АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Том LXIV

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

2

МОСКВА · 1985

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1985, том LXIV, вып. 2

УДК 595.373.1 : 592/599 : 001.4

О СИСТЕМЕ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ИЗОПОД ПОДОТРЯДА FLABELLIFERA

В. В. АВДЕЕВ

Дан анализ существующих классификаций паразитических изопод подотряда Flabellifera. Установлено, что принимавшееся ранее таксономическое положение ряда родов не соответствует экологической классификации изопод со стационарным паразитизмом. Предложена система паразитических Flabellifera, в которой учитывается характер паразитизма.

К настоящему времени известно пять вариантов системы паразитических изопод подотряда Flabellifera (см. табл. 1). Однако ни один из них не стал общепризнанным. Взгляды карцинологов совпадают только относительно разделения по морфологическим особенностям изопод с временным и стационарным паразитизмом на две самостоятельные группы.

Нет единого мнения по составу и таксономическому рангу отдельных систематических групп изопод со стационарным паразитизмом. Одни авторы придерживаются классификации, которую предложил Дана (Dana, 1852). В ней все изоподы со стационарным паразитизмом объединены в одно семейство Cymothoidae независимо от того, являются они эктоили мезопаразитами. Другие авторы в своих работах придерживаются классификации, опубликованной в серии монографий Шиедте и Майнертом (Schioedte, Meinert, 1879—1884), где паразитические Flabellifera представлены четырьмя семействами (см. табл. 1). Впоследствии семейство Saophridae было ликвидировано Стеббингом (Stebbing, 1893) — единственный его род *Saophra* сведен этим автором в синоним рода *Lobothorax* Bleeker, 1857 и тем самым восстановлена валидность последнего.

В предложенной Шиедте и Майнертом системе из состава семейства Aegidae были исключены свободноживущие равноногие подсемейства Cirolaninae (ныне семейство Cirolanidae) и оставлены только представители с временным паразитизмом. Все изоподы со стационарным паразитизмом вошли в состав нового семейства Anilocridae и уже известного Cymothoidae. При этом в первое семейство вошли эктопаразитические (за исключением родов *Asotana*, *Braga* и *Olencira*, о чем более подробно будет сказано ниже), во второе — мезопаразитические. Было пересмотрено систематическое положение родов в пределах семейства Cymothoidae, которое Шиедте и Майнерт представили тремя подсемействами (табл. 1).

Несмотря на то, что система паразитических изопод подотряда Flabellifera, предложенная Шиедте и Майнертом, признается не всеми, на наш взгляд, она заслуживает особого внимания. В ней авторы приводят не только подробное морфологическое обоснование надвидовых таксонов, но и высказывают мнение об экологической обособленности некоторых из них. Остальные классификации не сопровождаются какими-либо обоснованиями ни со стороны их авторов, ни со стороны тех, кто впоследствии придерживался этих систем. Это вносит определенные труд-

Таблица 1

Варианты классификации паразитических изопод подотряда Flabellifera, предложенные различными авторами

Авторы	Семейства	Подсемейства	Роды
Dana (1852)	Aegidae	Aeginae	*Aega, Rocinela*
	Cymothoidae	Cymothoinae	*Anilocra, Ceratothoa, Cymothoa, Lironeca* и др.
Schioedte, Meinert (1879—1884)	Aegidae	Ourozeuktinae	*Ourozeuktes*
		Aegathoinae	*Aegathoa, Aega, Rocinela, Alitropus*
	Saophridae		*Saophra*
	Anilocridae		*Anilocra, Asotana, Braga, Nerocila, Olencira* и др.
	Cymothoidae	Ceratothoinae	*Ceratothoa, Glossobius, Cteatessa, Emetha* и др.
		Cymothoinae	*Cymothoa, Ichthyoxenus, Telotha, Enispa* и др.
		Lironecinae	*Lironeca, Artystone, Ourozeuktes, Irona* и др.
Stebbing (1893)	Aegidae		*Aega, Alitropus, Rocinela, Syscenus*
	Cymothoidae		*Anilocra, Lironeca, Aegathoa, Lobothorax* (=Saophra) и др.
Thielemann (1910)	Aegidae		*Aega, Rocinela*
	Cymothoidae	Anilocrinae	*Nerocila*
		Ceratothoinae	*Ceratothoa* (=*Codonophilus*) *, *Rhexanella*
		Cymothoinae	*Cymothoa*
		Lironecinae	*Lironeca, Irona*
Nierstrasz (1931)	Cymothoidae	Cymothoinae	*Nerocila, Cymothoa, Lironeca, Ceratothoa* (=Meinertia) и др.
		Aeginae	*Aega*

* Согласно закону приоритета, валидным является название *Ceratothoa* Dana, 1852, а *Codonophilus* Haswell, 1880 должно рассматриваться как его младший синоним (Bowman, 1978).

ности в их оценку. В связи с отсутствием единого мнения о классификации изопод со стационарным паразитизмом возникает необходимость критически пересмотреть предложенную Шиедте и Майнертом систему.

При оценке таксономической значимости признаков, используемых этими авторами в классификации паразитических изопод, мы руководствовались концепцией Северцова (1939), что эволюция — приспособи-

Таблица 2

Сопоставление классификаций Flabellifera со стационарным паразитизмом — таксономической (по Schioedte, Meinert, 1879—1884) и экологической (по современным данным)

Классификация Шиедте и Мейнерта			Экологические группы (по локализации)		
				мезопаразитическая	
семейство	подсемейство	род	эктопаразитическая	жаберно-ротовая	зооцецидная
Saophridae		*Saophra*	*Amblycephalon, Anilocra, Lathraena, Nerocila, Pleopodias, Plotor, Renocila, Rosca*	*Agarna, Asotana*, Braga*, Catoessa, Ceratothoa, Cinusa, Cteatessa, Cterissa, Cymothoa, Elthusa, Emetha, Enispa, Glossobius, Idusa, Irona, Isonebula, Joryma, Lironeca, Livonectus, Lobothorax, Mothocya, Olencira*, Paracymothoa, Philostomella, Pseudirona, Rhexanella, Rhiotra, Telotha, Tetragonocephalon*	*Artystone*, Ichthyoxenus*. Ourozeuktes*, Riggia*
Anilocridae		*Anilocra Asotana*, Braga*, Lathraena, Nerocila, Plotor, Olencira**			
Cymothoidae	Ceratothoinae	*Ceratothoa, Cteatessa, Emetha, Glossobius, Rhexanella*			
	Cymothoinae	*Catoessa, Cinusa, Cymothoa, Enispa, Ichthyoxenus*, Rhiothra, Telotha*			
	Lironecinae	*Agarna, Artystone*, Cterissa, Elthusa, Idusa, Irona, Lironeca Ourozeuktes**			

* Роды, таксономическое положение которых по классификации Шиедте, Майнерта не соответствуют экологической классификации паразитических Flabellifera.

тельный процесс, так что «... все активные и большинство пассивных органов животных эволюируют в качестве полезных образований, т. е. как приспособительные признаки» (стр. 255). При этом мы учитывали, что «... различия в использовании условий среды, различие в занимаемой адаптивной зоне обусловливают ширину и четкость разрыва между таксонами» (Майр, 1971, стр. 269).

Становление стационарного паразитизма у изопод шло по пути эктопаразитизма (специализации к поверхности тела рыб) и мезопаразитизма (специализации к жаберно-ротовой полости рыб или образованию зооцецидия в стенке тела хозяев) (Авдеев, 1981, 1981а). Процесс идиоадаптаций к различным локализациям в конечном итоге привел к образованию трех строго специализированных групп изопод, представляющих отдельные экологические группы. Морфо-физиологические приспособления у этих изопод обнаруживают не только экологическую, но и определенную морфологическую обособленность. Сложившиеся представления о путях экологической эволюции паразитических изопод подотряда Flabellifera, кроме того, находятся в некотором несоответствии с классификацией Шиедте и Майнерта; это наглядно видно при сравнении с ней экологической классификации (т. е. классификации по экологическим особенностям) изопод со стационарным паразитизмом (см. табл. 2). Изоподы четырех из семи родов семейства Anilocridae относятся к эктопаразитической группе, остальные (роды *Asotana, Braga, Olencira*) — к жаберно-ротовым паразитам. Подавляющее число представителей семейства Cymothoidae (17 родов) относятся к жаберно-ротовой группе. Три

рода (*Ichthyoxenus*, *Artystone*, *Ourozeuktes*) входят в группу изопод, образующих зооцецидий.

Несоответствие между таксономической и экологической классификациями противоречит представлению Шиедте и Майнерта (Schioedte, Meinert, 1879) о приуроченности паразитических изопод к местам обитания на хозяине. Ими в водной части первой монографии отмечено, что изоподам семейства Anilocridae свойственно паразитирование на поверхности тела рыб, а семейству Cymothoidae — в жаберно-ротовой полости. Однако, как мы видим, в классификации, предложенной этими авторами, полного отражения этот вывод не получил.

Заслуживает внимания еще один факт, указывающий на несоответствие систематического положения двух из трех указанных выше родов анилокрид экологической классификации паразитических изопод. В отличие от остальных изопод семейства Anilocridae, которые входят в морской фаунистический комплекс, изоподы родов *Asotana* и *Braga* паразитируют в жаберно-ротовой полости строго пресноводных рыб и являются эндемиками Южной Америки. Как известно (Авдеев, 1984), этот район — один из центров распространения паразитических Flabellifera пресноводного фаунистического комплекса, который, если не считать рассматриваемых анилокрид, представлен изоподами семейства Cymothoidae. В Южной Америке распространены цимотоиды эндемичных родов *Phylostomella*, *Telotha*, *Paracymothoa*, *Artystone* и *Riggia*. Изоподы первых трех родов локализуются только в жаберно-ротовой полости, остальные — в зооцецидии.

Становление эктопаразитизма и мезопаразитизма у изопод подотряда Flabellifera связано с освоением разных адаптивных зон. Поэтому проникновение вида-основателя в жаберно-ротовую полость рыб должно определять общность строения его потомков — современных изопод с данной локализацией. Следовательно, локализация анилокрид родов *Asotana*, *Braga* и *Olencira* в жаберно-ротовой полости рыб, где обитают цимотоиды, ставит под сомнение их систематическое положение в семействе Anilocridae. Это делает необходимым пересмотр оценки адаптивного значения признаков, используемых в диагнозах семейств Anilocridae и Cymothoidae, с тем чтобы судить, какие из них действительно разграничивают указанные таксоны.

Из характеристики обоих семейств, приведенных в работах Шиедте и Майнерта, видно, что как у анилокрид, так и у цимотоид глаза могут быть отчетливо или слабо выражены, антенны не разделяются на стебелек и жгутик, брюшко в основном сегментировано. Некоторые отличия в соотношении длины I и II антенн и степени уплощения их члеников не могут быть использованы в разделении семейств, так как носят характер частных адаптаций. Единственным морфологическим признаком, дифференцирующим эктопаразитических и мезопаразитических изопод, является степень развития дактилоподита переоподов. Большое таксономическое значение этого признака определено природой его адаптивного значения.

Формирование различных типов паразитизма у изопод подотряда Flabellifera нашло отражение в филогенетическом изменении тех органов, функции которых так или иначе затрагивались при адаптации равноногих к различным биотопам. Одной из таких функций была функция крепления, осуществляемая переоподами.

Как мы ранее отмечали (Авдеев, 1981), у эктопаразитических изопод функция крепления полностью осуществляется переоподами. В результате у этих органов (особенно у I—III переоподов) сформировался длинный, сильно изогнутый и заостренный последний членик — дактилоподит. Значительно меньше роль переоподов в креплении мезопаразитических изопод, локализующихся в жаберно-ротовой полости, где нет необходимости в таком же прочном креплении, как у анилокрид, так как

давление встречных потоков воды значительно ослаблено. Дактилоподиты переоподов у таких изопод намного короче и толще. Полная утрата переоподами роли крепления наблюдается у мезопаразитических изопод, образующих зооцецидий в теле рыб. Специфические условия обитания (плотное облегание тела паразита стенкой зооцецидия) у этих изопод привели к субституции функции крепления, т. е. переходу ее от переоподов к телу. В результате дактилоподиты у изопод зооцецидия значительно редуцированы, особенно у последней пары переоподов.

Таким образом, разграничение эктопаразитических и мезопаразитических изопод как разных систематических групп оправдано по рассматриваемому признаку. Существует еще ряд морфо-физиологических признаков с большим таксономическим весом, который не был учтен Шиедте и Майнертом. На их адаптивном значении мы остановимся несколько ниже.

Обращаясь к работам ряда авторов (Schioedte, Meinert, 1881; Richardson, 1905, 1911; Van Name, 1936 и др.), где приводятся подробные описания и рисунки изопод родов *Asotana*, *Braga* и *Olencira*, систематическое положение которых спорно, видно, что переоподы у видов первых двух родов такие же, как у цимотоид, локализующихся в жаберно-ротовой полости. У них также дактилоподит значительно короче (не длиннее проподита) и толще, чем у эктопаразитических изопод. Что касается переоподов у изопод единственного вида последнего рода — *O. praegustator* (Latrobe, 1802),— которые по строению аналогичны переоподам анилокрид, то здесь мы имеем конвергентное сходство.

Подобный случай нами был рассмотрен ранее (Авдеев, 1982) на примере цимотоид рода *Glossobius*. Специализация этих изопод к скоростным рыбам (летучие рыбы, барракуды) привела к формированию несколько иных условий в жаберно-ротовой полости хозяев. Высокая скорость потока, проходящего через ротовую полость, создает условия, близкие к таковым на поверхности тела рыб. Такие условия обитания имеет *O. praegustator* в ротовой полости атлантических сельдей рода *Brevoortia*, к которым этот вид изопод строго приурочен. Тело у них такое же, как у изопод рода *Glossobius*,— узкое и удлиненное.

Наличие трех выемок на переднем крае I грудного сегмента, по всей очевидности, как и переоподы, послужило Шиедте и Майнерту основанием для отнесения *O. praegustaror* к семейству Anilocridae. Однако этот признак не может быть использован в разделении анилокрид и цимотоид, так как, например, у типично эктопаразитических изопод родов *Rosca* и *Pleopodias* передний край I грудного сегмента широко вогнут, что свойственно и ряду цимотоид. Таким образом, становится очевидным, что роды *Asotana*, *Braga* и *Olencira* должны относиться к таксону, объединяющему изопод жаберно-ротовой полости рыб.

Прежде чем рассмотреть состав, таксономический ранг и субординацию отдельных систематических групп изопод со стационарным паразитизмом, необходимо отметить, что эти равноногие, как известно, имеют ряд морфо-физиологических признаков, четко дифференцирующих их от временных паразитических изопод семейства Aegidae (см. табл. 3). Помимо отличий в ротовых придатках, для них характерно отсутствие щетинок на плеоподах, уроподах и плеотельсоне, а также наличие всех переоподов цепляющегося типа (у эгид только I—III переоподы цепляющиеся, остальные ходильные). Таким образом, изоподы с временным (Aegidae) и стационарным (Cymothoidae) паразитизмом представляют таксоны равной категории (см. табл. 4).

Учитывая, что эктопаразитизм и мезопаразитизм у изопод семейства Cymothoidae — это два независимых направления в эволюции равноногих по пути стационарного паразитизма, приведших к образованию двух экологически и морфологически обособленных групп цимотоид, становится очевидной обоснованность разделения их на подсемейства Anilo-

Таблица 3

Диагностические признаки таксонов паразитических изопод подотряда Flabellifera

Таксоны	Признаки		
	морфологические	экологические	
		тип паразитизма	локализация
Семейство Aegidae Dana, 1852	Щупик ногочелюстей содержит 2—5 члеников. I и II антенны дифференцированы на стебелек и жгутик. I—III переоподы цепляющиеся, IV—VII переоподы ходильные. Плеотельсон, плеоподы и уроподы с щетинками	Временные облигатные паразиты	Нет строгой приуроченности
Семейство Cymothoidae Dana, 1852	Щупик ногочелюстей состоит из 2 члеников. I—II антенны не дифференцированы на стебелек и жгутик. I—VII переоподы цепляющиеся. Плеотельсон, плеоподы и уроподы без щетинок	Стационарные паразиты	
Подсемейство Cymothoinae Dana, 1852	Тело более или менее выпуклое. Покровы мягкие, серовато-желтой окраски. Плеоподы с хорошо развитым дополнительным жаберным придатком	Мезопаразиты	
Триба Cymothoini Dana, 1852	Брюшной отдел равен грудному или немного у́же. Дактилоподит переоподов толстый, равен карпоподиту или немного длиннее		Жаберно - ротовая полость рыб
Триба Ichthyoxenini Avdeev	Брюшной отдел намного у́же грудного. Дактилоподит переоподов намного меньше карпоподита (особенно у последней пары)		Зооцецидий в стенке тела рыб
Подсемейство Anilocrinae Schioedte et Meinert, 1881	Тело уплощенное. Покровы твердые, зеленовато-желтые или светло-коричневые. Дактилоподит переоподов длиннее карпоподита, тонкий и сильно изогнутый. Плеоподы со слабо развитым дополнительным жаберным придатком	Эктопаразиты	Поверхность тела рыб и кальмаров

crinae и Cymothoinae. Дополнительно к морфо-физиологическим особенностям, дифференцирующим оба подсемейства (см. табл. 3), в группу признаков входят оостегиты, которые у мезопаразитических изопод тонкие и слабо прикреплены к коксальным пластинкам, а у эктопаразитических — крепкие и прочно прикреплены (Авдеев, 1981).

В свою очередь разделение мезопаразитических изопод подсемейства Cymothoinae на жаберно-ротовой и зооцецидный типы, которые также экологически и морфологически хорошо обособлены, дает основание сделать следующий шаг по нисходящей в иерархической классификации — выделению триб Cymothoini и Ichthyoxenini (см. табл. 4). В состав первой трибы входят роды цимотоид, которые в таксономической классификации Шиедте и Майнерта относятся к подсемействам Ceratothoinae, Cymothoinae и Lironecinae. Паразитирование цимотоид указанных подсемейств в одной и той же адаптивной зоне (жаберно-ротовой полости) делает необходимым дать оценку адаптивного значения их признаков с тем, чтобы решить, насколько реально существование этих систематических групп в пределах трибы Cymothoini.

Таблица 4

Классификация паразитических изопод подотряда Flabellifera, предлагаемая в настоящей статье

Семейства	Подсемейства трибы	Роды (число видов)	Характер паразитизма
Aegidae		*Aega* (66?), *Alitropus* (1), *Barybrotes* (1), *Rocinela* (27), *Syscenus* (1)	Временные экто- или мезопаразиты без строгой приуроченности
Cymothoidae			Стационарные паразиты
	Anilocrinae	*Amblicephalon* (1), *Anilocra* (29), *Lathraena* (1), *Nerocila* (43?), *Pleopodias* (2), *Plotor* (2), *Renocila* (9), *Rosca* (1)	Эктопаразиты
	Cymothoinae		Мезопаразиты
	Cymothoini	Группа родов: *Agarna* (1), *Asotana* (1), *Braga* (5), *Catoessa* (1), *Cinusa* (1), *Cterissa* (3), *Cymothoa* (26), *Elthusa* (1), *Enispa* (1), *Idusa* (5), *Irona* (7), *Isonebula* (1), *Joryma* (4), *Lironeca* (42?), *Livonectus* (1), *Mothocya* (1), *Olencira* (1), *Paracymothoa* (2), *Philostomella* (1), *Pseudirona* (1), *Rhiotra* (1), *Telotha* (3), *Tetragonocephalon* (1)	Паразиты жаберно - ротовой полости
		Группа родов: *Ceratothoa* (21), *Cleatessa* (1), *Emetha* (1), *Glossobius* (2), *Lobothorax* (1), *Rexanella* (1)	
	Ichthyoxenini	*Artystone* (1), *Ichthyoxenus* (4), *Ourozeuktes* (1), *Riggia* (3)	Паразиты, образующие зооцецидий

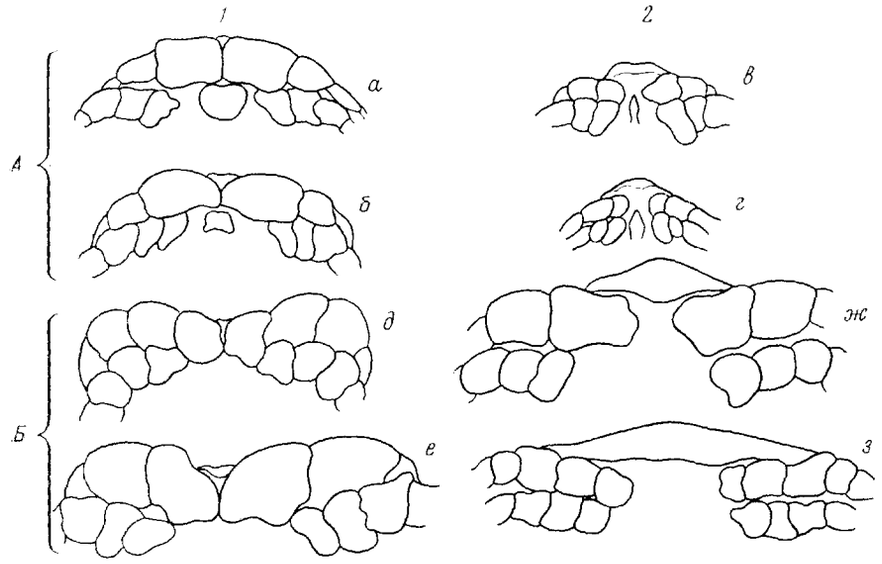
Изучение материала по цимотоидам родов *Ceratothoa*, *Cterissa*, *Cymothoa*, *Emetha*, *Glossobius*, *Ichtyoxenus*, *Irona*, *Lironeca*, *Mothocya*, *Ourozeuktes* показало, что из всех признаков, приводимых в диагнозах вышеуказанных подсемейств Шиедте и Майнерта, только по расположению базальных члеников I антенн относительно друг друга изопод жаберно-ротовой полости можно разделить на две группы. У одной группы цимотоид базальные членики соприкасаются, а у другой — расположены на том или ином расстоянии друг от друга (см. рисунок). В состав первой группы входят изоподы подсемейства Ceratothoinae, а во вторую — представители подсемейств Cymothoinae и Lironecinae.

Объединение цимотоид двух последних подсемейств в одну группу находится в соответствии с одной весьма примечательной, на наш взгляд, особенностью, указывающей на их близкую родственную связь. Как видно из табл. 2 и 4, из состава этих подсемейств нами выведены и включены в трибу Ichthyoxenini цимотоиды родов *Ichtyoxenus*, *Artystone* и *Ourozeuktes*, образующие зооцецидий у рыб. Среди них изоподы первых двух родов являются соответственно представителями двух современных пресноводных фаун цимотоид — азиатской и южно-американской. Пресноводные фауны цимотоид в Азии и Южной Америке возникли от общего морского предка, близкого по морфологии к современному роду *Lironeca* (Авдеев, 1982б; Авдеев, 1984).

Тенденция проникновения изопод подсемейств Cymothoinae и Lironecinae в пресные воды наблюдается и в настоящее время. Известны случаи регистрации морских видов родов *Cymothoa* и *Lironeca* на не строго пресноводных рыбах (Авдеев, 1984). В то же время до сих пор не известны случаи паразитирования на пресноводных рыбах цимотоид под-

семейства Ceratothoinae. Наоборот, среди этих изопод, в отличие от остальных цимотоид жаберно-ротового типа, паразитирующих в основном на неритических рыбах, мы видим примеры специализации к рыбам открытых вод океана. К таким относятся цимотоиды родов *Glossobius* и *Cleatessa*, хозяевами которых являются представители родственных отрядов Beloniformes и Mugiliformes. По всей очевидности, история возникновения подсемейства Ceratothoinae связана в той или иной степени со становлением ихтиофауны открытого океана.

Касаясь адаптивного значения того или иного расположения базальных члеников I антенн, необходимо отметить, что у изопод семейства Aegidae, как и у цимотоид, антенны соприкасаются или не соприкасаются. Представителям рода *Aega* свойственно плотное прилегание базальных члеников, а у рода *Rocinela* они расположены на расстоянии друг от друга (см. рисунок). Это показывает, что при переходе изопод



Расположение базальных члеников антенн I у паразитических изопод подотряда Flabellifera (по нашим данным): *1* — базальные членики соприкасаются, *2* — не соприкасаются; *А* — Aegidae (*а* — *Aega deshaysina*, *б* — *A. serripes*, *в* — *Rocinela angustata*, *г* — *R. singnata*); *Б* — Cymothoidae (*д* — *Glossobius impressus*, *е* — *Ceratothoa trigonocephala*, *ж* — *Lironeca neocytlus*, *з* — *Cymothoa bychowskyi*)

от временного к стационарному паразитизму отмеченные особенности в расположении базальных члеников I антенн остались без изменений. Этот признак коррелятивно не связан с органами, подвергшимися адаптивным изменениям при переходе равноногих к паразитизму. Поэтому для изопод со стационарным паразитизмом рассматриваемый признак имеет малую диагностическую ценность. В этой связи целесообразно выделение в пределах трибы Cymothoini двух неформальных групп родов (см. табл. 4).

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. В., 1981. Равноногие ракообразные семейства Cymothoidae — мезопаразиты рыб.— Зоол. ж., *60*, 8, 1160—1167.— 1981а. К вопросу о становлении мезопаразитизма у равноногих ракообразных в пределах подотряда Flabellifera.— Там же. 12, 1769—1773.— 1982. Некоторые эколого-географические особенности равноногих ракообразных рода *Glossobius* — паразитов рыб эпипелагиали Мирового океана.— Биология моря, *3*, 65—67.— 1982а. Особенности географического распространения и история формирования фауны морских изопод сем. Cymothoidae s. str.— Паразитология, *16*, 1, 69—77.— 1984. Особенности географического распространения

пресноводных изопод семейства Cymothoidae s. str. в связи с историей возникновения карпообразных.— Зоол. ж., *62*, 1, 34—41.
Майр Э., 1971. Принципы зоологической систематики.— М.: Мир, 1—454.
Северцов А. Н., 1939. Морфологические закономерности эволюции.— М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1—610.
Bowman T. E., 1978. Nomenclatural problems in the cymothoid isopod genera *Ceratothoa, Codonophilus, Glossobius* and *Meinertia* — their solution by applying the law of priority.— Crustaceana, *34*, 2, 217—219.
Dana J. D., 1852. On the classification of the Crustacea Choristopoda or Tetradecapoda.— Amer. J. Sci., *14*, 297—316.
Nierstrasz H. F., 1931. Die Isopoden der Siboga-Expedition, III. Isopoda genuina, II, Flabellifera.— Siboga-Expeditie, *32c*, 132—233.
Richardson H., 1905. A monograph on the isopods of North America.— Bull. U. S. Natn. Mus., *54*, 1—727.— 1911. Description d'un nouvel Isopode du genre *Braga* provenant d'une rivière de l'Amerique du sud.— Bull. Mus. Hist. nat., *17*, 3, 94—96.
Schioedte J. C., Meinert F., 1879—1884. Symbolae ad monographiam Cymothoarum Crustaceorum Isopodum Familiae. Naturhist. Tiddiskr., *3* (1879), 12, 321—414; 3 (1881), 13, 1—166; 3 (1883), 13, 13, 281—378; *3*, (1884), 14, 221—454.
Stebbing T. R., 1893. A history of Crustacea. Recent Malacostraca.— The International Scientific Series, *74*, 1—466.
Thielemann M., 1910. Beiträge zur Kenntnis der Isopoden-fauna Ostasiens.— Abhandl. math. phys. Klass d. K. Bayer. Akademie der Wissensch., *2*, 1—110.
Van Name W. G., 1936. The American land and fresh-water Isopoda Crustacea.— Bull. Amer. Mus. nat. Hist., *71*, 22—508.
ТИНРО (Владивосток)
Поступила в редакцию 24 мая 1983 г.

ON THE SYSTEM OF PARASITIC ISOPODS OF THE SUBORDER FLABELLIFERA

V. V. AVDEEV

Pacific Research Institute of Fisheries and Oceanography (Vladivostok)

Summary

The previously accepted taxonomic status of the genera *Asotana, Braga* and *Oleneira* does not correspond to the ecological classification of isopods with the stationary parasitism. The estimate of the adaptive importance of the features used by Schioedte and Meiner (1879—1884) in classifying parasitic isopods of the suborder Flabellifera has been reconsidered. A system of parasitic Flabellifera has been proposed with allowance made for the parasitism character. It is represented by two families (Aegidae, Cymothoidae), two subfamilies (Anilocrinae, Cymothoinae) and two tribes (Cymothoini, Ichthyoxenini).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1985, том LXIV, вып. 2

УДК 595.425 Scutacaridae sp. n.

НОВЫЕ ВИДЫ КЛЕЩЕЙ СЕМЕЙСТВА SCUTACARIDAE (TARSONEMINA, TROMBIDIFORMES) ИЗ ЕГИПТА

В. Д. СЕВАСТЬЯНОВ, С. М. АБУ-КУРАХ

В Арабской Республике Египет (губернаторство Минуфия, у г. Шибин-эль-Ком) в почве под апельсином обнаружены *Heterodispus aegyptiacus* sp. n., *H. osmani* sp. n., *Imparipes elbanbyi* sp. n., *Scutacarus foaadi* sp. n.; под картофелем обитает *Imparipes nataliae* sp. n.; под хлопчатником — *I. elmarzoukyi* sp. n. и *Scutacarus shereefi* sp. n.; под просом (*Panicum tergiolum*) —*S. elbatanounae* sp. n.; под пшеницей — *S. shibinensis* sp. n.; в почве под кукурузой — *S. mays* sp. n.

В коллекции клещей Саид Мухамед Абу-Кураха, собранной в почве агроценозов Арабской Республики Египет (Abo-Korah, 1979, 1980; Abo-Korah et al., 1982), авторами настоящего сообщения обнаружено 10 новых видов клещей.

При описании видов сохранена терминология предыдущих публикаций (Севастьянов, 1978), лишь щетинки на всех конечностях обозначены прописными буквами латинского алфавита. Все виды клещей описаны по самкам. Остальные стадии их развития неизвестны. Рисунки, приведенные в статье, выполнены С. М. Абу-Курахом.

Голотипы хранятся на кафедре зоологии беспозвоночных Одесского университета, паратипы — на сельскохозяйственном факультете Минуфийского университета (г. Шибин-эль-Ком, АРЕ).

Heterodispus aegyptiacus Sevastianov et Abo-Korah, sp. n.

(рис. 1, *1—4*)

Материал. 12 ♀♀ (голотип — препарат № 176), 13.XII 1977, в почве под апельсиновым деревом у г. Шибин-эль-Ком.

Описание самки. Длина 297, ширина 168 мкм. Покровы желтые, гладкие. Поясничные и крестцовые щетинки ланцетовидно расширены, в густом опушении. *Hi*, *He*, *Do* игловидные, гладкие. *Sai*, *Sae*—самые короткие, *Hi*, *He*, *Lui* — самые длинные щетинки спинной стороны тела. *Do* и *Lue* едва короче *Lui*, вершины последних не выходят за края тела (рис. 1, *1*). *Cxe* II более чем в 1,5 раза длиннее *Cxi* I и *Cxi* II. *Pri* длиннее *Pre*, последнее короче, но тоньше равных аксиллярных щетинок. *Poi* равны или даже короче *Pri*. *Poe* — самая длинная щетинка брюшной стороны тела, равна 1,3 *Pre*. Три пары каудальных щетинок. *Ci* длиннее *Cm*, последние в 2 раза длиннее *Ce*. Расстояние между основаниями *Ce* и *Cm* длиннее *Cm* (рис. 1, *2*). Щетинка *J* на лапке I длиннее лапки. Вершина конусовидного соленидия I заходит за основание щетинки *i*. (рис. 1, *3*). Щетинки *A* и *C* на вертлугах и бедрах IV в 3,5 раза короче щетинки *L* на голени; *S* и *R* на лапке короче длины лапки IV (рис. 1, *4*).

Систематические замечания. Наличием коготка на лапке I, неравными постстернальными щетинками, примерно равными неопушенными *Hi*, *He*, *Do* сближается с *H. pubescens* Mahunka, 1969. Отличается от него размерами *Pri*, *Poi*, равными аксиллярными щетинками, пропорциями щетинок на конечностях.

V.V. Avdeev 1985 On the system of parasitic isopods of the suborder Flabellifera. Zoologicheskii Zhurnal 64(2):217-225.

Abstract. The existing classification of parasitic isopods of the suborder Flabellifera is reviewed. It is apparent that the accepted taxonomic position of one set of genera is not in accord with an ecological classification of isopods with stationary parasitism. A system for the parasitic Flabellifera is proposed in which the nature of the parasitism is taken into account.

At the present time there are five known variants of the system of parasitic isopods of the suborder Flabellifera (Table 1). However, not one of these has been generally accepted. The views of carcinologists coincide only in regard to the division according to morphological specializations of the isopods with temporary and stationary parasitism into two distinct groups.

There is no unity of opinion on the composition and taxonomic ranks of the various systematic groups of isopods with stationary parasitism. One author who proposed a classification was Dana (1852). Here all the isopods with stationary parasitism were united into the single family Cymothoidae irregardless of whether they were ecto- or mesoparasites. Schiødte & Meinert (1879-1884) put forth their own classifications, published in a series of monographs, where the parasitic Flabellifera are represented by four families (Table 1). Later the family Saophoridae was suppressed by Stebbing (1893), who set its sole genus, Saophora, in synonymy with Lobothorax Bleeker, 1857, at the same time restoring the validity of the latter.

In the aforementioned system of Schiødte & Meinert, free-living isopods of the subfamily Cirolaninae (now family Cirolanidae) were excluded from the family Aegidae, which retained only the representatives with temporary parasitism. All the isopods with stationary parasitism went into a new family, Anilocridae, and the previously known Cymothoidae. The first family included the ectoparasites (except Asotana, Braga, and Olencira, discussed in more detail below) and the second the mesoparasites. Schiødte & Meinert reviewed the systematic positions of the genera within the family Cymothoidae, represented by three subfamilies (Table 1).

Although the system of parasitic isopods of the suborder Flabellifera proposed by Schiødte & Meinert isn't true in all respects, in our opinion it has earned a special importance. Its authors give not only a detailed morphological basis for the supraspecific taxa, but also give opinions about the ecological isolation of some of them. The other classifications are not provided with any substantiation by their authors or by those who later adhered to these systems. This makes it hard to pinpoint difficulties and evaluate them. The lack of a single idea for the classification of isopods with stationary parasitism makes it necessary to critically reconsider the system presented by Schiødte & Meinert.

In deciding the taxonomic importance of the characters used by these authors in classifying the parasitic isopods, we are guided by Severtsov's (1939) conception that evolution is an adaptive process, such that, "... all active and most passive organs of animals evolve in their capacity for useful evolution, i.e., as adaptive characters" (p. 255). Thus we reckoned that, "... differences in the utilization of environmental conditions and differences in the adaptive zone occupied, cause the breadth and distinctness of the gaps between taxa" (Mayr 1971, p. 269).

The adoption of stationary parasitism in isopods went via ectoparasitism (specialized for the body surface of a fish) and mesoparasitism (specialized for the gill/mouth cavity of a fish or the formation of a zoocyst in the host's body wall)(Avdeev 1981, 1981a). The process of idioadaptation to different locations led in the end to the origin of three strictly specialized groups of isopods, representing different ecological groups. The morpho-physiological adaptations of these isopods disclose not only ecological but also definite morphological specializations. Additional ideas about the route of ecological evolution of parasitic isopods of the suborder Flabellifera show up through discrepancies with the classification of Schiødte & Meinert; this can be seen vividly by comparing it with an ecological classification (i.e., classification by ecological specialization) of isopods with stationary parasitssm (Table 2). Isopods of four of the seven genera of the family Anilocridae are assigned to the ectoparasitic group, the rest (Asotana, Braga, Olencira) to the gill/mouth parasites. An overwhelming number of representatives of the

family Cymothoidae (17 genera) are referred to the gill/mouth group. Three genera (Ichthyoxenus, Artystone, Ourozeuktes) go into the group of isopods that form zoocysts.

Inconsistencies between the taxonomic and ecological classifications contradict the ideas of Schiødte & Meinert on the "habituation" of parasitic isopods to a site of habitation on the host. They point out in the aquatic part of their first monograph that isopods of the family Anilocridae are usually parasitic on the surface of a fish while the family Cymothoidae is in the gill/mouth cavity. However, as wee have seen, the classification proposed by these authors does not arrive at a complete reflection of these conclusions.

The significance of another fact bearing on the inconsistent systematic position of two of the three above-mentioned genera of anilocrids for the ecological classification of parasitic isopods deserves note. In contrast to other isopods of the family Anilocridae, which are part of the marine faunal complex, isopods of the genera Asotana and Braga parasitize the gill/mouth cavity strictly of fresh-water fish and are endemic to South America. It is known (Avdeev 1984) that this region is one of the centers of distribution of parasitic isopods of the fresh-water faunistic complex which, not counting the supposed anilocrids, is represented by isopods of the family Cymothoidae. Cymothoids of the endemic genera Phylostomella, Telotha, Paracymothoa, Artystone and Riggia are distributed in South America. Isopods of the first three genera localize only in the gill/mouth cavity, the rest in zoocysts.

The acquisition of ectoparasitism and mesoparasitism in isopods of the suborder Flabellifera is tied to the mastering of different adaptive zones. Therefore, the penetration of a founder species into a fish's gill/mouth cavity must define a commonality of structure of its descendants, the modern isopods living there. Therefore, the fixation of the anilocrids Asotana, Braga, and Olencira in the gill/mouth cavity of a fish, where cymothoids live, casts doubt on their systematic position in the family Anilocridae. This makes it necessary to review the appraisals of the adaptive significance of the characters utilized in the diagnoses of the families Anilocridae and Cymothoidae in order to judge which adequately delimit these taxa.

Of the caracteristics of both families listed in the works of Schiødte & Meinert, it is seen in anilocrids as well as cymothoids that that the eyes can be distinct or weakly apparent, the antennae are not divided into a peduncle and flagellum, and the abdomen is basically segmented. Some differences in the relative lengths of the first and second antennae and degree of condensation of their segments cannot be used to separate the families since they bear a partly adaptive character. The only morphological character differentiating ectoparasitic and mesoparasitic isopods is the degree of development of the pereopodal dactylopodites. The great taxonomic importance of this feature determines the nature of its adaptive significance.

The evolution of different types of parasitism in flabelliferan isopods became reflected in the phylogenetic changes of these organs, the function of which one way or another was affected by the adaptation of isopods to different biotopes. One function carried out by the pereopods was attachment.

As we stated earlier (Avdeev 1981), in ectoparasitic isopods the attachment function is carried out completely by the pereopods. As a result these organs (especially pereopods I-III) have long, strongly curved, pointed terminal segments, the dactylopodites. The attachment function of the pereopods is comparatively less in mesoparasitic isopods situated in the gill/mouth cavity, where as firm an attachment as in anilocrids is unnecessary, since the force of the opposing water currents is comparatively weaker. The dactylopodites of the pereopods in such isopods are much shorter and thicker. Mesoparasitic isopods inhabiting zoocysts in the bodies of fishes have completely lost the pereopods' role in attachment. The particular living conditions (walls of the zoocyst tightly fitted around the parasite's body) for these isopods led to a substitution of the attachment function; i.e., its transfer from the pereopods to the body. As a result, the dactylopodites of zoocyst isopods are considerably reduced, especially in the posterior pairs of pereopods.

Thus a distinguishing feature justifies the delimitation of ectoparasitic and mesoparasitic isopods as distinct systematic groups. There is also a series of morpho-physiological features of great taxonomic weight that were not considered by Schiødte & Meinert. We will hit upon their adaptive significance somewhat farther on below.

Turning to the works of a number of authors (Schiødte & Meinert 1881, Richardson 1905, 1911, Van Name 1936, etc.) where descriptions and drawings of isopods of the genera Asotana, Braga and Olencira are given, the systematic positions of which are disputed,

we see that the pereopods in the species of the first two genera are the same as in cymothoids situated in the gill/mouth cavity. Their dactylopodites are comparatively shorter (not longer than the prppodite) and thicker than in ectoparasitic isopods. As far as the pereopods in the sole species of the last genus, O. praegustator (Latrobe, 1802), are concerend, that they are analogous in structure to the pereopods of anilocrids is due to convergent descent.

We earlier reported a similar case (Avdeev 1982), a specimen of the cymothoid genus Glossobius. Specialization of this isopod to high-speed fish (flying fish, barracuda) led to different conditions in the gill/mouth cavity of the host. The high speed of the current running through the oral cavity creates conditions close to those on the surface of the fish's body. O. praegustator experiences such living con itions in the oral cavity of the Atlantic herring Brevoortia, to which this isopod species is strictly limited. Its body is the same as in Glossobius, narrow and elongate.

The presence of three excavations on the front edge of the first thoracic segment, as well as the pereopods, evidently provided Schiødte & Meinert the basis for assigning O. praegustator to the Anilocridae. However, this feature cannot be used to separate anilocrids and cymothoids since, for example, typical ectoparasitic isopods of the genera Rosca and Pleopodias have the front edge of the first thoracomere widely concave, which is also usual in a bunch of cymothoids. Thus it becomes obvious that the genera Asotana, Braga, and Olencira must be assigned to a taxon uniting the isopods of the gill/oral cavity of fish.

Before reviewing the composition, taxonomic rank and subordinate divisions of the systematic group of isopods with stationary parasitism, it is ncessary to note that these isopods are known to have a series of morpho-physiological features clearly differentiating them from temporarily parasitic copopods of the family Aegidae (Table 3). Besides differences in the mouthparts, there is a characteristic lack of setae on the pleopods, uropods, and pleotelson, and also all the pereopods are of the clinging type (aegids have only pleopods I-III for clinging, the rest ambulatory). Thus isopods wtih temporary (Aegidae) and stationary(Cymothoidae) parasitism represent taxa of equivalent rank (Table 4).

Taking into account that ectoparasitism and mesoparasitism in isopods of the family Cymothoidae are two independent directions in the evolution of isopods for stationary parasitism, leading to the formation of two ecologically and morphologically specialized groups of cymothoids, one has obvious grounds for dividing them into the subfamilies Anilocrinae and Cymothoinae. In addition to the morpho-physiological peculiarities differentiating both subfamilies (Table 3), one can include the oostegites, which in mesoparasitic isopods are thin and weakly attached to the coxal plates but in ectoparasitic ones are robust and firmly attached (Avdeev 1981).

Next in line, the division of the mesoparasitic isopods of the subfamily Cymothoinae into the gill/mouth and zoocyst types, which are ecologically and morphologically well distinguished, gives grounds to take the next step down the heirarchical classification, separation of the tribes Cymothoini and Ichthyoxenini (Table 4). The contents of the first tribe includes the genera of cymothoids which are referred in the taxonomic classification of Schiødte & Meinert to the subfamilies Ceratothoinae, Cymothoinae, and Lironecinae. Cymothoids of these subfamilies parasitize one and the same adaptive zone (gill/mouth cavity) which makes it necessary to give an evaluation of the adaptive significance of their characters in order to decide how real the existance of these taxonomic groups is within the tribe Cymothoini.

Study of material of the cymothoid genera Ceratothoa, Cterissa, Cymothoa, Emetha, Glossobius, Ichthyoxenus, Irona, Lironeca, Mothocya, Ourozeuktes shows that of all the characters cited in the diagnoses oftthe above-mentioned subfamilies of Schiødte & Meinert, gill/mouth cavity isopods can only be divided into two groups based on the position of the basal segments of the first antennae relative to each other. In one group of cymothoids the basal segments contact and in the other they are positioned more or less at a distance from each other (see drawing). Into the first group go isopods of the subfamily Ceratothoinae, and in the second representatives of the subfamilies Cymothoinae and Lironecinae.

Unification of the cymothoids of the two latter subfamilies into one group occurs in connection with one in our opinion very notable specialization that shows their close phylogenetic connection. As seen from Tables 2 and 4, we have taken out from these subfamilies and included in the subfamily Ichthyoxenini cymothoids of the genera Ichthyoxenus, Artystone and Ourozeuktes, which form zoocysts in fish. Of these isopods the first two

genera are in accordance with representatives of the two present-day fresh-water faunas of cymothoids - Asiatic and South American. The fresh-water faunas of cymothoids in Asia and South America arose from a common marine ancestor morphologically close to the present-day Lironeca (Avdeev 1982b, 1984).

The tendancy for isopods of the subfamilies Cymothoinae and Lironecinae to penetrate into fresh water is run across today. There are known cases of marine species of Cymothoa and Lironeca on not strictly fresh-water fish (Avdeev 1984). At the same time, up till now there are no known cases of parasitism on fresh-water fish by cymothoids of the subfamily Ceratothoinae. On the contrary, among these isopods, as opposed to other cymothoids of the gill/mouth type, which are basically parasitic on neritic fish, we see a principle specialization toward fish of the open ocean. For example, one notes cymothoids of the genera Glossobius and Cteatessa, the hosts of which are representatives of the related orders Beloniformes and Mugiliformes. Evidently the history of the origin of the subfamily Ceratothoinae is connected in one degree or another with the formation of the ichthyofauna of the open ocean.

Concerning the adaptive significance of one or ther other position of the basal segments of the first antennae, it is necessary to note that in aegid isopods, as in cymothoids, the antennae adjoin or not. Representatives of Aega usually show complete adjoining of the basal segments, but in Rocinela they are positioned at a distance from one another (see figure). This shows that through a switch of isopods from temporary to stationary parasitism, a marked specialization in the positioning of the basal segments of the first antennae remains without change. This feature is correlatively unconnected with the organs undergoing adaptive changes in the switch of isopods to parasitism. Therefore, for isopods with stationary parasitism, this distinguishing character has little diagnostic value. In this connection it is expedient to separate the tribe Cymothoini into two informal groups of genera (Table 4).

Table 1. Variants of the classification of parasitic isopods of the suborder Flabellifera, proposed by different authors.
Authors / Family / Subfamily / Genera

Table 2. A contrast of the classification of Flabellifera with stationary parasitism - taxonomic (after Schiødte & Meinert 1879-1887) and ecological (according to present data).

Classification of Schiødte & Meinert Family / Subfamily / Genus	Ecological groups (by situation) Ectoparasitic	Mesoparasitic Gill/oral	Zoocyst

*Genera whose taxonomic position according to the classification of Schiødte & Meinert do not correspond to the ecological classification of parasitic Flabellifera.

Table 4. Classification of parasitic isopods of the suborder Flabellifera as laid out in the present article.

Family	Subfamily Tribes	Genera (number of species) Group of genera Group of genera	Character of the parasitism Tempaoary ecto- or mesoparasites without strict timing Stationary parasites Ectoparasites Mesoparasites Parasites of gill/mouth cavity Parasites forming zoocysts

Figure. Positioning of the basal segments of the first antenna in parasitic isopods of the suborder Flabellifera (according to out data): 1, basal segments adjoining, 2, not adjoining.

Table 3. (see next page)

Table 3. Diagnostic features of the taxa of parasitic isopods of the suborder Flabellifera.

Taxon	Feature: Morphological	Ecological: Type of Parasitism	Ecological: Situation
Family Aegidae Dana, 1852	Palp of maxilliped with 2-5 segments. First and second antennae differentiated into peduncle and flagellum. Pereopods I-III for clinging, IV-VII ambulatory. Pleotelson, pleopods and uropods with setae.	Temporary, obligate parasites.	No strict preference.
Family Cymothoidae Dana, 1852	Palp of maxilliped with 2 segments. First and second antennae not differentiated into peduncle and flagellum. Pereopods I-VII for clinging. Pleotelson, pleopods, and uropods without setae.	Stationary parasites.	
Subfamily Cymothoinae Dana, 1852	Body more or less convex. Integument soft, gray-yellow. Pleopods with well-developed supplementary gill appendages.	Mesoparasites	
Tribe Cymothoini Dana, 1852	Abdominal part equal to thoracic or a little narrower. Dactylopodites of pereopods thick, equal to carpopodites or a bit longer.		Gill/mouth cavity of fish.
Tribe Ichthyoxenini Avdeev	Abdominal part much narrower than thoracic. Dactylopodites of pereopods much smaller than carpopodites (especially in rear pairs).		Zoocysts in the body wall of fish.
Subfamily Anilocrinae Schiødte & Meinert, 1887	Body compact. Integument hard, greenish-yellow or light brown. Dactylopodites of pereopods longer than carpopodites, thin and strongly curved. Pleopods with weakly developed supplementary gill appendages.	Ectoparasites	Body surface of fish and squid.