

ГЕЛЬМИНТОФАУНА МИКТОФОВЫХ РЫБ МИРОВОГО ОКЕАНА

Впервые обобщены собственные и литературные данные о фауне гельминтов рыб семейства Myctophidae Мирового океана. Установлено, что у 44 видов миктофид паразитирует 42 вида гельминтов: 7 моногеней, 12 трематод, 10 цестод, 8 нематод и 5 видов скребней. Обсуждается роль миктофид в жизненных циклах обнаруженных у них гельминтов. Показаны различия видового состава гельминтов у миктофид приповерхностной группы и звукорассеивающего слоя.

Рыбы семейства Myctophidae обитают в глубоководной пелагиали Мирового океана, отличаются большим видовым разнообразием (более 200 видов) и широким ареалом. Изучение гельминтофауны миктофид, по существу, еще только начинается. Наша работа основана на вскрытиях 1500 экз. миктофид, отловленных в океанической экспедиции, а также, вскрытиях миктофид из коллекции отдела ихтиологии ИнБИОМ НАНУ. В результате было описано 4 новых вида паразитов [5, 6, 10], уточнено систематическое положение двух видов моногеней [5], для 10 видов гельминтов миктофиды оказались новыми хозяевами, а 10 видов найдены у других видов этих рыб.

В предлагаемой работе по собственным и литературным данным впервые обобщены сведения о фауне гельминтов Myctophidae. Видовые названия рыб даны по [2]. Всего у 44 видов миктофид известно 42 вида гельминтов, из них 7 моногеней, 12 трематод, 10 цестод, 8 нематод и 5 видов скребней. В приведенном списке звездочкой (*) помечены рыбы, сведения о гельминтах которых взяты из литературных источников.

MONOGENEA. *Pseudomazocraeoides ceratoscopeli* Reimer, 1975: *Hygophum hygomi*, *H. macrochir*, *Myctophum affine*, *Symbolophorus boops*, *Notoscopelus resplendens*, *Ceratoscopelus maderensis**; *Polyipnicola hygophi* Mamaev et Mordvinova, 1985: *Hygophum hygomi*; *P. lampichtyi* Mamaev et Mordvinova, 1985: *Lampichthys procerus*; *P. lata* Mamaev et Paruchin, 1985: *Gymnoscopelus bolini*; *P. arabica* (Mamaev, 1976): *Myctophum* sp.*; *P. sprostonae* (Martin, 1973): *Diaphus watasei**; *Polyipnicola* sp.: *Diaphus fragilis*.

TREMATODA. *Accacoeliidae* sp. juv.: *Myctophum punctatum**; *Aphanurus stossichi* (Monticelli, 1891): *Myctophum punctatum**; *Didymozoidae* sp.l.: *Myctophum punctatum**, *Ceratoscopelus maderensis**; *Ectenurus* sp. juv.: *Ceratoscopelus maderensis**; *Elytrophalloides oatesi* (Leiper et Atkinson, 1914): *Gymnoscopelus nicholsi**; *Helicometra* sp. juv.: *Ceratoscopelus maderensis**; *Lecithaster confusus* Odhner, 1905: *Myctophum punctatum**; *Lecithochirium* sp. juv.: *Diaphus* sp.*; *Lethadena* sp. juv.: *Ceratoscopelus warmingi*; *Neonematobothrioides myctophumi* Nikolaeva et Mordvinova, 1985: *Myctophum asperum*; *Pseudomonilicaecum mtc* - *Hygophum macrochir*, *Myctophum affine*, *M. nitidulum*, *Diaphus fragilis*; *Torticaecum mtc*: *Hygophum macrochir*, *Myctophum nitidulum*, *M. asperum*, *Notoscopelus resplendens*, *Notoscopelus* sp., *Diaphus fragilis*.

CESTODA. *Diphyllbothrium* sp. l. - *Electrona carlsbergi**; *Cestoda* fam. et gen. sp. l.: *Lampanyctus nobilis*; *Heterovitellus atlanticus* Protasova et Paruchin, 1986 - *Symbolophorus boops*, *Ceratoscopelus warmingii*, *Scopelopsis multipunctatus*; *Gilquinia* sp. l.: *Ceratoscopelus maderensis**; *Flexiphallus electronus* Protasova et Paruchin, 1986: *Electrona paucirastr.*; *Nybelinia* sp. l. - *Lampanyctus nobilis*, *Diaphus holti*, *Ceratoscopelus warmingii*. *Phyllobothriidae* gen. sp. l. - *Diaphus vanhoeffeni*, *D. dumerilii*, *D. perspicillatus*, *Ceratoscopelus warmingii*, *C. maderensis**, *Scopelopsis multipunctatus*; *Pseudophyllidea* fam., gen. sp. l.: *Ceratoscopelus maderensis**; *Scolex pleuronectis* - *Hygophum hygomi*, *H. macrochir*, *H. hanseni*, *Myctophum affine*, *M. punctatum**, *Symbolophorus boops*, *Notoscopelus resplendens*, *Notoscopelus* sp., *Electrona ventralis*, *E. risso*, *E. paucirastra*, *Diaphus dumerilii*, *D. garmani*, *D. fragilis*, *D. perspicillatus*, *Lampanyctus nobilis*, *Ceratoscopelus warmingii*, *C. maderensis**, *Lampadena pontifex*,

Gymnoscopelus nicholsi, *G. bolini**, *G. piabilis*, *Lampichthys procerus*, *Scopelopsis multipunctatus*; Tetraphyllidea fam. gen. sp. l. - *Electrona carlsbergi**, *Ceratoscopelus maderensis**.

NEMATODA. Anisakis simplex l.: *Hygophum hygomii*, *H. taaningi*, *H. macrochir*, *H. hansenii*, *H. reinhardtii*, *Myctophum affine*, *M. nitidulum*, *Notoscopelus resplendens*, *Notoscopelus sp.*, *Electrona ventralis*, *E. carlsbergi*, *E. paucirastra*, *Diaphus holti*, *D. dumerilii*, *D. suborbitalis*, *D. fragilis*, *D. perspicillatus*, *Lampanyctus nobilis*, *Lampanyctus sp.*, *Ceratoscopelus warmingii*, *Lampadena dea*, *Gymnoscopelus nicholsi*, *G. bolini**, *Lampichthys procerus*, *Scopelopsis multipunctatus*; Anisakis sp. l.: *Hygophum macrochir*, *Myctophum punctatum**, *Notoscopelus caudispinosus*, *Electrona risso*, *E. antarctica**, *Protomyctophum choriodon**, *P. gemmatum**, *Ceratoscopelus warmingii*, *C. maderensis**, *Gymnoscopelus braueri**, *G. bolini**, *G. nicholsi**, *Electrona carlsbergi**; Ascarophis sp.: *Ceratoscopelus maderensis**; Contracaecum fabri l.: *Myctophum punctatum**; Contracaecum sp. l.: *Myctophum punctatum**, *Ceratoscopelus maderensis**; Neoascarophis sp.: *Electrona antarctica**; Porrocaecum sp. l.: *Diaphus perspicillatus*; Spirurata gen. sp. l.: *Myctophum sp.**, *Diaphus perspicillatus*, *Ceratoscopelus warmingii*, *Gymnoscopelus bolini**, *Lampichthys procerus*.

ACANTHOCEPHALA. Bolbosoma vasculosum l.: *Myctophum punctatum**, *Diaphus perspicillatus*, *Scopelopsis multipunctatus*; Gorgorhynchus sp.: *Ceratoscopelus maderensis**; Neorhadinorhynchus myctophumi Mordvinova, 1988: *Hygophum reinhardtii*, *Myctophum affine*, *M. nitidulum*, *M. asperum*, *Symbolophorus ruffinus*, *Notoscopelus resplendens*, *Ceratoscopelus warmingii*, *Lampichthys procerus*; Neorhadinorhynchus sp.: *Ceratoscopelus maderensis**; Rhadinorhynchus sp.: *Myctophum sp.**, *Notoscopelus resplendens*, *Diaphus holti*, *D. dumerilii*, *D. perspicillatus*, *Ceratoscopelus maderensis**, *C. warmingii*.

Все моногенен, описанные от миктофид, скорее всего, узко специфичны к ним.

Трематоды представлены как половозрелыми формами [7, 8, 9, 12], так и ювенильными особями с несформированной половой системой [9]. По всей вероятности, для последних миктофиды являются резервуарными хозяевами. Для метацеркарий дидимозонд миктофиды служат дополнительными хозяевами [18].

Среди цестод 2 половозрелых вида [13] и 8 личиночных форм. Наиболее широкий круг хозяев - у *S. pleuronectis* - 24 вида, или 56% от общего числа видов миктофид, зараженных цестодами. Для *S. pleuronectis* характерны и наиболее высокие показатели встречаемости у рыб. Так, *H. hygomii* из Центральной Атлантики был заражен сколексами на 55% с интенсивностью инвазии 11 - 500 экз. Однако столь высокие показатели заражения гельминтами для миктофид являются, скорее, исключением.

Нематоды представлены преимущественно личиночными формами [4, 16]. Два вида половозрелых нематод - *Ascarophis sp.* [17] и *Neoascarophis sp.* [14] найдены по 1 экз. каждый, тогда как, например, личинки *A. simplex* обнаружены у 25 видов миктофид, хотя и при невысокой интенсивности — до 4 экз. в рыбе.

Для 4 видов скребней миктофиды являются окончательным хозяином, для *B. vasculosum* - паразита морских млекопитающих - резервуарным [12].

Всего у миктофид обнаружено 19 видов половозрелых и 23 личиночные формы гельминтов. Миктофиды являются существенным звеном трофической цепи в пелагиали Мирового океана, что и определяет их роль в жизненных циклах развития морских гельминтов.

Характерной чертой биологии миктофид являются суточные вертикальные миграции. Некоторые виды рыб пересекают весь термоклин и поднимаются в верхний перемешанный слой: они образуют группу т.н. "приповерхностных" (миктозипелагических) миктофид [1, 11]. Другие виды у поверхности не встречаются и не обладают положительной реакцией на свет, это - миктофиды звукорассеивающих слоев [2]. Столь различный характер поведения и, по всей видимости, питания не мог не отразиться и на составе их гельминтофауны.

Таблица Распределение гельминтов среди хозяев-миктофид
Table Distribution of helminths among myctophid hosts

Хозяин 1	Гельминт 2
Приповерхностные миктофиды	
<i>Hygophum macrochir</i> (Gunther)	<i>Pseudomazocraeoides ceratoscopeli</i> ; <i>Pseudomonilicaecum mtc</i> ; <i>Torticaecum mtc</i> ; <i>Scolex pleuronectis</i> ; <i>Anisakis simplex l.</i>
<i>H. kygomii</i> (Lutken)	<i>Pseudomazocraeoides ceratoscopeli</i> ; <i>Polyipnicola hygophi</i> ; <i>Scolex pleuronectis</i> ; <i>Anisakis simplex l.</i>
<i>H. reinhardtii</i> (Lutken)	<i>Anisakis simplex l.</i> ; <i>Neorhadinorhynchus myctophumi</i>
<i>H. taaningi</i> Becker	<i>Anisakis simplex l.</i>
<i>H. hanseni</i> (Taning)	<i>Anisakis simplex l.</i>
<i>Myctophum affine</i> (Lutken)	<i>Pseudomazocraeoides ceratoscopeli</i> ; <i>Pseudomonilicaecum mtc</i> ; <i>Scolex pleuronectis</i> ; <i>Anisakis simplex l.</i> ; <i>Neorhadinorhynchus myctophumi</i>
<i>M. nitidulum</i> Garman	<i>Pseudomonilicaecum mtc</i> ; <i>Torticaecum mtc</i> ; <i>Anisakis simplex l.</i> ; <i>Neorhadinorhynchus myctophumi</i>
<i>M. punctatum</i> Rafinesque	<i>Aphanurus stossichi</i> ; <i>Lecithaster confusus</i> ; <i>Didymozoidae sp. l.</i> ; <i>Scolex pleuronectis</i> ; <i>Anisakis sp. l.</i> ; <i>Contracaecum sp. l.</i> ; <i>Bolbosoma vasculosum l.</i>
<i>M. asperum</i> Reichardson	<i>Neonematobothrioides myctophumi</i> ; <i>Torticaecum mtc</i> ; <i>Neorhadinorhynchus myctophumi</i>
<i>Myctophum sp.</i>	<i>Polyipnicola arabica</i> ; <i>Rhadinorhynchus sp.</i>
<i>Symbolophorus boops</i> (Richardson)	<i>Pseudomazocraeoides ceratoscopeli</i> ; <i>Heterovitelus atlanticus</i> ; <i>Scolex pleuronectis</i>
<i>S. rufinis</i> (Taning)	<i>Neorhadinorhynchus myctophumi</i>
<i>Notoscopelus resplendens</i> (Richardson)	<i>Pseudomazocraeoides ceratoscopeli</i> ; <i>Torticaecum mtc</i> ; <i>Anisakis simplex l.</i> ; <i>Neorhadinorhynchus myctophumi</i> ; <i>Rhadinorhynchus sp.</i>
<i>N. caudispinosus</i> (Johnson)	<i>Anisakis sp. l.</i>
<i>Notoscopelus sp.</i>	<i>Scolex pleuronectis</i>
Миктофиды звукорассеивающих слоев	
<i>Protomyctophum choriodon</i> Hulley	<i>Anisakis sp. l.</i>
<i>P. gemmatum</i> Hulley	<i>Anisakis sp. l.</i>
<i>Electrona ventralis</i> Becker	<i>Scolex pleuronectis</i> ; <i>Anisakis simplex l.</i>
<i>E. risso</i> (Cocco)	<i>Scolex pleuronectis</i> ; <i>Anisakis simplex l.</i>
<i>E. carlsbergi</i> (Taning)	<i>Scolex pleuronectis</i> ; <i>Diphyllbothrium sp.l.</i> ; <i>Tetraphyllidea fam. gen. sp.l.</i> ; <i>Anisakis simplex l.</i>
<i>E. paucirastra</i> Bolin	<i>Scolex pleuronectis</i> ; <i>Anisakis simplex l.</i>
<i>E. antarctica</i> (Gunther)	<i>Neoscarophis sp.</i> ; <i>Anisakis sp. l.</i>
<i>Diaphus vanhoeffeni</i> Brauer	<i>Phyllobothriidae gen. sp.l.</i>
<i>D. holti</i> Taning	<i>Nybelinia sp. l.</i> ; <i>Anisakis simplex l.</i> ; <i>Rhadinorhynchus sp.</i>
<i>D. dumerilii</i> (Bleeker)	<i>Scolex pleuronectis</i> ; <i>Phyllobothriidae gen. sp. l.</i> ; <i>Anisakis simplex l.</i> ; <i>Rhadinorhynchus sp.</i>
<i>D. suborbitalis</i> Weber	<i>Anisakis simplex l.</i>
<i>D. garmani</i> Gilbert	<i>Scolex pleuronectis</i>
<i>D. fragilis</i> Taning	<i>Polyipnicola sp.</i> ; <i>Pseudomonilicaecum mtc</i> ; <i>Torticaecum mtc</i> ; <i>Scolex pleuronectis</i> ; <i>Anisakis simplex l.</i>
<i>D. watasei</i> Jordan et Starke	<i>Polyipnicola sprostonae</i>
<i>D. perspicillatus</i> Ogilby	<i>Hemiurata gen. sp.juv.</i> ; <i>Scolex pleuronectis</i> ; <i>Phyllobothriidae gen. sp.l.</i> ; <i>Anisakis simplex l.</i> ; <i>Porrocaecum sp. l.</i> ; <i>Bolbosoma vasculosum l.</i> ; <i>Rhadinorhynchus sp.</i>
<i>Diaphus sp.</i>	<i>Lecithochirium sp. juv.</i>
<i>Lampanyctus nobilis</i> Taning	<i>Nybelinia sp. l.</i> ; <i>Scolex pleuronectis</i> ; <i>Cestoda fam. gen. sp. l.</i> ; <i>Anisakis simplex l.</i>

Продолжение таблицы

1	2
<i>Lampanyctus</i> sp.	<i>Anisakis simplex</i> l.
<i>Lepidophanes guentheri</i> (Googe et Bean)	<i>Scolex pleuronectis</i>
<i>Ceratoscopelus warmingii</i> (Lutken)	<i>Lethadena</i> sp. juv.; <i>Heterovitellus atlanticus</i> ; <i>Nybelinia</i> sp. l.; <i>Scolex pleuronectis</i> ; <i>Phyllobothriidae</i> gen. sp. l.; <i>Anisakis simplex</i> l.; <i>Anisakis</i> sp. l.; <i>Spirurata</i> gen., sp. l.; <i>Neorhadinorhynchus myctophumi</i> ; <i>Rhadinorhynchus</i> sp.
<i>C. maderensis</i> (Lowe)	<i>Pseudomazocraeoides ceratoscopeli</i> ; <i>Helicometra</i> sp. juv.; <i>Ectenurus</i> sp. juv.; <i>Didymozoidae</i> sp. l.; <i>Gilquinia</i> sp. l.; <i>Scolex pleuronectis</i> ; <i>Phyllobothriidae</i> gen. sp. l.; <i>Tetraphyllidea</i> fam., gen. sp. l.; <i>Pseudophyllidea</i> fam., gen. sp. l.; <i>Contracaecum</i> sp. l.; <i>Ascarophis</i> sp.; <i>Anisakis</i> sp. l.; <i>Rhadinorhynchus</i> sp.; <i>Gorgorhynchus</i> sp.
<i>Lampadena dea</i> Fraser-Brunner	<i>Anisakis simplex</i> l.
<i>L. pontifex</i> Krefft	<i>Scolex pleuronectis</i>
<i>Gymnoscopelus nicholsi</i> (Gilber)	<i>Elytrophalloides oatesi</i> ; <i>Scolex pleuronectis</i> ; <i>Anisakis simplex</i> l.
<i>G. bolini</i> Andriashev	<i>Polyipnicola lata</i> ; <i>Scolex pleuronectis</i> ; <i>Anisakis simplex</i> l.; <i>Spirurata</i> gen. et sp. l.
<i>G. piabilis</i> (Whitley)	<i>Scolex pleuronectis</i>
<i>Lampichthys procerus</i> (Brauer)	<i>Polyipnicola lampichthysi</i> ; <i>Scolex pleuronectis</i> ; <i>Anisakis simplex</i> l.; <i>Spirurata</i> gen. et sp. l.
<i>Scopelopsis multipunctatus</i> Brauer	<i>Heterovitellus atlanticus</i> ; <i>Scolex pleuronectis</i> ; <i>Phyllobothriidae</i> gen. sp. l.; <i>Bolbosoma vasculosum</i> l.

Моногеней *C. ceratoscopeli* обнаружена у 6 видов миктофид, 5 из которых относятся к приповерхностным, что позволяет сделать вывод о ее большей приуроченности именно к этой группе хозяев. Каждый вид моногеней рода *Polyipnicola* паразитирует у одного вида хозяина в обеих группировках рыб.

Среди трематод только метацеркарии *Pseudomonilicaecum* и *Torticaecim* отдают определенное предпочтение рыбам приповерхностной группы.

Личинки цестод *S. pleuronectis* и нематод *A. simplex* приспособились к паразитированию в рыбах широкого диапазона глубин и встречаются у миктофид обеих группировок примерно одинаково. В целом же личиночные формы цестод отдают предпочтение миктофидам приповерхностной группировки, а личинки других видов нематод не проявляют какой-либо приуроченности к глубине обитания.

Скребни *N. myctophumi* найдены у 8 видов рыб, 6 из которых относятся к приповерхностной группе. У остальных скребней не выявлено определенной приуроченности к хозяевам.

Выявленные различия в распределении гельминтов среди миктофид определяются различиями в потребляемых ими кормовых объектах. В трофическом отношении миктофиды относятся к зоопланктофагам. И хотя их пищевые связи изучены недостаточно, все же известно, что у рыб приповерхностной группы основу пищи составляют преимущественно ракообразные (Copepoda, Hyperiididae, Euphausiidae), моллюски (Heteropoda, Pteropoda, молодь Cephalopoda). В питании рыб, связанных с звукорассеивающими слоями, наиболее важное значение имеют интерзональные копеподы, эвфаузииды и гиперииды, а также остракоды, полихеты и хетогнаты [3, 11]. Поскольку светящиеся анчоусы получают всех своих гельминтов, кроме моногеней, через пищу, различия в ее составе и определяют различия в видовом составе гельминтов миктофид звукорассеивающего слоя и приповерхностной группировки. Известно, что зоопланктон Мирового океана заражен личинками гельминтов очень слабо - сотые доли процента [15], что определяет общую низкую интенсивность заражения ими светящихся анчоусов.

1. Беккер В.Э. Светящиеся анчоусы (сем. Myctophidae) / В кн.: Рыбы открытых вод. - М., 1967. (Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 3). - С. 145 - 181.
2. Беккер В.Э. Миктофовые рыбы Мирового океана - М., 1983. - 247 с.
3. Горелова Т.А. Некоторые особенности питания молоди нктоэпипелагических и мезопелагических светящихся анчоусов (Myctophidae, Pisces) // Океанология. - 1977. - 7, вып. 2. - С. 342 - 346.
4. Карасев А.Б. Встречаемость личинок нематод рода *Anisakis* у миктофовых рыб антарктической части Атлантики // Всес. совещ. "Резервные пищевые биол. ресурсы открытого океана и морей СССР" 20-22 марта 1990 г., Калининград. - 1990. - М. - С. 90.
5. Мамаев Ю.Л., Мордвинова Т.Н., Парухин А.М. Моногении рода *Polyipnicola* (Diclidophoridae) // Вестн. зоол. - 1985. - № 5. - С. 8 - 14.
6. Мордвинова Т.Н. *Neorhadinorhynchus myctophumi* (Acanthocephala) - новый вид скребней от миктофовых рыб Атлантического океана // Зоол. журн. - 1988. - 67. - С. 1411 - 1414.
7. Мордвинова Т.Н., Парухин А.М. Гельминтофауна рыб семейства Myctophidae из различных районов Мирового океана // Гидробиол. журн. - 1987. - 23, № 2. - С. 57 - 60.
8. Николаева В.М. Зараженность гельминтами некоторых видов средиземноморских рыб // 7 Всес. конф. по природной очаговости болезней и общим вопросам паразитологии животных. - 1969. - Алма-Ата - Самарканд. - С. 49 - 53.
9. Николаева В.М., Парухин А.М. К трематодофауне рыб Средиземноморского бассейна // Пробл. паразитологии. Тр. 6 научн. конф. паразитол. УССР. - 1969. - Ч. 2. - С. 259 - 262.
10. Николаева В.М., Мордвинова Т.Н. О кастрации дидимозондой светящихся анчоусов // Экология моря. - 1985. - Вып. 20. - С. 35 - 39.
11. Парин Н.В. Иктиофауна океанской пелагиали // М. - 1968. - 186 с.
12. Парухин А.М. Паразитические черви промысловых рыб южных морей // Киев, 1976. - 182 с.
13. Протасова Е.Н., Парухин А.М. Новые роды и виды цестод (Pseudophyllidae, Amphycotylidae) морских рыб // Паразитология. - 1986. - 22, вып. 4. - С. 278 - 287.
14. Родюк Г.Н. Паразитофауна миктофовых рыб юго-западной Атлантики и Приарктических вод // 10 конф. Укр. об-ва паразитологов. - 1986. - Ч. 2. - Киев. - С. 164.
15. Сланкис А.Я., Шевченко Г.Г. Материалы по зараженности планктонных беспозвоночных личинками гельминтов в западной части Экваториальной зоны Тихого океана // Известия ТИНРО. - 1974. - 88. - С. 129 - 138.
16. Reimer L. W. Peculiarities of Parasitocoenoses of Deep-sea Fishes // Int. Cong. Parasitol. - 1974. - München. - P. 1647 - 1648.
17. Reimer L.W. Helminthen von Fishes des Mesopelagiale von Nordwestafrika // Wiss. Zeitschrift. - 1975. - Güstrov. - Heft 2. - S. 151 - 172.
18. Reimer L.W., Hnatiuk S., Bochner J. Metacercarien in Planktontieren des mittleren Atlantik // Wiss. Zeitschrift. - 1975. - Heft 2. - S. 239 - 258.

Институт биологии южных морей НАНУ,
г. Севастополь

Получено 26.05.2000

T.N. MORDVINOVA

HELMINTHOFAUNA OF MYCTOPHID FISHES FROM THE WORLD OCEAN

Summary

Data on the helminthofauna of myctophids from the World Ocean is summarized for the first time. 44 myctophid are the hosts of 42 helminth species, including 7 monogeneans, 12 trematodes, 10 cestodes, 8 nematodes and 5 acanthocephales. Role of myctophids in life cycles of oceanic helminths is discussed. The differences of helminth species composition between surface myctophids and sound-dispersing fishes are shown.