влияние на их локализацию на разных участках жаберного аппарата рыб. В целом, можно было бы ожидать, что при низкой численности паразитов их распределение будет более неравномерно и будет иметь случайный характер, тогда как при увеличении интенсивности инвазии моногеной будут занимать большее пространство жабр и будут распределяться более равномерно. Однако, несмотря на то что такая тенденция наблюдалась в нашем исследовании, она не была значительна и не приводила к увеличению доли лигофорусов на тех участках жабр, на которых они встречаются редко. Таким образом, общий характер встречаемости изученных видов *Ligophorus* на жабрах кефалей не зависел от численности их инфрапопуляций, но при увеличении интенсивности инвазии практически для всех видов отмечена тенденция к выравниванию их распределения на тех участках жабр, на которых они предпочитают локализоваться. Эти результаты согласуются с данными, ранее полученными для других моногеной (Arme, Halton, 1972; Жарикова, 1986; Доровских, Матрохина, 1987; Buchmann, 1989; Koskivaara et al., 1992).

Вероятно, размер жаберного аппарата рыб будет оказывать влияние на локализацию паразитов на разных участках жабр, поэтому была проанализирована зависимость распределения лигофорусов на жабрах от размера хозяина. Наиболее значимо при увеличении размера пиленгаса менялись доли *L. pilengas* и *L. llewellyni* на разных полужабрах, с ростом рыбы доли обоих видов на передней полужабре существенно возрастали. Вероятно, такое перераспределение моногеной на участках жабр связано с неравномерным увеличением площади филламентов жаберных пластинок по мере увеличения размера рыб. Исследования структуры жабр *Chelon ramada* (Caltran, Silan, 1996) показали, что с увеличением размера рыб площадь передних полужабр I–III дуг растет интенсивнее, чем задних. Таким образом, при увеличении длины рыб отмечается рост доли лигофорусов на тех участках жабр, площадь которых в наибольшей степени положительно зависит от размера хозяина. Аналогичная зависимость была отмечена в распределении *Ancyrocephalus paradoxus*, большинство особей которого локализуется на истмусе жабр судака у рыб младших возрастов, а по мере роста хозяев увеличивается доля моногеной на IV и I жаберной дугах, площадь которых растет с возрастом (Старовойтов, 1986, 1989).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование поддержано темой гос. задания Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского, номер 121030100028-0. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герасев П.И., Старовойтов В.К. 1988. Распределение *Ancyrocephalus paradoxus* (Monogenea) по жабрам взрослых судаков *Stizostedion lucioperca* Куршского залива. Труды ЗИН АН СССР 171: 89–99. [Gerasev P.I., Starovoitov V.K. 1988. Distribution of *Ancyrocephalus paradoxus* (Monogenea) on the gills of adult pikeperch *Stizostedion lucioperca* of the Curonian Gulf. Trudy ZIN AN SSSR 171: 89–99. (in Russian)].
- Гусев А.В. 1983. Методика сбора и обработки материалов по моногенам, паразитирующих у рыб. Ленинград, Наука, 46 с. [Gusev A.V. 1983. Methods of collection and processing of materials on monogeneans parasitising fish. Leningrad, Nauka, 46 с. (In Russian)].
- Гусев А.В. 1985. Отряд Dactylogyridae. В кн.: Бауер О.Н. (ред.) Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2. Паразитические многоклеточные (первая часть). Ленинград, Наука, 15–251. [Gusev A.V. 1985. Order Dactylogyridae. In: Bauer O.N. (ed.) Keys to the parasites of freshwater fishes of the USSR fauna. V. 2. Metazoan parasites. Leningrad, Nauka, 15–251. (in Russian)].
- Догель В.А. 1949. Явление «сопряженных видов» у паразитов и эволюционное значение этого явления. Известия АН КазССР. Сер. Паразитология 7: 3–15. [Dogel V.A. 1949. The event of «co-occurring species» in parasites and the evolutionary significance of this phenomenon. Izvestiya AN KazSSR. Ser. Parasitologiya 7: 3–15. (in Russian)].
- Доровских Г.Н., Матрохина С.Н. 1987. Распределение некоторых видов паразитов на жабрах ерша. Паразитология 21 (1): 64–68. [Dorovskikh G.N., Matrokhina S.N. 1987. Distribution of some species of parasites on gills of ruff. Parazitologia 21 (1): 64–68. (in Russian)].
- Доровских Г.Н. 1991. Распределение *Dactylogyrus cordus* (Monogenea: Dactylogyridae) на жабрах ельца (*Leuciscus leuciscus* L.) в условиях нормоксии и гипоксии. Паразитология 25 (2): 163–167. [Dorovskikh G.N. 1991. Distribution of *Dactylogyrus cordus* (Monogenea: Dactylogyridae) on the gills of the dace, *Leuciscus leuciscus* L. under the conditions of normoxia and hypoxia. Parazitologia 25 (2): 163–167. (in Russian)].
- Жарикова Т.И. 1986. Влияние скорости течения на численность и локализацию паразитов рода *Dactylogyrus* Dies., 1850 (Monogenea). Труды Института биологии внутренних вод АН СССР 53/56: 185–194. [Zharikova T.I. 1986. Influence of flow velocity on the abundance and localisation of parasites of the genus *Dactylogyrus* Dies., 1850 (Monogenea). Trudy of the Institute of Biology of Inland Waters AN SSSR 53/56: 185–194. (in Russian)].
- Изюмова Н.А., Жарикова Т.И. 1982. О некоторых особенностях распределения *Dactylogyrus anchoratus* и *D. chranilowi* (Monogenoidea (Beneden) Bychowsky, 1937; Dactylogyridae Bychowsky, 1937) на жабрах карася, карпа и синца. Труды Института биологии внутренних вод АН СССР 46: 89–100. [Iziumova N.A., Zharikova T.I. 1982. On some peculiarities of distribution of *Dactylogyrus anchoratus* and *D. chranilowi* (Monogenoidea (Beneden) Bychowsky, 1937; Dactylogyridae Bychowsky, 1937) on the gills of goldfish, common carp and blue bream. Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod AN SSSR 46: 89–100. (in Russian)].
- 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. Морской экологический журнал 9 (1): 53–62. [Pronkina N.V., Dmitrieva E.V., Gerasev P.I. Distribution of two species of *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977 (Plathelminthes: Monogenea) on gill of *Liza aurata* (Risso, 1810) (Pisces: Mugilidae) from the Black Sea. Morskoy ekologicheskij zhurnal 9 (1): 53–62. (In Russian)].
- Старовойтов В.К. 1986. Особенности локализации *Ancyrocephalus paradoxus* (Monogenea) на судаке *Stizostedion lucioperca*. Паразитология 20 (6): 491–492. [Starovoitov V.K. 1986. Peculiarities of localization of *Ancyrocephalus paradoxus* (Monogenea) on the pike perch *Stizostedion lucioperca*. Parazitologia 20 (6): 491–492. (in Russian)].
- Старовойтов В.К. 1989. Распределение *Ancyrocephalus paradoxus* (Monogenea, Ancyrocephalidae) на жабрах судака. Паразитология 23 (1): 40–47. [Starovoitov V.K. 1989. Distribution of *Ancyrocephalus paradoxus* (Monogenea, Ancyrocephalidae) on the pike perch gills. Parazitologia 23 (1): 40–47. (in Russian)].

- Ясюк В.П. 1986. О некоторых особенностях распределения дактилогирусов и глосхийд двухстворчатых моллюсков на жабрах леща, плотвы и синца. В кн.: Экология и физиология рыб Куйбышевского водохранилища. Ульяновск, УГПИ им. И.Н. Ульянова, 129–135. [Yasyuk V.P. 1986. On some peculiarities of distribution of dactylogirids and glochidium of bivalve mollusks on gills of common bream, roach and blue bream. *Ekologiya i fiziologiya ryb Kuybyshevskogo vodokhranilishcha*. Ulyanovsk, I.N. Ulyanov USPI, 129–135. (in Russian)].
- Abu Samak O.A., Hassan S.H. 1998. Microhabitat and distribution of three monogenean parasites on the gills of the mugilid fish, *Liza ramada*. *Journal of the Egyptian-German Society of Zoology. Invertebrate Zoology & Parasitology* 26 (D): 273–283.
- Adams A.M. 1986. The parasite community on the gills of *Fundulus kansae* (Garman) from the South Platte River, Nebraska (USA). *Acta Parasitologica* 31: 47–54.
- Arme C., Halton D.W. 1972. Observations on the occurrence of *Declidophora merlangi* (Trematoda: Monogenea) on the gills of whiting, *Gadus merlangus*. *Journal of Fish Biology* 4 (1): 27–32. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1972.tb05649.x>
- Buchmann K. 1989. Microhabitats of monogenean gill parasites on European eel (*Anguilla anguilla*). *Folia Parasitologica* 36 (4): 321–329. <https://folia.paru.cas.cz/pdfs/fol/1989/04/06.pdf>
- Caltran H., Silan P. 1996. Gill filament of *Liza ramada*, a biotope for ectoparasites surface area acquisition using image analysis and growth models. *Journal of Fish Biology* 49: 1269 – 1279.
- Cerfontaine P. 1896. Contribution a l'étude des Octocotylides. *Archives de Biologie* 14 (3): 497–560.
- Dmitrieva E.V., Gerasev P.I., Gibson D.I., Pronkina N.V., Galli P. 2012. Descriptions and a morphological grouping of eight new species of *Ligophorus* Euzet & Suriano, 1977 (Monogenea: Ancyrocephalidae) from Red Sea mullets. *Systematic Parasitology* 81: 203–237. <https://doi.org/10.1007/s11230-011-9341-8>
- Dmitrieva E.V., Gerasev P.I., Pronkina N.V. 2007. *Ligophorus llewellyni* n. sp. (Monogenea: Ancyrocephalidae) from the redlip mullet *Liza haematocheilus* (Temminck & Schlegel) introduced into the Black Sea from the Far East. *Systematic Parasitology* 67 (1): 51–64. <https://doi.org/10.1007/s11230-006-9072-4>
- Euzet L., Sanfilippo D. 1983. *Ligophorus parvicirrus* n. sp. (Monogenea, Ancyrocephalidae) parasite de *Liza ramada* (Risso, 1826) (Teleostei, Mugilidae). *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 58 (4): 125–335. <https://doi.org/10.1051/parasite/1983584325>
- Euzet L., Suriano D.M. 1977. *Ligophorus* n. g. (Monogenea, Ancyrocephalidae) parasite des Mugilidae (Téléostéens) en Méditerranée. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série 3. Zoologie* 472: 799–821.
- Hanek G., Fernando C.H. 1978. Spatial distribution of gill parasites of *Lepomis gibbosus* (L.) and *Ambloplites rupestris* (Raf.). *Canadian Journal of Zoology* 56 (6): 1235–1240. <https://doi.org/10.1139/z78-175>
- Gutiérrez P.A., Martorelli S.R. 1994. Seasonality, distribution, and preference sites of *Demidosperrnus valenciennesi* (Monogenea: Ancyrocephalidae). *Research and Reviews in Parasitology* 54 (4): 259–261
- Gutiérrez P.A., Martorelli S.R. 1999. Hemibranch preference by freshwater monogeneans a function of gill area, water current, or both? *Folia Parasitologica* 46 (4): 263–266. <https://folia.paru.cas.cz/pdfs/fol/1999/04/04.pdf>
- Koskivaara M., Valtonen E.T., Vuori K.M. 1992. Microhabitat distribution and coexistence of *Dactylogyrus* (Monogenea) on the gills of roach. *Parasitology* 104 (2): 273–281. <https://doi.org/10.1017/S0031182000061710>
- Kumar R., Madhavi R., Sailaja B. 2016. Spatial distribution of ectoparasites on the gills of the mullet, *Liza macrolepis*: the effects of pollution. *Journal of Parasitic Diseases* 41 (1): 40–47. <https://doi.org/10.1007/s12639-015-0746-1>
- Mouillot D., Simkova A., Morand S., Poulin R. 2005. Parasite species coexistence and limiting similarity: a multiscale look at phylogenetic, functional and reproductive distances. *Oecologia* 146: 269–278.
- Paling J.E. 1968. A method of estimating the relative volumes of water flowing over the different gills a freshwater fish. *Journal of Experimental Biology* 48 (3): P. 533–544.
- Paling J.E. 1969. The manner of infection of trout gill by the monogenean parasites *Discocotyle sagittata*. *Journal of Zoology* 159(3): 293–309. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1969.tb08450.x>
- Rubio-Godoy M. 2008. Microhabitat selection of *Discocotyle sagittata* (Monogenea: Polyopisthocotylea) in farmed rainbow trout. *Folia Parasitologica* 55(4): 270–276. <https://doi.org/10.14411/fp.2008.035>
- Šimková A., Morand S. 2008. Co-evolutionary patterns in congeneric monogeneans: a review of *Dactylogyrus* species and their cyprinid hosts. *Journal of Fish Biology* 73: 2210–2227. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02064.x>
- Wootton R. 1974. The spatial distribution of *Dactylogyrus arnphibothrinrn* on the gills of ruife *Gyinnocephalus cernna* and its relation to the relative amounts of water passing over the parts of the gills. *Journal of Helminthology* 48 (3): 167–174. <https://doi.org/10.1017/S0022149X00022793>

THE DISTRIBUTION OF MONOGENEANS OF THE GENUS *LIGOPHORUS*
ON GILLS OF THE SOIUY MULLET *PLANILIZA HAEMATOCEILUS*

N. V. Pronkina, E. V. Dmitrieva

Keywords: Monogenea, *Ligophorus*, congeners, distribution on gills, infrapopulation number, fish size

SUMMARY

The distribution on the host gills of three monogenean species of *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977, parasitising soiuy mullet *Planiliza haematocheilus* (Temminck & Schlegel, 1845) in the Black and Azov seas was studied. Specimens of *L. pilengas* and *L. llewellyni* prefer to localize on the same gill sites, namely, I–III gill arches and their medial sectors. The third species, *L. kaohsianghsieni*, was distributed on the gills more crowdedly, with about 80% of its specimens being present on II gill arch, occurring on the medial and ventral sectors approximately equally. In general, most monogeneans were found on the largest in area and well-watered gill arches and sectors, as well as the anterior hemibranchies, however within these areas they preferred to attach to proximal half of filaments with less amount of water current. The presence of congeners on gills had no significant effect on the distribution of *L. pilengas* and *L. llewellyni*. Increasing infrapopulation number resulted in a more uniform distribution of monogeneans on gills; their proportion upsurges significantly on the faster growing anterior hemibranchs as fish size increased.