

УДК 597–169

В.Н. Казаченко*

Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет, 690950, г. Владивосток, ул. Луговая, 52б

ВЛИЯНИЕ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ КОПЕПОД НА РЫБ

Паразитические копеподы поражают все органы рыб и оказывают отрицательное влияние на весь организм хозяина в целом. Наиболее крупные копеподы являются экто- и мезопаразитами. Копепода *Phrixocephalus cincinnatus* вызывает слепоту стрелозубого палтуса *Atheresthes stomias*, *Procolobomatus kyphosus* — образование гематомы в полостях лобных костей у рыб рода *Sebastes*. К копеподам, разрушающим кожные покровы рыб, относятся *Lepeophtheirus salmonis*, *L. parviventris*, *Parapharodes semilunaris*, *Anthosoma crassum*, *Clavella parva*, *Caligus macarovi*. Виды *Clavella perfida*, *C. robusta*, *Nectobranchia indivisa*, *Sinergasilus undulatus* вызывают редукцию жаберных лепестков рыб. Паразитические копеподы (*Pennella*, *Haemobaphes*, *Cardiodectes*, *Sarcotretes*, *Sarcotaces*) оказывают влияние на внутренние органы рыб: вызывается жировая инфильтрация печени рыб, уменьшается ее объем. Головогрудь представителей родов *Haemobaphes*, *Lernaeocera*, *Haemobaphes* и *Cardiodectes* находится в сердце рыб. Стенку тела рыб перфорируют представители семейств *Pennellidae*, *Sphyriidae*, *Lernaeidae*. Представители родов *Lernaea*, *Lernaeenicus*, *Opistholernaea*, *Pennella*, *Rebelula*, *Sarcotaces*, *Sphygion* поражают мускулатуру рыб.

Ключевые слова: паразитические копеподы, патогенное влияние.

Kazachenko V.N. Influence of parasitic copepods on fish // *Izv. TINRO.* — 2008. — Vol. 154. — P. 204–213.

Quantity of parasitic species exceeds the quantity of their hosts. Some Copepoda species are ecto- and mezoparasites of fish and can cause essential economic damage estimated in millions dollars per a year. They influence on organs of sense: *Phrixocephalus cincinnatus* infects eyes of arrow-toothed halibut *Atheresthes stomias* and causes full blindness because of hematoma in eyeball; *Philichthyidae* species live in seimosensorial channels of fish, and *Procolobomatus kyphosus* — in cavities of frontal bones of rockfish: they cause hematoma formation, as well. Other parasitic copepods influence on covers of fish and cause hyperemia, pigmentation, and necrosis with ulcers 4–105 mm or complete destroying of skin. Besides, the copepods influence on fish gills: *Clavella perfida*, *C. robusta*, *Nectobranchia indivisa*, *Sinergasilus undulatus*, *Acanthochondria priacanthi*, and *Naobranchia occidentalis* are capable to cause reduction of branchiate petals, the *Haemobaphes* copepods cause hyperemia of branchiate petals which get dark red color, and the copepod *Clavella irina* causes emerging of tumor process. Many parasitic copepods influence on internal organs of fish: *Pennella*, *Haemobaphes*, *Cardiodectes*, *Sarcotretes*, *Sarcotaces*. *Lernaea*, *Haemobaphes*, *Lernaeocera*, and *Cardiodectes* defeat the heart. Representatives of *Pennellidae*, *Sphyriidae*, *Lernaeidae* are able to destroy the sides of fish body: *Pennellidae* copepods penetrate deeply into the muscular tissue, and the endoparasitic copepod

* Казаченко Василий Никитич, доктор биологических наук, профессор, e-mail: vaskaz@hotmail.ru.

Sarcotaces arcticus settles in cavities near proctal aperture of rockfishes and form large tumors with diameter 2.5–3.0 cm.

Key words: parasitic copepods, pathogenic influence of parasites.

Введение

Количество видов паразитических организмов, обитающих на Земле, превышает количество видов хозяев (Price, 1980; Спасский, 1988; Красилов, 1992; Лебедев, 1995; и др.).

По мере развития науки накапливается все больше данных о патогенной роли паразитических организмов, в том числе паразитических ракообразных рыб.

Влияние паразитических копепод на хозяев разнообразно и многогранно. Они поражают все органы рыб и оказывают отрицательное влияние на весь организм хозяина в целом (Kabata, 1970; Grabda, 1977; Казаченко, Титар, 1984; Kazachenko, Titar, 1985; Sutherland, Wittrock, 1985; Moulton et al., 1987; Jones, 1991; Kazachenko, 2005; и др.). Однако заражение некоторыми паразитами повышает упитанность и жирность хозяев; из паразитических копепод таким видом является *Pennella hawaiiensis* (Казаченко, Курочкин, 1974). Имеются наблюдения, указывающие, что патогенное влияние некоторых копепод на хозяев отсутствует или незначительно (Mugridge et al., 1982; Guillaume et al., 1983; Collins, 1984; Benz, Deets, 1986; Eiras, 1986; Payne, 1986; и др.).

Наиболее крупные копеподы являются экто- и мезопаразитами, которые могут быть причиной браковок рыбной продукции, порой необоснованных, принося существенный экономический ущерб. Например, в 1988 г. только в Японии убытки от болезней рыб составили 20 000 т стоимостью 144 млн дол., или 6 % общей продукции аквакультуры (Murata, 1992). Экономические потери от паразитических копепод исчисляются миллионами долларов. Сюда входят не только убытки от гибели рыб и снижения темпов роста зараженных рыб, но и затраты на организацию профилактических работ и лечения больных рыб (Piasecki, MacKinnon, 1995).

Паразитические ракообразные могут вызывать гибель рыб (напр., Neuhaus, 1929; White, 1940; Schaperclaus, 1954; Абросов, Байер, 1959; Байер, 1959; Байер, Бабаев, 1964; Lahav, Sarig, 1967; Kabata, 1970, 1981, 1984; Гаевская, 1975; Smith, 1975; Brandal, Egidus, 1979; Казаченко, Титар, 1981; Wootten et al., 1982; Khan, 1988; Hogans, 1989; Khan, Lee, 1989; Benz, Adamson, 1990; и др.).

Цель настоящей работы — классифицировать воздействие паразитических копепод на разные органы рыб.

Результаты и их обсуждение

Влияние паразитических копепод на органы чувств. По собственным наблюдениям и сообщениям Кабаты (Kabata, 1967, 1969), *Phrixocephalus cinctatus*, поражающий глаза стрелозубого палтуса *Atheresthes stomias*, не оказывает сильного влияния на упитанность рыб, однако вызывает полную слепоту глаза, так как в глазном яблоке образуется гематома, цвет его становится красным, глаз увеличивается в объеме. Палтусы заражены *Ph. cinctatus* на 82,8 %; паразит чаще крепится к правому (66,0 %), чем к левому глазу; оба глаза поражены у 28,3 % особей; количество паразитов также больше в правом, чем в левом глазу (Kabata, 1967; Kabata, Forrester, 1974).

Общеизвестно, что многие представители сем. Philichthyidae обитают в сейсмодатированных каналах рыб, например *Procolobomatus kyphosus* локализуется в полостях лобных костей рыб рода *Sebastes*, вызывая образование гематомы (собственные данные).

Органы чувств поражают копеподы сфириоидной, циклопоидной, калигоидной, сейсмо-сенсорную систему — филихтиоидной и нематоидной формы тела (классификация форм тела дана по: Казаченко, 2001).

Влияние паразитических копепод на покровы рыб. При паразитировании на покровах рыб копеподы питаются слизью, роговыми частичками кожного эпителия, разрушают кожные покровы, достигают кровеносных сосудов и питаются кровью хозяина, при этом кожные покровы становятся гиперемичными, появляются пигментация и некроз (Baudouin, 1917; Nigrelli, Firth, 1939; White, 1940; Luling, 1953; Hotta, 1962; Quignard, 1968; Shotter, 1971; Grabda, 1972; Dzidziul, 1973; Khalifa, Post, 1976; Boxshall, 1977; и др.). Язвы могут достигать 4,5–7,5 мм и даже 45,0–105,0 мм (Hotta, 1962; Threlfall, 1967). Копеподы вызывают утончение кожи и могут ее полностью разрушить (White, 1940; Luling, 1953; Hotta, 1962; Khalifa, Post, 1976).

По собственным наблюдениям, при большой интенсивности инвазии *Lepeophtheirus salmonis* вызывает у рыб рода *Oncorhynchus* выпадение чешуи, вокруг скопления паразитов образуется валик из слизи, под паразитами на коже имеется пигментное пятно бледно-коричневого цвета. Калигиды *L. parviventris*, зарегистрированные на треске *Gadus macrocephalus* в количестве 12 экз., полностью разрушили кожу на голове (между глаз); размер язвы составил 6 x 4 см. Другой паразит — *Parapharodes semilunaris* — погружает голову в ткани хозяина *Lycodes* sp., перфорируя кожные покровы; на коже вокруг места его прикрепления образуется пигментное пятно диаметром от 5 до 7 мм (концентрация темного пигмента к его краям снижается), когда паразит отмирает, то пятно уменьшается в размерах (до 2–5 мм), но в его центре можно найти остатки головогруды; в дальнейшем ранка рубцуется. Нами зарегистрирован редкий случай прикрепления копеподы *Anthosoma crassum* к коже *Lamna ditropis* (обычное место прикрепления этой копеподы — стенки ротовой полости); паразит разрушил кожу, глубоко внедрившись в ткани хозяина, вокруг него была воспаленная ткань. Некоторые копеподы предпочитают прикрепляться к плавникам рыб, например *Clavella parva* прикрепляется к дистальным концам спинного, анального и хвостового плавников рыб рода *Sebastes*, объедая плавники и оголяя дистальные концы их лучей, что, несомненно, ухудшает гидродинамические свойства органов движения рыб.

На поверхности кожи сайры *Cololabis saira* паразитирует копепода *Caligus macarovi*, разрушающая покровы тела хозяина. По нашим наблюдениям, характерной особенностью паразитирования этого вида является то, что на кожном покрове рыбы образуются пятна, равные диаметру карапакса паразита, которые служат причиной браковки рыбного сырья (Казаченко, 1997). Ротовой аппарат *C. macarovi* развит слабо. Видимо, паразит выделяет пищеварительные ферменты под карапакс, где происходит процесс пищеварения, а затем всасывания пищи (известно (Neuhaeus, 1929), что у копепод имеется внекишечное пищеварение). Мускулатура рыбы при этом не повреждается (Hotta, 1962), но пятна на поверхности рыбы служат причиной браковки рыбного сырья (Казаченко, 1997). На человеке копеподы не паразитируют, хотя могут прикрепляться к коже человека во время купания (Курочкин, Казаченко, 1975).

Влияние паразитических копепод на жаберный аппарат рыб. По нашим наблюдениям, копеподы (*Clavella perfida*, *C. robusta*, *Nectobranchia indivisa* и др.) способны вызывать редукцию жаберных лепестков рыб. *C. perfida* питается жаберными тканями и разрушает жаберные лепестки минтая даже соседних жаберных дуг. Копеподы рода *Naetobaphes* вызывают гиперемию жаберных лепестков, последние приобретают темно-красный цвет, кровь в них застаивается. *Naobranchia occidentalis* обхватывает жаберные лепестки максиллипедами, сдавливает их, нарушает кровообращение; в месте прикрепления образуется слизь, препятствующая процессу дыхания; нами отмечено, что этот паразит вызывает анемию жабр у *Myoxocephalus jaok*. Хондракантида *Acanthochondria priacanthi* в месте прикрепления на жабрах *Arctoscopus japonicus* вызывает воспаление, укорачивание или полную атрофию жаберных лепестков: наблюдаются

гиперемия, интенсивное размножение клеток жаберного эпителия, происходит утолщение жаберных лепестков. Вокруг паразита начинается омертвление тканей, в них содержатся остатки эпителиальных клеток и форменных элементов крови; постепенно образуется соединительнотканная капсула.

Копеподы *Clavella irina* вызывают образование опухолей, по размеру превышающих объем паразитов (рис. 1, 2), при этом жаберные лепестки укорочены и деформированы; деформируются и соседние жаберные лепестки. Копеподы крепятся к жаберным филаментам с помощью буллы, образуя в месте внедрения опухоль до 2–3 мм в диаметре.

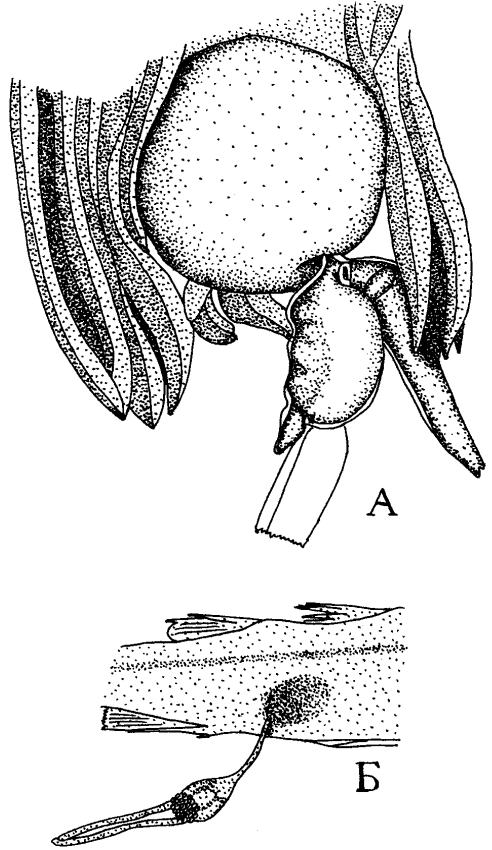


Рис. 1. Опухоли рыб, вызванные паразитическими копеподами: **А** — опухоль жаберного лепестка трески, вызванная копеподой *Clavella irina*; **Б** — опухоль мускулатуры эпигонуса *Epigonus robustus*, вызванная копеподой *Sphyrion* sp. (по: Казаченко, Жадько, 1998)

Fig. 1. Tumours of fish caused by parasitic copepods: **A** — tumour of branchiate filament of pacific cod caused by *Clavella irina*; **B** — muscular tumour of *Epigonus* sp. caused by *Sphyrion* sp. (from: Казаченко, Жадько, 1998)

Проведенные нами гистологические исследования показали, что опухоль представляет собой плотную структурную массу, состоящую главным образом из жаберной хрящевой, а также эпителиальной ткани и многочисленных кровеносных сосудов. Образование опухолей является общей реакцией для хозяев и рассматривается как защитный ответ тканей на внедрение паразита (Березанцев, 1962, 1963, 1964). С внешних сторон опухоли прилегают деформированные и удлиненные лепестки, а в местах их отсутствия — многослойный эпителий. Обнаружены значительные изменения и в морфологии вторичных жаберных лепестков, расположенных за пределами опухоли. Отмечается их атрофия: лепестки укорочены и деформированы; клетки жаберного эпителия разрастаются, что приводит к частичному или полному слипанию многочисленных соседних жаберных лепестков. Эти структурные изменения некоторые авторы (Жадько, Казаченко, 1997) рассматривают как защитную реакцию на внедрение паразита, но в большинстве случаев такая защита оказывается неэффективной против крупных паразитических копепод, наоборот, она приводит к сокращению «рабочей» поверхности жабр и, как следствие, к угнетению их функциональной активности (Казаченко, Плюснин, 1996; Казаченко, Жадько, 1998). *Neobrachiella robusta* прикрепляется к жаберным тычинкам первой жаберной дуги рыб рода *Sebastes*, в месте прикрепления образуется опухоль; при большой интенсивности инвазии эти копеподы прикрепляются к жаберным лепесткам, вызывая их патологичес-

кие изменения. *Parapharodes semilunaris* фиксируется к жаберным дугам рыб рода *Lycodes*; в месте прикрепления паразита образуется уплотнение ткани, состоящее из волокон, диаметр опухоли колеблется от 4 до 6 мм. Такие крупные копеподы, как *Naemobaphes*, оказывают механическое давление на жаберный аппарат, сдавливая жаберные лепестки, нарушая в них кровообращение (собственные данные; Kabata, 1970, 1984).

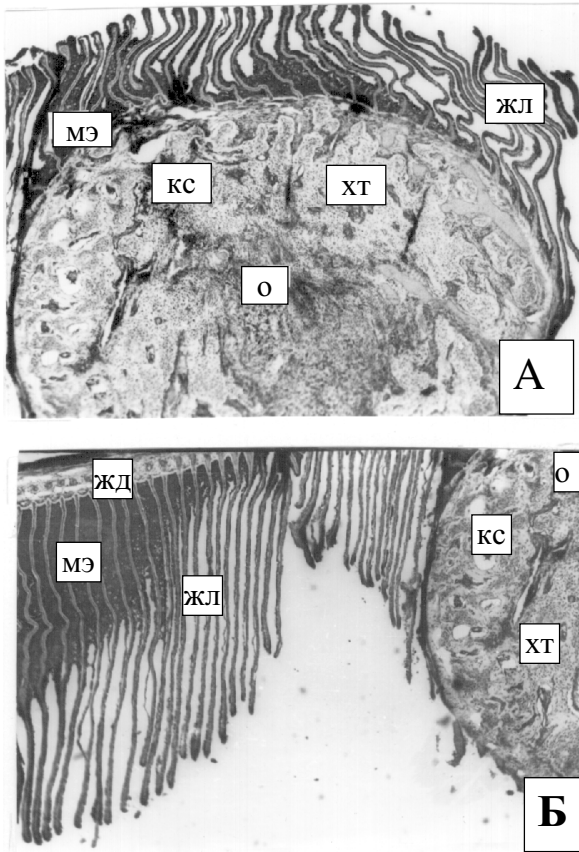


Рис. 2. Гистопатологические изменения жаберного аппарата трески, пораженного копеподой *Clavella irina*: **А** — опухоль, **Б** — деформированные жаберные лепестки; жд — жаберная дуга, жл — жаберные лепестки, кс — кровеносные сосуды, мэ — многослойный эпителий, о — опухоль, хт — хрящевая ткань (по: Казаченко, Жадько, 1998)

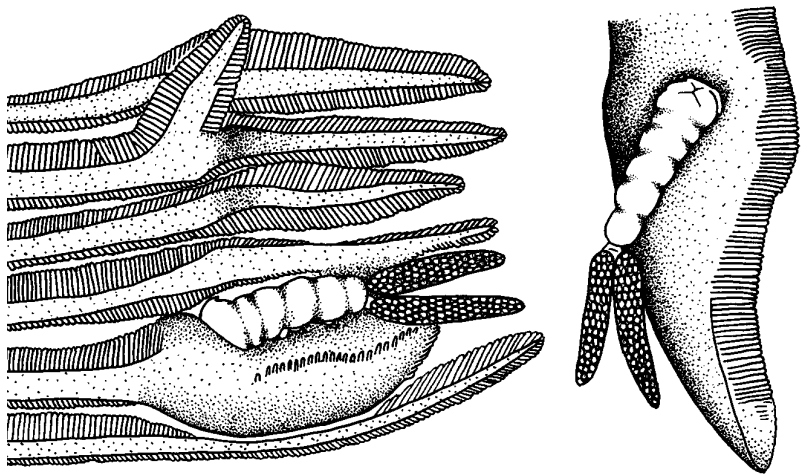
Fig. 2. Histopathological changes of gill apparatus of pacific cod infected by *Clavella irina*: **A** — tumour, **B** — deformed gill filaments; жд — gill arch, жл — gill filaments, кс — blood vessel, мэ — multilayered epithelium, о — tumor, хт — cartilage (from: Казаченко, Жадько, 1998)

Копепода *Sinergasilus undulatus* прикрепляется при помощи вторых антенн к дистальным концам жаберных лепестков *Carassius auratus gibelio*, вызывая опухоли (рис. 3), превышающие размер паразита (Kazachenko, 2005). Гистологические исследования показали, что опухоль состоит из волокнисто-эпителиальной и хрящевой ткани. Эпителиальные клетки содержат красный пигмент, их ядра уменьшены. Периферия опухоли представлена крупными пузырьевидными слизистыми клетками. Внутри опухоли находятся прослойки рыхлой соединительной ткани с большим количеством коллагеновых волокон. Между прослойками волокнистой соединительной ткани встречаются изолированные участки гиалинового хряща. Имеются структурные изменения жаберных лепестков, расположенных в области опухоли: перерождение однослойного кубического эпителия вторичных ламелл в многослойный, в результате чего происходит частичное или полное слипание соседних жаберных лепестков. При опухолеобразовании наблюдаются увеличение объема жаберной хрящевой ткани, расширение кровеносных капилляров, инфильтрация соединительной и эпителиальной ткани жаберных лепестков клетками крови (Жадько, Казаченко, 1997).

Влияние паразитических копепод на внутренние органы рыб. К паразитам, воздействующим на внутренние органы рыб, относятся представители родов *Pennella*, *Naemobaphes*, *Cardiodectes*, *Sarcotretes*, *Sarcotaces*. При поражении копеподой *Pennella exocoeti* печени летучих рыб в ее тканях появляется

Рис. 3. Опухоли жаберных лепестков *Carassius auratus gibelio*, вызванные *Sinergasilus undulatus* (по: Kazachenko, 2005)

Fig. 3. Tumours of branchiate filaments of *Carassius auratus gibelio* caused by *Sinergasilus undulatus* (from: Kazachenko, 2005)



жир (собственные данные). Головогрудь и часть шеи копепода *Sarcotretes scopeli* проникают в полость тела хозяев, при этом паразиты обхватывают печень рыбы и находятся на ее поверхности, но чаще головогрудь погружена в печень, при этом объем последней по сравнению с объемом печени незараженных рыб уменьшается примерно в 2 раза. Несколько раз мы наблюдали, как головогрудь *S. scopeli* располагалась около кишечника, при этом его просвет был в этом месте в два раза меньше по сравнению с просветом остальной части кишечника.

Внедрение копепод в брюшную полость рыб приводит к сжатию внутренних органов, особенно паренхиматозных, и нарушению их нормальной жизнедеятельности. Такое явление наблюдается при лернеозе (возбудитель *Lernaea cyprinacea*), пенеллезе (возбудитель *P. hawaiiensis*) и других болезнях, вызываемых мезо- и эндопаразитами (Казаченко, Курочкин, 1974; Khalifa, Post, 1976; Faisal et al., 1988). В полости тела у анального отверстия рыб рода *Sebastes* локализуется копепода *Sarcotaces arcticus* (Казаченко, 1986).

Поражение паразитическими копеподами сердца рыб. Почти у всех представителей рода *Haemobaphes* (кроме *H. cresseyi*) головной конец тела по кровеносным сосудам достигает сердца. Головогрудь копепода *H. diceraus* находится в сердце минтая *Theragra chalcogramma*, а туловище паразита — в жаберной полости (Казаченко, 1969; Grabda, 1975).

Представители родов *Lernaeosera*, *Haemobaphes* и *Cardiodectes* всегда достигают сердца и питаются исключительно кровью рыб.

Поражение стенки тела рыб паразитическими копеподами. Представители сем. Pennellidae, Sphyrriidae, Lernaeidae перфорируют брюшную стенку тела хозяев, попадают в брюшную полость и затем повреждают внутренние органы рыб. Например, такие случаи известны для *L. cyprinacea*, которая проникает даже в печень (Faisal et al., 1988). *P. hawaiiensis* тоже способна проникать через стенку тела кабан-рыбы и вызывать изменения внутренних органов (Казаченко, Курочкин, 1974).

Образование опухолей внутренних органов. Головогрудь и часть шеи представителей сем. Pennellidae и Sphyrriidae глубоко проникают в ткани хозяев, а их генитальный комплекс и брюшко находятся во внешней среде, некоторые из паразитов достигают огромных размеров (до 10 см и более). Вокруг *Pennella* образуется опухоль, достигающая размера грецкого ореха или даже лимона, имеющая твердость хряща, а после отмирания копепода — кости (Wilson, 1917; Poisson, Razet, 1953). Вокруг *P. hawaiiensis* всегда имеется сравнительно крупная зона темной уплотненной ткани в виде соединительнотканной капсулы. В этих местах имеются гнойные очаги с некрозом (Васильков, Козаченко, 1974; Казаченко, Курочкин, 1974; Казаченко, Жадько, 1998).

Кроме пенелл, в мускулатуре локализуются и другие копеподы. Например, в исследованных нами образцах головогрудь и шея *Sphyryon* sp. находились в мускулатуре *E. robustus* (см. рис. 1); на поверхности тела рыбы наблюдалась опухоль диаметром 12 и высотой 3 мм; чешуя на опухоли отсутствовала, кожа легко снималась; у фиксированного формалином материала на внешней поверхности цисты была темная пигментированная пленка; окружающие капсулу мышечные волокна рыхлые; размер капсулы составил: длина 13, ширина 6 и высота 6 мм. В мускулатуре рыб паразитируют представители таких родов, как *Legnaea*, *Legnaeenicus*, *Opistholagna*, *Pennella*, *Rebelula*, *Sarcotaces*, *Sphyryon* (рис. 4) (Казаченко, 1999).

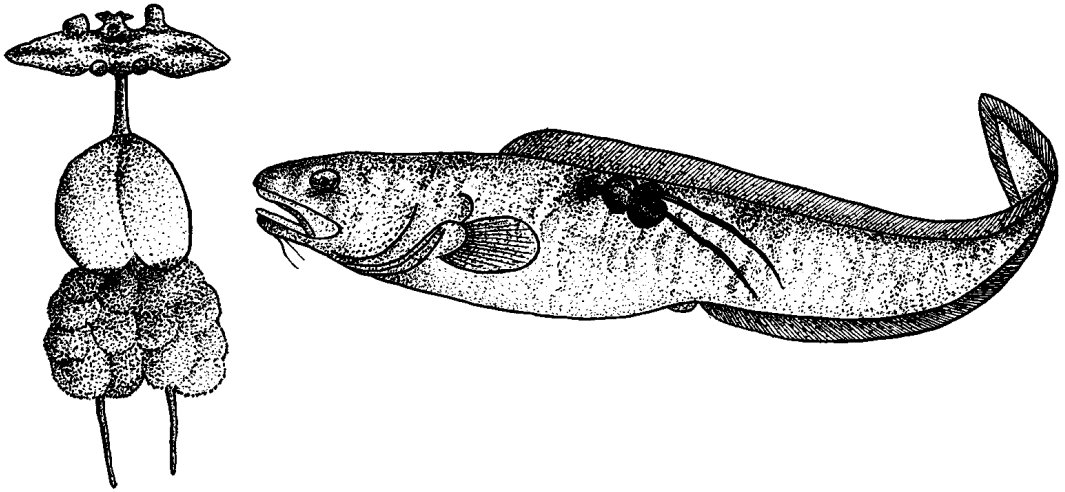


Рис. 4. *Sphyryon laevigatus* (слева) на *Genypterus blacodes* (справа) (по: Kazachenko, 2005)

Fig. 4. *Sphyryon laevigatus* (left) on *Genypterus blacodes* (right) (from: Kazachenko, 2005)

Эндопаразитические копеподы *Sarcotaces arcticus* располагаются в полости тела у анального отверстия рыб рода *Sebastes* и всегда образуют опухоли диаметром 2,5–3,0 см; паразит покрыт соединительнотканной оболочкой, между ней и копеподой находится жидкость темного цвета (Казаченко, 1986). Капсулы образуются вокруг паразитов, проникающих в ткани рыб. Стенка капсулы, как правило, состоит из трех слоев. Внешний и средний слои состоят из фиброэластичной соединительной ткани, образованной клетками с длинными цитоплазматическими отростками с крупными овальными ядрами, содержащими диффузный хроматиновый материал. Внутренний слой капсулы образован тесно расположенными коллагеновыми волокнами.

Заключение

Паразитические копеподы оказывают патогенное влияние на весь организм хозяина в целом, поражая все его органы. Имеются экто- и мезопаразиты, вызывающие слепоту, образование гематом в полостях лобных костей, разрушающие кожные покровы, редуцирующие жаберные лепестки, перфорирующие стенку тела хозяина, поражающие печень, сердце и мускулатуру рыб.

Список литературы

Абросов В.Н., Бауер О.Н. Эргазилос пеляди в озерах Псковской области // Изв. ГОСНИОРХ. — 1959. — Т. 49. — С. 213–216.

Бауер О.Н. Экология паразитов пресноводных рыб (взаимоотношения паразита со средой обитания) // Изв. ГОСНИОРХ. — 1959. — Т. 49. — С. 5–206.

- Бауер О.Н., Бабаев Б.** *Sinergasilus major* (Markewitsch, 1940), его биология и патогенное значение // Изв. АН ТуркмССР. Сер. биол. — 1964. — Т. 3. — С. 63–67.
- Березанцев Ю.А.** Инкапсуляция личинок паразитических нематод и цестод в тканях позвоночных как форма взаимоотношений паразита и хозяина : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Л., 1964. — 33 с.
- Березанцев Ю.А.** Инкапсуляция личиночных стадий цестод в тканях промежуточных хозяев // Acta Veterinaria Acad. Scientiarum Hungaricae. — 1962. — Т. 12, вып. 1. — С. 87–98.
- Березанцев Ю.А.** Формирование капсул личинок паразитических червей // Тр. ЛСГМИ. — 1963. — Т. 83. — С. 180–185.
- Васильков Г.В., Козаченко Н.Г.** Пораженность пристипомы рачками из рода *Pennella* // Ветеринария. — 1974. — № 9. — С. 108–109.
- Гаевская А.В.** Болезни промысловых рыб Атлантического океана : монография / А.В. Гаевская, А.А. Ковалева. — Калининград, 1975. — 124 с.
- Жадько Е.А., Козаченко В.Н.** Гистопатологические изменения жаберного аппарата серебряного карася под влиянием паразитической копеподы синергазилус // Первый конгресс ихтиологов России. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 377.
- Козаченко В.Н.** К изучению паразитических ракообразных минтая // Вопр. морской биологии : тез. докл. 2-го Всесоюз. симпоз. мол. ученых. — Киев : Наук. думка, 1969. — С. 54–55.
- Козаченко В.Н.** Определитель семейств и родов паразитических копепод (Crustacea: Copepoda) рыб. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2001. — Ч. 1. — 161 с.; ч. 2. — 253 с.
- Козаченко В.Н.** Паразитические копеподы (Crustacea, Copepoda) рыб рода *Sebastes* (Scorpaenidae) // Тр. ЗИН АН СССР. — 1986. — Т. 155. — С. 155–169.
- Козаченко В.Н.** Паразитические копеподы (Crustacea: Copepoda), вызывающие снижение качества рыбной продукции // Вторая Междунар. науч.-техн. конф. "Пища. Экология. Человек" : тез. докл. — М., 1997. — С. 99.
- Козаченко В.Н.** Паразитические копеподы (Crustacea: Copepoda), вызывающие снижение качества рыбной продукции // Хранение и перераб. сельхозсырья. — 1999. — № 2. — С. 40–41.
- Козаченко В.Н., Жадько Е.А.** Влияние паразитических копепод на рыб / Дальрыбвтуз. — Владивосток, 1998. — 69 с. — Деп. во ВНИЭРХ 23.07.98, № 1330-рх98.
- Козаченко В.Н., Курочкин Ю.В.** О новом виде паразитических копепод — *Pennella hawaiiensis* sp. nov. от кабан-рыбы *Pentaceros richardsoni* // Изв. ТИНРО. — 1974. — Т. 88. — С. 42–53.
- Козаченко В.Н., Плюснин В.В.** Влияние паразитических копепод *Clavella irina* (Crustacea: Copepoda: Lernaeopodidae) на жаберные лепестки трески *Gadus macrocephalus* (Pisces: Gadiformes: Gadidae) // Рыбохозяйственные исследования океана. Т. 2 : Мат.-лы юбилейн. науч. конф. — Владивосток, 1996. — С. 182–183.
- Козаченко В.Н., Титар В.М.** Особенности географического распространения и практическое значение паразитических копепод рыб Тихого океана // Междунар. симпоз. по паразитологии и патологии мор. организмов : тез. докл. сов. участников. — Л. : Наука, 1981. — С. 33–41.
- Козаченко В.Н., Титар В.М.** Особенности географического распространения и практическое значение паразитических копепод рыб Тихого океана // Биологические основы рыбоводства: паразиты и болезни рыб. — М. : Наука, 1984. — С. 189–200.
- Красилов В.А.** Охрана природы: принципы, проблемы, приоритеты : монография. — М. : Ин-т охраны природы и заповедного дела, 1992. — 174 с.
- Курочкин Ю.В., Козаченко В.Н.** О случаях прикрепления морских паразитических калигид и аргулид к коже человека при погружении в воду // Изв. ТИНРО. — 1975. — Т. 98. — С. 257–258.
- Лебедев Б.И.** Очерки по биоразнообразию и эволюционной паразитологии : монография. — Владивосток : Дальнаука, 1995. — 208 с.
- Спасский А.А.** О месте паразитологии в системе знаний и ее значении в деле охраны и рационального использования биологических ресурсов // Рациональное использование, охрана, воспроизводство биологических ресурсов и экологическое воспитание. — Запорожье, 1988. — С. 98–102.
- Baudouin M.** Une nouvelle maladie du spratt (*Clupea spratta*) cause par un copepode parasite (*Lernaeenicus sardinae*) // C. R. Acad. Sci. — 1917. — № 165. — P. 410–411.

Benz G.W., Adamson S.A.M. Disease caused by *Nemesis robusta* (van Beneden, 1851) (Eudactylinidae: Siphonostomatoida: Copepoda) infections on gill filaments of thresher sharks *Alopias vulpinus* (Bonnaterre, 1758), with notes on parasite ecology and life history // Can. J. Zool. — 1990. — Vol. 68, № 6. — P. 1180–1187.

Benz G.W., Deets G.W. *Kroyeria casey* sp. nov. (Kroyeridae: Siphonostomatoida), a parasitic copepod infesting gills of night sharks (*Carcharhinus signatus* (Poey, 1868)) in the western North Atlantic // Can. J. Zool. — 1986. — Vol. 64, № 11. — P. 2492–2498.

Boxshall G.A. The histopathology of infection by *Lepeophtheirus pectoralis* (Muller) (Copepoda; Caligidae) // J. Fish Biol. — 1977. — Vol. 10, № 4. — P. 411–415.

Brandal P.O., Egidus E. Treatment of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis* Kroyer, 1838) with neguvon—description of method and equipment // Agriculture. — 1979. — Vol. 18, № 2. — P. 183–188.

Collins M.R. *Hatschekia oblonga* (Copepoda, Caligoida) from yellowtail snapper (*Ocyurus chrysurus*) in the Florida Keys // J. Wildlife Diseases. — 1984. — Vol. 20, № 1. — C. 63–64.

Dzidziul A. The pathogenicity of *Lernaea cyprinacea* L. in the cases of heavy infestation, in *Carassius* (L.) // Acta parasitol. Polon. — 1973. — Vol. 21, № 18. — P. 281–288.

Eiras J.C. Some aspects of the infection of bib, *Trisopterus luscus* (L.), by the parasitic copepod *Lernaeocera lusci* (Bassett-Smith, 1896) in Portuguese waters // J. Fish Biol. — 1986. — Vol. 28. — P. 141–145.

Faisal M., Easa M. el-S., Shalaby S.I., Ibrahim M.M. Epizootics of *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) in imported cyprinids to Egypt // Tropenlandwirt. — 1988. — Vol. 89. — P. 131–141.

Grabda J. Crustaceans-parasites of marine fishes // Wiadom. parasitol. — 1977. — T. 23, № 1–3. — P. 171–176.

Grabda J. Observations on penetration of *Lernaeolophus sultanus* (Milne Edwards, 1840) (Lernaeoceridae) in organs of *Pneumatophorus colias* (Gmelin, 1788) // Acta ichthyol. et piscator. — 1972. — Vol. 2, № 1. — P. 115–125.

Grabda J. Observations on the localisation and pathogenicity of *Haemobaphes diceranus* Wilson, 1917 (Copepoda; Lernaeoceridae) in the gills of *Theragra chalcogramma* (Pallas) // Acta ichthyol. piscator. — 1975. — Vol. 5, № 2. — P. 13–23.

Guillaume C., Douëllou L., Romestand B., Trilles J.P. Influence d'un parasite hematophage: *Lernaeocera branchialis* (L., 1767) (Copepoda, Pennellidae), sur les constantes erythrocytaires de son hote *Merluccius merluccius* (L., 1758) // Rev. trav. Inst. peches marit. — 1983. — Vol. 47, № 1–2. — P. 55–61.

Hogans W.E. Mortality of cultured Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr caused by an infection of *Ergasilus labracis* (Copepoda: Poecilostomatoida) in the lower Saint John River, New Brunswick // J. Fish. Dis. — 1989. — Vol. 12, № 5. — P. 137–140.

Hotta H. The parasitism of saury (*Cololabis saira*) infected with parasitic copepoda, *Caligus macarovi* Gussev during fishing season in 1961 // Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab. — 1962. — № 21. — P. 50–56.

Jones J.B. Parasitic copepods of albacore tuna (*Thunnus alalunga*) in the South Pacific // Bull. Plancton Soc. Jap. — 1991. — Spec. vol. — P. 419–429.

Kabata Z. Copepoda (Crustacea) parasitic on fishes: problems and perspectives // Adv. Parasitol. — 1981. — Vol. 19. — P. 1–71.

Kabata Z. Crustacea as enemies of fishes : Diseases of fishes / Eds S.F. Snieszko, H.R. Axelrod. — B. 1. — Jersey City : T. F. H. Publications, Inc., 1970. — 171 p.

Kabata Z. Diseases caused by metazoans: crustaceans // Diseases of marine animals. Vol. 4, pt 1. — Hamburg : Biologische Anstalt Helgoland, 1984. — P. 321–399.

Kabata Z. Morphology of *Phrixecephalus cincinnatus* Wilson, 1908 (Copepoda: Lernaeoceridae) // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1967. — Vol. 25. — P. 515–526.

Kabata Z. *Phrixecephalus cincinnatus* Wilson, 1908 (Copepoda: Lernaeoceridae) : morphology, metamorphosis and host-parasite relationships // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1969. — Vol. 26. — P. 921–934.

Kabata Z., Forrester C.R. *Atheresthes stomias* (Jordan and Gilbert 1880) (Pisces: Pleuronectiformes) and its eye parasite *Phrixecephalus cincinnatus* Wilson, 1908 (Copepoda: Lernaeoceridae) in Canadian Pacific waters // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1974. — Vol. 31, № 10. — P. 1589–1595.

Kazachenko V.N. Influence of parasitic Copepoda on fish // Intern. Sympos. on Fisheries Management and Marine Policies in the East Asia. — Pusan, Korea : Pukyong National University, 2005. — P. 85–103.

Kazachenko V.N., Titar V.M. Special features of the geographical distribution and practical significance of parasitic copepods of the Pacific // NOAA Tech. Rep. NMFS. — 1985. — Vol. 25. — P. 85–88.

Khalifa K.A., Post G. Histopathological effect of *Lernaea cyprinacea* (a copepod parasite) on fish // Progressive Fish — Culturist. — 1976. — Vol. 38, № 2. — P. 110–113.

Khan R.A. Experimental transmission, development, and effects of a parasitic copepod, *Lernaeocera branchialis*, on Atlantic cod, *Gadus morhua* // J. Parasitol. — 1988. — Vol. 74, № 4. — P. 586–599.

Khan R.A., Lee E.M. Influence of *Lernaeocera branchialis* (Crustacea: Copepoda) on growth rate of Atlantic cod, *Gadus morhua* // J. Parasitol. — 1989. — Vol. 75, № 3. — P. 449–454.

Lahav M., Sarig S. *Ergasilus sieboldi* Nordmann infestation of grey mullet in Israel fish ponds // Bamidgah. — 1967. — Vol. 19. — P. 69–80.

Luling E.H. Gowebschaden durch parasitare, besonders durch *Elytrophora brachyptera* // Z. Parasitenk. — 1953. — Bd. 16. — S. 84–92.

Moulton S.R., Hinck L.W., Harp G.L. A new record of parasitism in the fantail darter *Etheostoma flabellare* Rafinesque (Percidae: Etheostomatini) // J. Parasitol. — 1987. — Vol. 73, № 5. — P. 940.

Mugridge R.E.F., Stallybrass H.G., Hollman A. *Neoergasilus japonicus* (Crustacea: Ergasilidae). A parasitic copepod new to Britain // J. Zool. London. — 1982. — Vol. 197, № 4. — P. 551–557.

Murata A. Control of fish disease in Japan // NOAA Techn. Rep. NMFS. — 1992. — № 111. — P. 135–143.

Neuhaus E. Untersuchungen uber die Lebensweise von *Ergasilus sieboldi* Nordm. // Zeitschr. f. Fischerei. — 1929. — Bd. 27, H. 3. — S. 341–398.

Nigrelli R.F., Firth F.E. On *Sphyrion lumpi* (Kroyer) a copepod parasite on the redfish *Sebastes marinus* (Linnaeus) with special reference to the host-parasite relationships // Zoologica. Sc. Contr. N. Y. Zool. Soc. — 1939. — Vol. 24. — P. 1–10.

Payne A.I.L. Observation on some conspicuous of the Southern African kinglip *Genypterus capensis* // S. Afr. J. Mar. Sci. — 1986. — № 4. — P. 163–168.

Piasecki W., MacKinnon B.M. Life cycle of a sea louse, *Caligus elongatus* von Nordmann, 1832 (Copepoda, Siphonostomatoida, Caligidae) // Can. J. Zool. — 1995. — Vol. 73. — P. 74–82.

Poisson R., Razet P. A propos des pennes (Crustacees copepodes) parasites des germans: *Pennella germonia fagei* nov. subsp. // Ann. sci. natur., Zool. et biol. anim. — 1953. — Vol. 15, ser. 11, № 3–4. — P. 397–403.

Price P.W. Evolutionary biology of parasites. — Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1980. — 237 p.

Quignard J.-P. Rapport entre la presence d'une "gibbosite frontale" chez les Labridae (Poissons, teleosteens) et le parasite *Leposiphilus labrei* Hesse, 1866 (copepode Philichthyidae) // Ann. parasitol. humaine et comparee. — 1968. — Vol. 43, № 1. — P. 51–57.

Schaperclaus W. Fischkrankheiten. — B. : Akademie Verlag, 1954. — 708 p.

Shotter R.A. The biology of *Clavella uncinata* (Muller) (Crustacea: Copepoda) // Parasitol. — 1971. — Vol. 63, № 3. — P. 419–430.

Smith F.G. Crustacean parasites of marine fishes // The Pathology of fishes. — Viskonsin : Univ. Press, 1975. — P. 189–203.

Sutherland D.R., Wittrock D.D. The effects of *Salmincola californiensis* (Copepoda: Lernaeopodidae) on the gills of farmed rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Can. J. Zool. — 1985. — Vol. 63, № 12. — P. 2893–2901.

Threlfall W. Some parasites from the ocean sunfish, *Mola mola*, in Newfoundland // Can. Field Natur. — 1967. — Vol. 81, № 3. — P. 168–172.

White H.C. "Sea lice" (*Lepeophtheirus*) and death of salmon // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1940. — Vol. 5. — P. 172–175.

Wilson C.B. North American parasitic copepods belonging to the family Lernaeidae, with a revision of the entire family // Proc. U.S. Nat. Mus. — 1917. — Vol. 53. — P. 1–150.

Wootten R., Smith J.W., Needham E.A. Aspects to the biology of parasitic copepods *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus* on farmed salmonids and their treatment // Proc. Roy Soc. Edinburgh. — 1982. — B. 81, № 3. — P. 185–197.