

Фракции глобулинов были ярко выражены у 50 % особей трески и 36 % особей наваги. В 18 % случаев у наваги отсутствовали фракции альбуминов, что может свидетельствовать о подавлении гуморальной составляющей врожденного иммунитета.

Визуально была определена разная степень выраженности фиброзного воспаления. Особи с преобладанием *Alteromonas sp.* не имели фиброзного воспаления. При доминировании бактерий *Vibrio sp.*, *Corynebacterium sp.*, *Photobacterium sp.* фиброзное воспаление было среднего уровня. Наиболее выраженное фиброзное воспаление было отмечено у особей с преобладанием *Pseudomonas sp.* При количестве паразитов больше 10 наблюдали изменения в белковых профилях рыб ( $p < 0,05$ ), меньшее количество существенным образом не влияло на белковый профиль сыворотки крови. Характер этих изменений, вероятно, связан с бактериальной флорой.

Повышение температуры воды является сильным стрессом для холодноводных рыб, а на тепловодных сильно влияют скачки температуры. Как у морских, так и у пресноводных, как в естественных условиях, так и в аквакультуре это приводит к угнетению иммунных функций организма. Следствием этого, при наличии дополнительных факторов, снижающих резистентность, возникают различные инфекционные заболевания и инвазии. В аквакультуре низка вероятность заражения многоклеточными паразитами в силу использования терапевтических препаратов и методов очистки от промежуточных хозяев гельминтов. Исходя из разнообразия инфекций, представленных у изученных рыб, можно сделать вывод о том, что снижается не только гуморальный иммунитет (его изменения отражаются на белковом профиле сыворотки крови), но и клеточное звено защиты.

**Литература:**

1. Бауер О.Н., Мусселиус В.А., Стрелков Ю.А. 1981. Болезни прудовых рыб / Изд. 2-е, переработанное и дополненное. М.: Легкая и пищевая промышленность.

2. Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука.

3. Кондратьева И.А., Киташова А.А. 2002. Функционирование и регуляция иммунной системы рыб. Сравнительная иммунология. Т. 23, № 2, с. 97-101.

4. Кондратьева И.А., Ярилин А.А., Егорова С.Г. и др. 2004. Практикум по иммунологии: Учебное пособие для студ. высш. учеб. заведений. М.: изд. центр «Академия», 272 с.

5. Маклакова М.Е., Кондратьева И.А., Пичугина Т.Д., Борисова М.Н. 2008. Диагностика заболеваний по белковому профилю сыворотки крови рыб. Российский иммунологический журнал. Т.2 (11), 2-3, с. 168.

6. Maklakova M. E., Kondratieva I. A., Mikhailova E. S., Stupin R. V., Khapchaev Sh. Yu., and Kasumyan A. O. 2011. Effect of Antibiotics on Immunophysiological Status and Their Taste Attractiveness for Rainbow Trout Parasalmo (=Oncorhynchus) mykiss (Salmoniformes, Salmonidae). Journal of Ichthyology. V. 51, № 11, P. 1131-1142.

**Maklakova M.E., Khapchaev Sh.Yu., Stupin R.V., Kondratieva I.A. – M.V. Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, e-mail: mariya.msu@gmail.com**

**Effects of thermal stress on fish immunoreactivity**

Thermal stress causes inhibition of immunity, resulting in occurrence of various abnormalities and infection in fish found both in natural and artificial habitats. Given the presence of additional factors, various infectious diseases and infestations may develop that impair resistance. The data obtained show a decrease in both cellular and humoral immunity of fish due to thermal stress.

**Keywords:** thermal stress, inhibition of immunity, abnormalities and infections in fish, decrease in cellular and humoral immunity of fish

## Паразитические копеподы (Crustacea: Copepoda) рыб: строение, адаптация к паразитизму

Д-р биол. наук, профессор В.Н. Казаченко, аспирант Н.Н. Самотылова – Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет (ФГБОУ ВТО «Дальрыбвтуз»), samotrina@gmail.com

На основании собственных и литературных данных обобщены сведения о морфологии паразитических копепод рыб, показаны новообразования копепод и их адаптации к паразитизму. Приведены сведения о строении конечностей копепод: первые и вторые антенны, мандибулы, первые и вторые максиллы, максиллипеды, плавательные конечности, закономерности их изменения в связи с переходом к паразитическому образу жизни.

**Ключевые слова:** паразитические копеподы, морфология, первые и вторые антенны, мандибулы, первые и вторые максиллы, максиллипеды, плавательные конечности, новообразования, адаптации к паразитизму



Рис. 1. *Lernanthropinus decapteri* (Pillai, 1964) на жаберных лепестках *Decapterus maruadsi*

Паразитические копеподы – разнообразная и многочисленная группа ракообразных; их известно более 8000-11000 видов, среди которых имеются свободноживущие, комменсалы, полупаразиты и

паразиты [1]. На рыбах зарегистрировано 1600-1800 видов копепод [2]. Многие из них причиняют значительный вред хозяевам, портят товарный вид сырца и продукции, вызывая необоснованные браковки рыбы и рыбной продукции [3; 4; 5].

На рыбах известно 3114 номинальных видов паразитических копепод, а валидных – 1857, относящихся к 304 родам 41 семейства 4 подотрядов [6].

Для определения паразитических копепод важно знать их морфологию и строение конечностей. Известно 9 форм тела паразитических копепод, обитающих на рыбах, форма тела копепод зависит от их локализации на рыбе (рис 1) [6].

Характер локализации паразитических копепод на теле хозяев свидетельствует о том, что форма тела у паразитических копепод является результатом выработавшихся в процессе эволюции морфологических адаптаций паразита к своему хозяину. Это становится очевидным, если сравнить габитус разных систематических категорий копепод, имеющих одну и ту же локализацию на теле рыбы.

Калигоидная форма тела (рис. 2) связана в своем происхождении с поверхностью тела рыб, филихтиоидная – с сейсмочувствительной системой, сфириоидная – с мускулатурой. Как правило, одинаковую форму тела имеют близкородственные семейства копепод, например, калигоидную форму тела имеют представители семейств *Caligidae*,

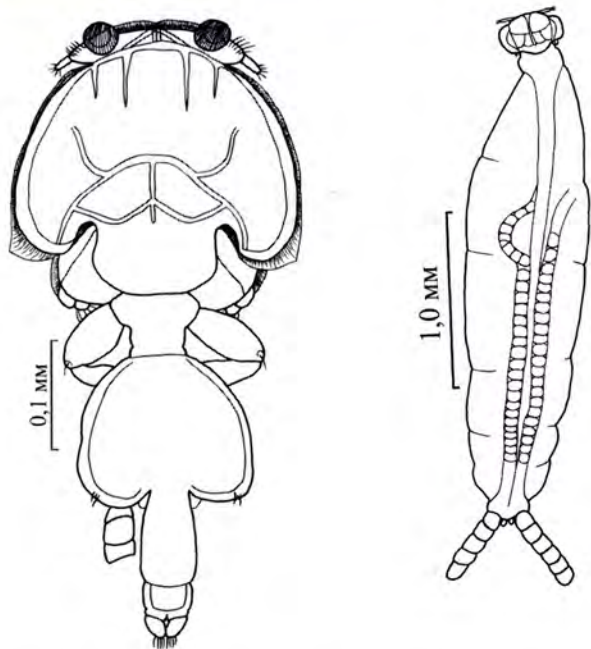


Рис. 2. *Caligus robustus* Bassett-Smith, 1898 (оригинал)

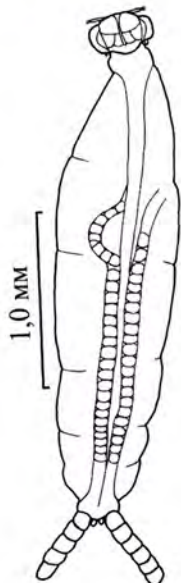


Рис. 3. *Hatschekia foliolata* Redkar, Rangnekar, Murti, 1950 (оригинал)

*Cecropidae, Dissonidae, Euryphoridae, Pandaridae* у *Trebiidae*. Хотя калигоидная форма тела сформировалась на поверхности тела рыб, но представители некоторых этих семейств паразитируют в ротовой и жаберной полостях, ноздрях, на жаберном аппарате рыб (например, *Cecropidae*, часть *Caligidae*).

Габитус разных форм тела различен и, как показано выше, одну форму тела образуют близкородственные семейства, но иногда эта закономерность не прослеживается, например, сфириоидную форму тела имеют представители трех разных подотрядов копепоид: *Poecilostomatoida* (некоторые *Chondracanthidae*), *Cyclopoidea* (*Afrolernaeidae, Lernaeeidae, Pillainidae, Scleropedidae*), *Siphonostomatoida* (*Sphyriidae, Pennellidae*). Это говорит о том, что они переходили к паразитизму в разное время.

Форма тела копепоид коррелирует с органами фиксации. Копепоиды с мощными органами прикрепления имеют менее обтекаемую форму тела (хондракантиоидную, лернантропоидную и др.). Паразиты, являющиеся эндопаразитами (филихтиоидная и нематодоидная формы тела), не имеют мощных органов прикрепления, часто у них редуцированы конечности, выполняющие фиксаторную роль у других копепоид.

Под влиянием образа жизни у копепоид, ведущих паразитический образ жизни, четко прослеживаются определенные закономерности в изменении формы тела: 1) увеличение размеров тела по сравнению со свободноживущими копепоидами (например, *Chondracanthidae, Lernanthropidae, Sphyriidae, Pennellidae* и др.); 2) слияние сегментов тела и исчезновение между ними границ; 3) редукция брюшка (некоторые *Pennellidae, Caligidae* и др.); 4) торсия тела (представители некоторых родов *Pennellidae*); 5) образование отростков на головогруди, шее, туловище, генитальном комплексе (некоторые *Pennellidae, Philichthyidae, Caligidae, Euryphoridae*); 6) конвергентное образование длинной шеи у представителей разных подотрядов (*Poecilostomatoida, Cyclopoidea* и *Siphonostomatoida*); 7) превращение головогруди в своеобразную присоску (*Bomolochidae, Caligidae* и др.); 8) приспособления к уменьшению сопротивления тела о воду (плоская и нитевидная форма тела). Конвергентность в строении тела копепоид разных систематических категорий говорит о том, что они в процессе эволюции осваивали сходные экологические ниши в разное время.

Наиболее широко распространены среди копепоид зудактилоидная форма тела (рис. 3), которая встречается у представителей 10 семейств, циклопоидная – у 9, сфириоидная – у 8, калигоидная – у 6, хондракантоидная – у 6, лернантропоидная (рис. 4) – у 3, лернеопоидная – у 2 семейств, филихтиоидная и нематодоидная – у 1 семейства.

Такое многообразие форм тел паразитических копепоид говорит о том, что они находятся на стадии эволюционного прогресса и эволюция их идет по типу теломорфоза, т.е. приспособления к новым условиям обитания, которые копепоиды находят в новых адаптивных зонах.

**Конечности паразитических копепоид**

Конечности паразитических копепоид весьма многообразны по строению; под влиянием паразитического образа жизни они претерпели значительные изменения.

**Первые антенны (антеннулы)** одноветвистые, могут быть большими или маленькими, члениковость хорошо выражена (например, *Bariaka*) или совершенно отсутствует (*Acanthochondria*), количество члеников колеблется от 2 (например, *Caligidae* и близкие семейства) до 18 (некоторые *Eudactylinidae*); количество и степень развития щетинок первых антенн варьирует (рис. 5).

**Вторые антенны (антенны)** у взрослых обычно одноветвистые, часто на дистальном конце имеют хитиновый коготь (например, *Caligidae* и др.) (рис. 6) и выполняют функцию прикрепления, у некоторых двуветвистые (*Lernaepodidae*), реже – клешневидные (*Pennellidae* и др.).

**Постантенный отросток** в виде небольшого когтя располагается латерально относительно вторых антенн, имеется у некоторых копепоид калигоидной формы тела, выполняет фиксаторную функцию.

**Мандибулы** в виде стилета, на дистальном конце которого имеются зубы (*Siphonostomatoida*); в виде серпа, несущего один или два ряда маргинальных зубов (*Chondracanthidae* и близкие семейства); в виде стержня с двумя отростками (*Bomolochidae* и близкие семейства).

**Первые максиллы (максиллулы)** в виде папиллы со щетинками (например, *Hatschekia*), иногда сильно хитинизированы с одной или двумя ветвями (например, *Caligidae*) (рис. 7). Порой первые максиллы имеют вид отростка (протоподит), который переходит в эндоподит, оканчивающийся 2-3 папиллами, несущими щетинки, кроме того, сбоку от этого отростка имеется экзоподит, подверженный разной степени редукции, иногда экзоподит отсутствует (*Lernaepodidae*). Некоторые копепоиды имеют редуцированные первые максиллы, которые представлены короткими щетинками.

**Вторые максиллы (максилла)** у большинства взрослых – одноветвистые конечности, состоящие из нескольких члеников, на дистальном конце имеются шипы (например, *Caligidae* и близкие семейства) (рис. 8), иногда имеют вид «рук» (*Lernaepodidae*), на дистальном конце которых находится орган прикрепления (булла), имеющий форму чаши, блюдца, звезды или шара, порой «руки» принимают форму ремня (*Naobranchiidae*), которым паразит обхватывает жа-

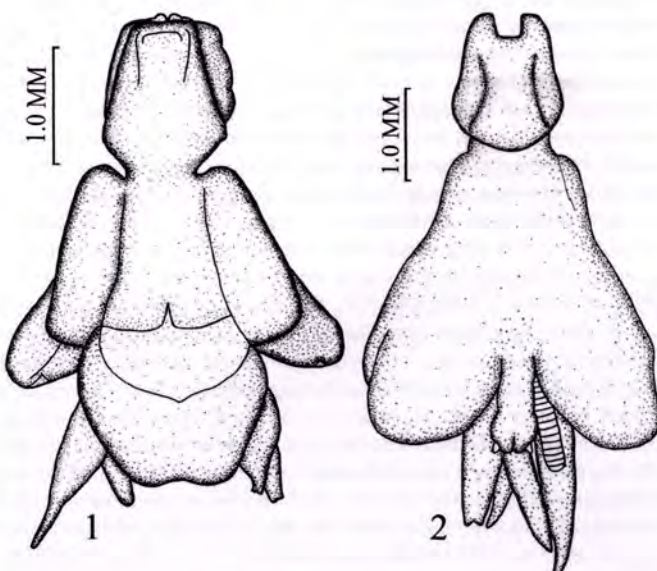


Рис. 4. 1. - *Lernanthropus alatus* Pillai, 1964 (оригинал); 2. - *Lernanthropinus sphyraenae* (Yamaguti et Yamasu, 1959) (оригинал)

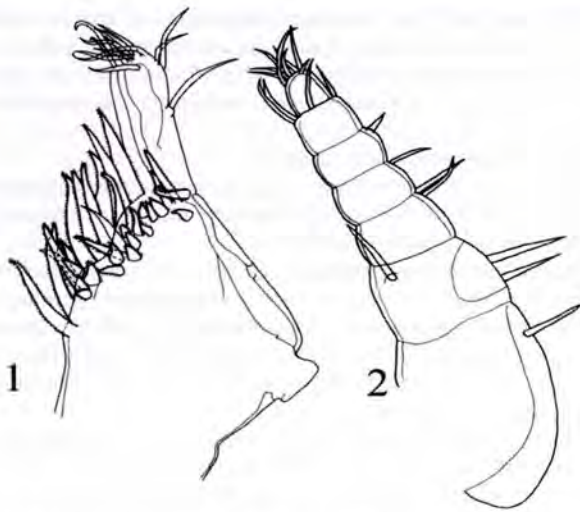


Рис. 5. Первая антенна: 1 - *Caligus arii* Bassett-Smith, 1898 (оригинал); 2 - *Lernanthropinus decapteri* (Pillai, 1964) (оригинал)

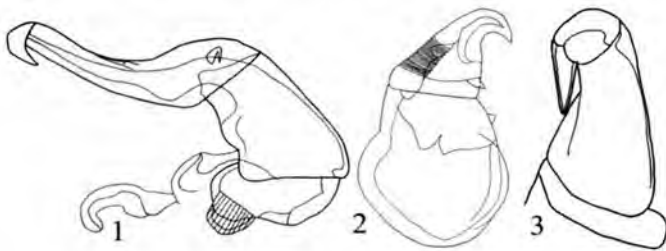


Рис. 6. Вторая антенна: 1 - *Caligus confusus* Pillai, 1961 (оригинал); 2 - *Lernanthropus otolithi* Pillai, 1963 (оригинал); 3 - *Hatschekia foliolata* Redkar, Rangnekar, Murti, 1950 (оригинал)

берные лепестки хозяина; у некоторых копепоидов вторые максиллы в виде бугорка или небольшой пластины с когтем, одной или двумя щетинками (*Sphyriidae*). В последнем случае они не принимают участие в фиксации к хозяину.

**Максиллипеды** большинства паразитических копепоидов имеют вид ложной клешни (например, *Caligidae* и близкие семейства) (рис. 9); у меньшего числа видов максиллипеды представлены отростком, состоящим из нескольких члеников примерно одинаковой ширины, заканчивающимся когтем (*Chondracanthidae*). Иногда максиллипеды отсутствуют (*Pennellidae*).

**Плавательные (грудные) конечности.** Первая-четвертая пары ног двуветвисты, пятая-шестая - редуцированы и представлены небольшими папиллами, вооруженными 2-3 щетинками (рис. 10). Общая тенденция изменения грудных конечностей проявляется в следующем. У копепоидов со слабо измененными конечностями границы между члениками эндоподита и экзоподита хорошо заметны, но под влиянием паразитического образа жизни ноги видоизменяются, количество члеников уменьшается (*Caligidae*, *Hatschekiidae* и др.), при этом границы между члениками исчезают, конечности могут трансформироваться в одноветвистые (*Chondracanthidae*, *Ergasilidae*, *Taeniocanthidae* и др.), превратиться в папиллы, несущие несколько щетинок, наконец, конечности могут быть представлены одной-тремя щетинками (*Caligidae*, *Hatschekiidae* и др.) или же исчезнуть совсем (*Lernaeopodidae*, *Sphyriidae*). Редукция плавательных конечностей, объясняется тем, что они, как правило, у взрослых копепоидов не выполняют плавательной функции (кроме *Caligidae*, *Ergasilidae* и других, близких им по экологии, семействам). Такие изменения захватывает не только плавательные, но и другие конечности, например, первую и вторую антенны рода *Lophoura*, которые представлены небольшими бугорками. Это объясняется тем, что первая и вторая антенны сфириид не принимают участия в фиксации, прикрепление осуществляется по принципу заякоривания при помощи новообразований - отростков головогруди, иногда эту же функцию выполняют отростки шеи.

Наименее изменены плавательные конечности копепоидов циклопоидной, калигоидной и зудактилоидной форм тела; у них они

двуветвисты, члениковость, как правило, хорошо выражена, имеются хитиновые шипы, принимающие участие в фиксации к хозяину. У копепоидов лернантропоидной формы тела первая и вторая пары ног сильно редуцированы, вторая пара иногда отсутствует, а третья и четвертая - листовидные, пятая - одноветвистая, маленькая или отсутствует. Копепоиды сфириидной формы тела имеют редуцированные первую-четвертую пары конечностей (*Pennellidae*) или же они отсутствуют (*Sphyriidae*). Во взрослом состоянии у копепоидов лернеопоидной формы тела грудные конечности отсутствуют и только у некоторых видов их можно рассмотреть под электронным сканирующим микроскопом. Копепоиды хондракантоидной формы тела могут иметь все пары конечностей, или же ни одной (например, *Lernaeosolea*, *Markevitchielinus*). Копепоиды филихтиоидной и нематоидной форм тела имеют сильно редуцированные конечности. Изменения грудных конечностей при переходе копепоидов к паразитическому образу жизни происходят в следующем направлении: исчезает оперение щетинок, появляются хитиновые шипы, участвующие в фиксации к хозяину; редуцируются щетинки; происходит утрата члениковости; редукция одной из ветвей; полное исчезновение конечностей. Редукция конечностей зависит от экологии копепоидов.

#### Новообразования у паразитических копепоидов рыб

К новообразованиям паразитических копепоидов относятся **присоски (луночки)** некоторых копепоидов калигоидной формы тела, которые способствуют лучшей фиксации к хозяину; **булла**, выполняющая при фиксации роль якоря; **отростки в виде рогов** на переднем конце тела копепоидов сфириидной формы тела, также выполняющие фиксаторную функцию; **отростки брюшка** копепоидов сфириидной формы тела, которые, как принято считать, принимают 1) участие в дыхании и 2) гасят турбулентные потоки; другие отростки тела (**пальцевидные, крыловидные**) тоже предназначены для улучшения гидродинамических свойств тела копепоидов; многочисленные **сенсорные образования** в виде волосков, щетинок, мембран; на разных конечностях имеются **крючковидные образования**, принимающие участие в фиксации к хозяину; особым приспособлением к паразитированию на личиночной стадии является **лобная нить**, при помощи которой личинка крепится к хозяину (например, *Caligidae* и *Lernaeopodidae*).

Способ фиксации - одна из адаптаций к паразитическому образу жизни. Здесь выделяется несколько способов прикрепления: **обхватывание** (например, обхватывание жаберных лепестков вторыми антеннами эргасилид), **присасывание** (луночки у копепоидов калигоидной формы тела; присасывание при помощи головогруди у копепоидов с калигоидной и части копепоидов с циклопоидной формами тела), **протыкание тканей** (многие виды копепоидов протыкают ткани хозяев при помощи постантенных отростков, вторых антенн,

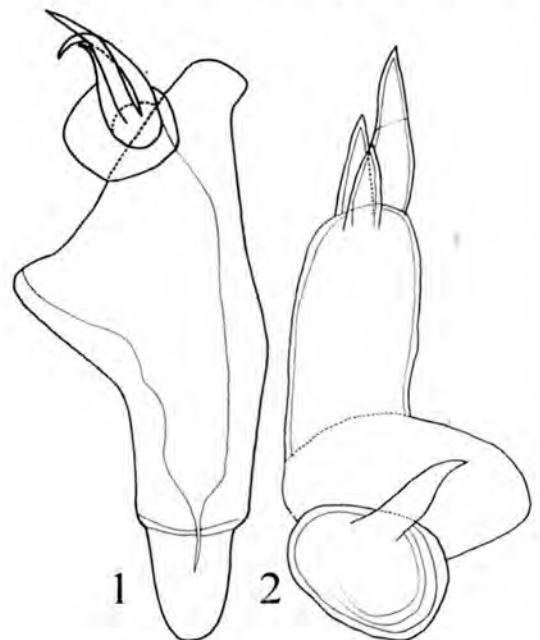


Рис. 7. Первая максилла (максиллула): 1 - *Caligus robustus* Bassett-Smith, 1898 (оригинал); 2 - *Lernanthropus otolithi* Pillai, 1963 (оригинал)

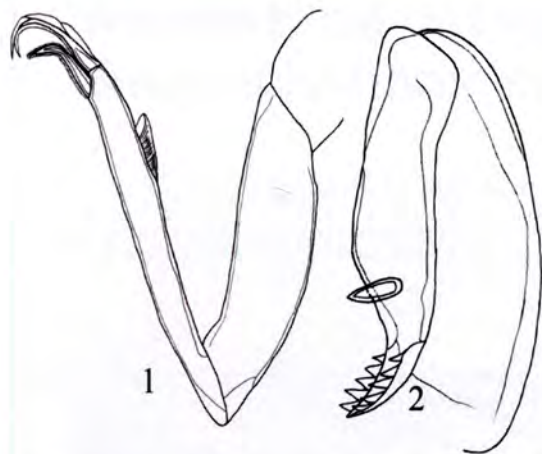


Рис. 8. Вторая максилла: 1 – *Caligus robustus* Bassett-Smith, 1898 (оригинал); 2 – *Lernanthropinus decapteri* (Pillai, 1964) (оригинал)

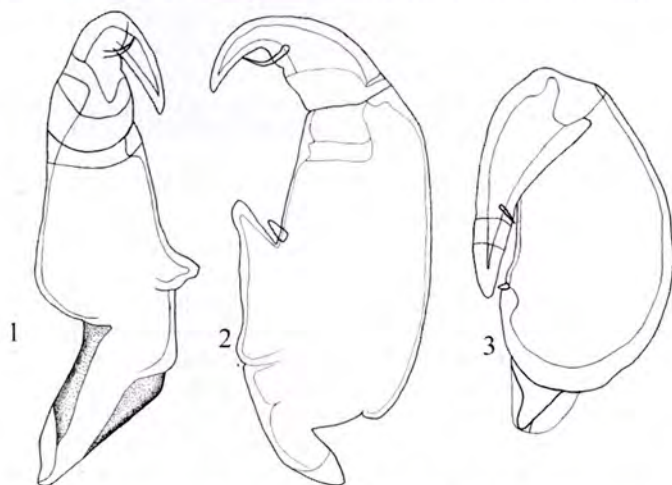


Рис. 9. Максиллипод: 1 - *Caligus confusus* Pillai, 1961 (оригинал); 2 - *C. robustus* Bassett-Smith, 1898 (оригинал); 3 - *Sagum sanguineus* (Song, 1976) (оригинал)

максиллипод и базальных когтей третьей пары плавательных ног, **зачемление тканей** (при помощи клешни или ложной клешни), **заякоривание** (при помощи буллы у копепод с лернеоподоидной формой тела и роговидных отростков копепод со сфириоидной формой тела, а также на личиночной стадии некоторых копепод при помощи лобной нити), **свободное нахождение** в тканях и полостях хозяина (эндопаразиты со сфириоидной и нематоидной формами тел).

**Адаптации паразитических копепод к обитанию на рыбах**

У паразитических копепод, в отличие от свободноживущих форм, наблюдается исчезновение сегментации тела. Если у копепод с циклопоидной формой габитус тела близок к свободноживущим копеподам, то по мере приспособления к паразитическому образу жизни все больше и больше наблюдается утрата сегментации тела. У паразитов со сфириоидной формой тела, оно длинное, червеобразное и на переднем конце имеет роговидные отростки, которыми паразит крепится, как лапами якоря, в теле хозяина, при этом в воде находится часть шеи и туловище (генитальный комплекс) с яйцевыми мешками. Существует зависимость между диаметром туловища таких копепод и скоростью движения хозяев. У копепод, паразитирующих на рыбах нектона, туловище прогонистое (*Pennella*, *Parinia*, *Peroderma* и др.), что снижает сопротивление о воду, т.к. оно немного шире шеи, а у копепод с такой же формой тела, но паразитирующих на менее быстроходных рыбах, диаметр туловища больше диаметра шеи в несколько раз (*Sphyron*, *Lophoura*, *Norkus*, *Phrixocephalus* и др.). Если же копеподы со сфириоидной формой тела (*Haemobaphes*, *Lernaesocera*) локализируются в жаберной полости тела, где скорость токов воды низкая, то яйцевые мешки спиралевидные, а у паразитирующих на рыбах нектона, когда часть копеподы находится в мускулатуре, а другая часть в воде – нитевидные и

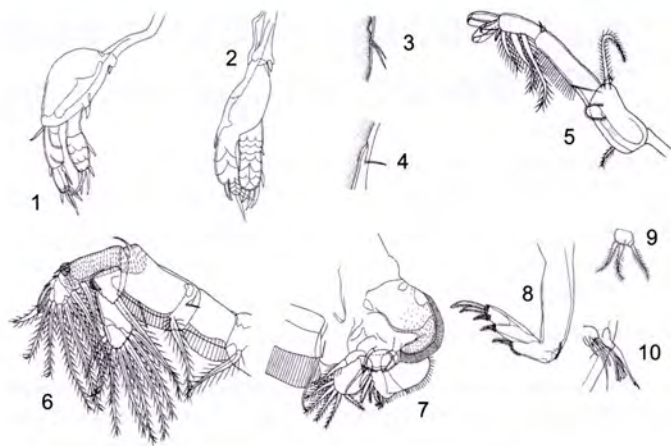


Рис. 10. Плавательные ноги: *Hatschekia rotundigenitalis* Yamaguti, 1939 (оригинал); 1 - первая плавательная нога; 2 - вторая плавательная нога; 3 - третья плавательная нога; 4 - четвертая плавательная нога. *Caligus arii* Bassett-Smith, 1898 (оригинал); 5 - первая плавательная нога; 6 - вторая плавательная нога; 7 - третья плавательная нога; 8 - четвертая плавательная нога; 9 - пятая плавательная нога. *S. pelamydis* Krøyer, 1863 (оригинал); 10 - пятая плавательная нога

не скручены в спираль. У копепод, имеющих иную форму тела и паразитирующих на медленно плавающих рыбах – яйцевые мешки колбасовидные или сосисковидные и яйца расположены в несколько рядов.

Паразитический образ жизни повлиял на размеры копепод. Длина свободноживущих копепод колеблется от долей миллиметра до 10-15 мм, в то время как некоторые паразитические копеподы рыб «достигают длины примерно 60 см» [2], что является несомненным результатом паразитического образа жизни. Наиболее крупными являются представители семейств *Pennellidae* и *Sphyriidae*, длина которых достигает 10-15 см.

**Литература:**

1. Marcotte B.M. The imperatives of copepod diversity; perception, cognition, competition and predation // Crust. Phylogeny, 1983. – P. 47-73.
2. Kabata Z. Copepods parasitic on fishes. Synopsis of the British fauna (N.S.). – 1992. – N. 47. – P. 1-246.
3. Казаченко В.Н. Паразитические копеподы (Crustacea: Copepoda), вызывающие снижение качества рыбной продукции // Доклады 2-ой международной научн. конфер. «Пища. Экология. Человек» № 2, 1999. – С. 40-41.
4. Kazachenko V.N. Influence of Parasitic Copepoda on Fish // International Symposium on Fisheries Management and Marine Politics in the East Asia. Pukyong National University. Busan, S. Korea, 2005. – P. 85-103.
5. Казаченко В.Н. Влияние паразитических копепод на рыб // Известия ТИНРО, 2008. – Т. 157. – С. 204-213.
6. Казаченко В.Н. Определитель семейств и родов паразитических копепод (Crustacea: Copepoda) рыб. – Владивосток: Дальрыбвтуз, 2001. – Часть 1. – 161 с. Часть 2. – 252 с.

**Kazachenko V.N., Doctor of Sciences, professor, Samotylova N.N., post-graduate – Far Eastern State Technical Fisheries University (FSBEE Dalrybvtuz), e-mail: samotnina@gmail.com**  
**Parasitic copepods (Crustacea: Copepoda) of fishes: morphology and adaptations for parasitism**

On the basis of own and literary data, the information on morphology of parasitic copepods of fishes is summarized, new structures of copepods are shown along with their adaptations for parasitism. Data on limbs structure of copepods are presented including the description of first and second antennae, mandibles, first and second maxillae, maxillipedes, swimming legs, and their changes due to transition to parasitism.

**Keywords:** parasitic copepods, morphology, first and second antennae, mandible, first and second maxillae, maxillipedes, swimming legs, new structures, adaptations for parasitism