

УДК 591.69-7

Н.Н. Самотылова¹, В.Н. Казаченко¹, Ю.Ч. Цой²¹Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет,
690087, г. Владивосток, ул. Луговая., 52б²Вонсанский рыбохозяйственный институт,
690950, пр. Канвон, г Вонсан, Хэан-дон, КНДР**СТРОЕНИЕ КОНЕЧНОСТЕЙ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ КОПЕПОД РЫБ
(CRUSTACEA: COPEPODA) И ИХ АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ**

Приведены морфологические описания конечностей и новообразований паразитических копепод рыб, показано их адаптивное значение. Двухветвистые плавательные конечности (плезиоморфный признак) в процессе эволюции превращаются в одноветвистые (апоморфный признак) вплоть до их редукции; границы между члениками исчезают; уменьшается количество члеников экзо- и эндоподитов.

Ключевые слова: копеподы, паразиты, конечности, шипы, щетинки, новообразования, редукция, экзоподит, эндоподит.

**N.N. Samotylova, V.N. Kazachenko, Yu.Ch. Choi
TEXTURE OF APPENDAGES OF PARASITIC COPEPODS OF FISH**

Morphological descriptions of appendages and new growths parasitic copepods of fishes are given, their adaptive value is shown. Two-branchy swimming appendages (plesiomorphic sign) in the course of evolution turn in one-branchy (apomorphic sign) up to their reduction; borders between segments disappear; the quantity segments ekzo- and endopodits decreases.

Key words: copepods, parasites, appendages, thorns, setae, new growths, reduction, exopod, endopod.

Введение

Морфология паразитических копепод имеет большое значение при определении видов. Относительно недавно предложена классификация форм тела паразитических копепод, которая полезна при определении паразитических копепод рыб [1]. В научной литературе имеется огромное количество статей, в которых приведены морфологические описания разных видов копепод, но отсутствуют сравнительные описания конечностей, их приспособительное значение. Назрела необходимость обобщить закономерности строения конечностей и новообразований паразитических копепод рыб.

Объекты и методы исследований

Объектом исследования являются паразитические копеподы рыб. Материал исследования базируется на собственных и литературных данных. Сбор и обработка материала проводились по общепринятым методам [2].

Результаты и их обсуждение

Мы опускаем описание форм тела паразитических копепод и отсылаем читателя к первоисточнику [1]. Ниже приводятся описания конечностей, новообразований паразитических копепод и их адаптивное значение.

Первая антенна (антеннула). Исходная форма первой антенны – одноветвистая конечность. Диаметр члеников уменьшается к дистальному концу. У паразитических видов количество члеников колеблется от 2 (представители калигоидной формы тела) до 18 (род *Variasa*, эудактилиноидная форма тела); она выполняет функцию осязания и прикрепления.

Первенство по количеству члеников первой антенны среди копепод принадлежит паразитам эудактилиноидной формы тела, их количество колеблется от 3 до 18. Представители родов *Eudactylina* и *Hatschekia* (рис. 1) имеют когтеобразные шипы на основании первой антенны.

Копеподы циклопидной формы тела имеют 4-7-члениковые первые антенны. Представители родов *Bomolochus*, *Dicrobomolochus*, *Nothobomolochus* также имеют когтевидные щетинки, выполняющие фиксаторную функцию.

Первая антенна копепод лернантропидной формы тела 6-7-члениковая, границы между члениками выражены слабо, количество щетинок уменьшено.

Первая антенна копепод лернеоподоидной формы тела 4-члениковая, вооружение развито слабо, иногда апикальное вооружение отсутствует.

Первая антенна копепод калигоидной формы тела 2-члениковая, оперение выполняет сенсорную функцию (рис. 2).

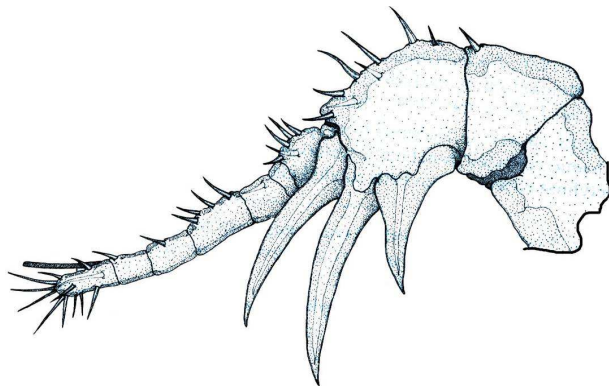


Рис. 1. Первая антенна
Eudactylinodes keratophagus [3]
Fig. 1. First antenna
Eudactylinodes keratophagus [3]

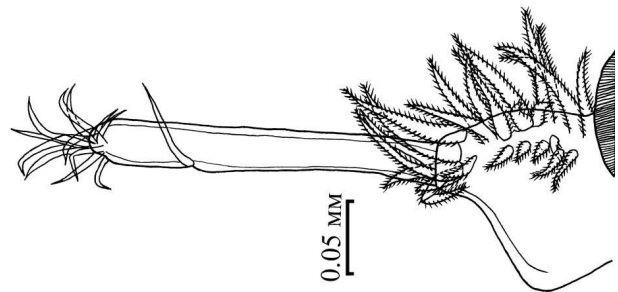


Рис. 2. Первая антенна
Caligus constrictus (оригинал)
Fig. 2. First antenna *Caligus constrictus* (original)

Члениковость первой антенны копепод сфириоидной формы тела выражена слабо (семейство Pennellidae), порой редуцируется и имеет вид папиллы (семейство Sphyrriidae).

Первая антенна копепод хондракантоидной формы тела варьирует от четко выраженной члениковости (*Diocus*, *Rhynchochondria*) до полной редукции (*Tanupleurus*), вооружение развито слабо.

У копепод филихтиоидной формы тела члениковость первой антенны и оперение выражены слабо, иногда первая антенна отсутствует.

Вторая антенна (антенна). Вторая антенна – первично двуветвиста.

Вторая антенна копепод лернеоподоидной формы тела маленькая, развита слабо, двуветвиста, прослеживается тенденция к 1-ветвистости (род *Clavella*).

Копеподы циклопидной формы тела имеют 4-6-члениковую вторую антенну. Копеподы эудактилиноидной формы тела имеют 2-5-члениковую вторую антенну, которая иногда слабо выражена (представители рода *Dichelesthium*), иногда имеется когтеобразный терминальный членик (семейства Pseudocycnidae, Hatschekiidae) (рис. 3).

Копеподы калигоидной формы тела имеют мощную, сильно хитинизированную вторую антенну, ее дистальный коготь острый, сильно изогнут; у разных видов степень изогнутости дистального когтя различна.

Вторая антенна копепод лернантропидной формы тела имеет вид ложной клешни.

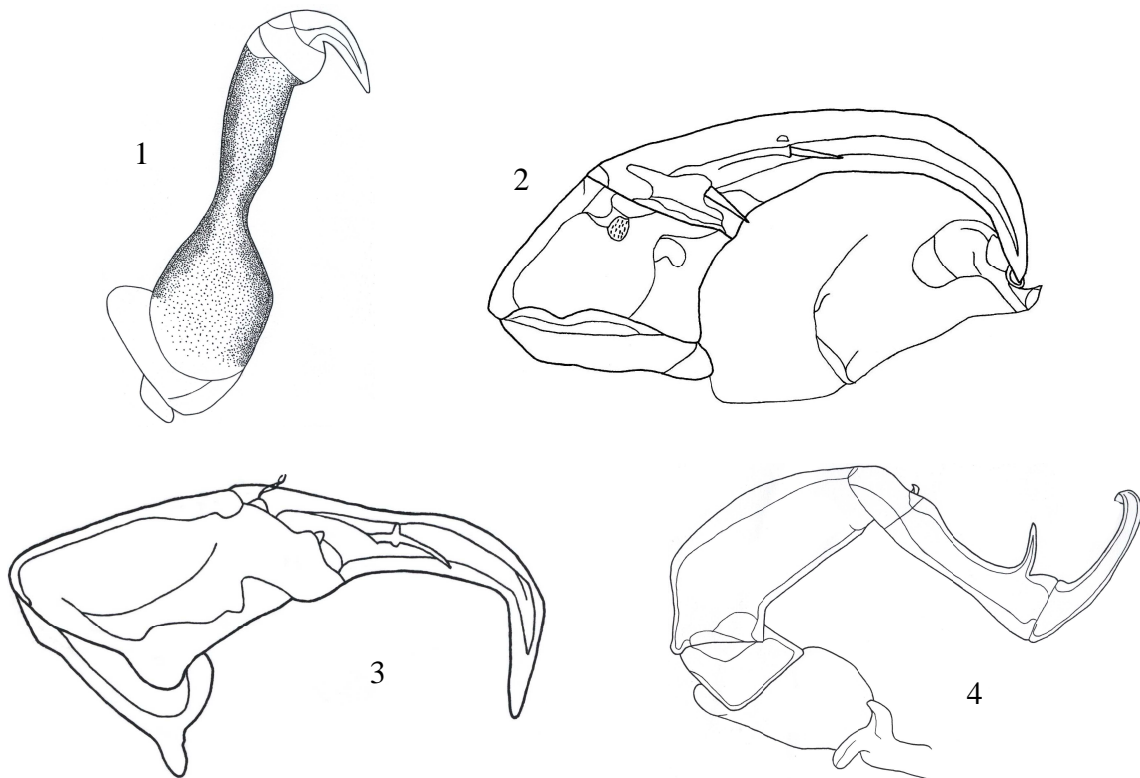


Рис. 3. Вторая антенна: 1 – *Hatschekia rotundigenitalis* (оригинал); 2 – *Caligus arii* (оригинал); 3 – *C. bonito* (оригинал); 4 – *Hermilius* sp. (оригинал)
 Fig. 3. Second antenna: 1 – *Hatschekia rotundigenitalis* (original); 2 – *Caligus arii* (original); 3 – *C. bonito* (original); 4 – *Hermilius* sp. (original)

Копеподы сфериоидной формы тела имеют редуцированную вторую антенну, которая имеет вид папиллы, она не принимает участия в фиксации паразита к хозяину, так как эту функцию выполняют роговидные отростки головогруди копеподы.

Копеподы хондракантоидной формы тела имеют когтевидную, сильно хитинизированную, лишенную сегментации вторую антенну.

Копеподы филихтиоидной формы тела имеют редуцированную вторую антенну; на ее редукцию повлиял эндопаразитический образ жизни этих копепод.

Постантеннальный отросток. В литературе эта конечность называлась по-разному: «максиллярный крючок», «первая максилла», «постантеннальный отросток», «постантеннальный крючок» [4, 5, 6, 7, 8, 9]. Постантеннальный отросток (рис. 4) – новообразование и выполняет фиксаторную функцию, он имеет вид изогнутого шипа, расположенного постлатерально относительно основания первой антенны, иногда он отсутствует (представители семейств Lernaepodidae, Naobranchiidae, Pennellidae).

Мандибула. Исходный тип строения мандибулы – 2-ветвистая конечность (появляется на науплиальной стадии); имеет разное строение у разных групп копепод.

Мандибула *пэцилостоматоидных* копепод имеет отростки (семейства Ergasilidae, Vamolochidae, Taeniacanthidae, Tuccidae и Telsidae) или серповидный зазубренный коготь (семейство Chondracanthidae). Мандибула *циклопоидного* типа строения – маленькая, 1-члениковая, имеет небольшой отросток. Мандибула *сифностоматоидного* типа строения имеет вид стилета, на дистальном конце которого расположены зубцы, иногда они отсутствуют (семейства Hatschekiidae, Pennellidae). У калигид количество зубов мандибулы – постоянный признак.

Парагнат. Парагнат имеется только у представителей подотряда Poesilostomatoida. Парагнат располагается позади мандибулы, имеет пальцеобразную форму, может нести шипики или же имеет вид лопасти; эта морфологическая структура является хорошим видовым признаком у тениакантид, бомолехид и плохо изучена у хондракантид, так как у последних ее трудно исследовать. Функция парагната неизвестна, полагают, что он принимает участие в продвижении пищи.

Первая максилла (максиллула). Первая максилла – исходно двуветвистая конечность. У паразитических копепод она выполняет функцию осязания (лернеоподоидная, эудактилиноидная формы тела) или принимает участие в фиксации паразита к хозяину (калигоидная форма тела), рис. 5.

Первая максилла копепод циклопоидной формы тела имеет вид небольшой пластины, иногда – округлой (семейства Ergasilidae, Bomolochidae, Taeniacanthidae).

У копепод эудактилиноидной формы экзо- и эндоподит первой максиллы отделены друг от друга, так как симподит редуцирован. У других копепод эудактилиноидной формы тела эта конечность двуветвиста (семейства Eudactylinidae, Kroyeriidae, Dichelethiidae).

У копепод калигоидной формы тела (рис. 5) (Caligidae, Trebiidae, Euryphoridae и др.) эндоподит сильно хитинизирован, 1-3-ветвист, экзоподит маленький и представлен папиллой, несущей три щетинки, одна из ветвей может быть слабо развита Dissonidae, Pandaridae. Иногда в пределах одного семейства (например, Caligidae) первая максилла может быть одноветвистой (род *Caligus*) или двуветвистой (род *Lepeophtheirus*).

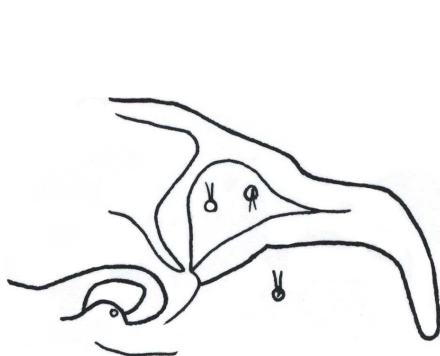


Рис. 4. Постантенный отросток *Caligus bonito* (оригинал)
Fig. 4. Postantennary process *Caligus bonito* (original)

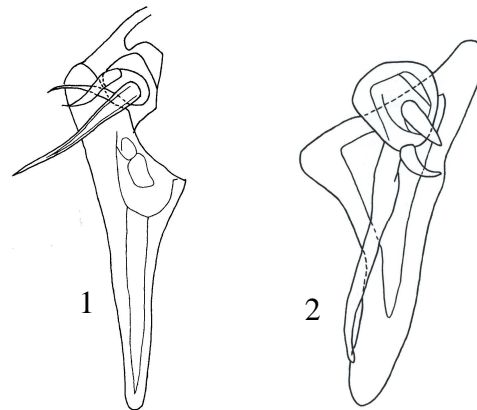


Рис. 5. Первая максилла (максиллула):
1 – *Caligus arii* (оригинал);
2 – *Caligus bonito* (оригинал)
Fig. 5. First maxilla (maxillule):
1 – *Caligus arii* (original); 2 – *C. bonito* (original)

У копепод лернантропоидной формы тела первая максилла двуветвиста, экзоподит маленький, эндоподит больше экзоподита.

У копепод сфириоидной формы симподит первой максиллы развит слабо, в виде когтя или лопасти, несущей короткие щетинки и шипы (семейства Chondracanthidae, Pennellidae, Sphyridae). Для некоторых родов семейства Lernaevidae (роды *Lernaegiraffa*, *Dysphorus*, *Taurocheros*) первая максилла неизвестна.

У копепод лернеоподоидной формы тела симподит первой максиллы слит с эндоподитом, экзоподит развит слабо или редуцирован.

Копеподы хондракантоидной формы тела имеют максиллу в виде небольшой лопасти с двумя щетинками разной величины или шипом и щетинкой.

Первая максилла копепод, имеющих филихтиоидную форму тела, 1-члениковая, короткая, несет коготь и короткие щетинки.

Вторая максилла (максилла). Вторая максилла копепод одноветвиста, вариабильна и выполняет фиксаторную функцию, тогда она имеет вид ложной клешни (семейства Hatschekidae, Lernanthropidae, Dichelesthidae и др.) или «рук» (семейство Lernaeopodidae), у других – сенсорную или локомоторную функции (Caligidae и близкие к ним семейства), рис. 6.

Максиллипед. Максиллипед имеет вид ложной клешни (рис. 7), выполняет фиксаторную функцию, у некоторых копепод принимает участие в питании, иногда эта конечность отсутствует (копеподы филихтиоидной формы тела).

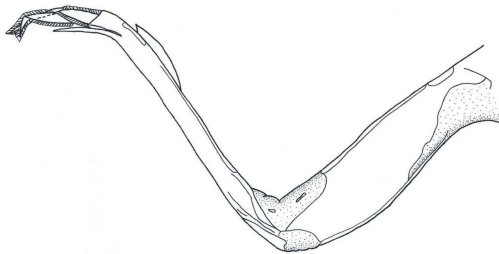


Рис. 6. Вторая максилла *Caligus arii* (оригинал)
Fig. 6. Second maxilla of *Caligus arii* (original)

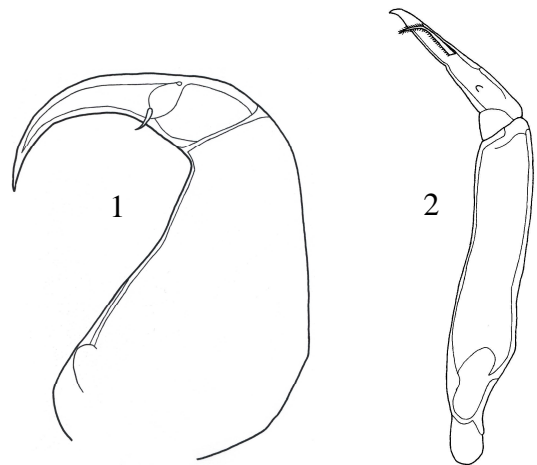


Рис. 7. Максиллипед: 1 – *Sinestius caliginus* (оригинал); 2 – *Caligus arii* (оригинал)
Fig. 7. Maxilliped: 1 – *Sinestius caliginus* (original); 2 – *Caligus arii* (original)

Плавательные конечности копепод расположены на грудных сегментах и выполняют локомоторную функцию. Исходный тип строения плавательных ног – двуветвистая конечность.

Самки паразитических копепод имеют четыре пары плавательных ног, самцы – на одну пару больше; иногда конечности полностью редуцируются (лернеоподоидная, некоторые копеподы со сфириоидной формами тела). Конечность (рис. 8) состоит из 2-членикового протоподита, несущего экзоподит (внешнюю ветвь) и эндоподит (внутреннюю ветвь); исходно каждая ветвь 3-члениковая. Пятая пара плавательных ног у многих копепод отсутствует или сильно редуцирована. Шестая пара ног у большинства копепод отсутствует или представлена несколькими щетинками. Копеподы лернеоподоидной формы тела не имеют плавательных ног, иногда рудименты плавательных ног (в виде отдельных щетинок) можно рассмотреть только при помощи электронного микроскопа [9]. Первая пара ног копепод хондракантоидной формы тела вариабильна: ветви ног члениковые, затем наблюдается исчезновение члениковости, редукция экзо- и эндоподитов, превращение конечности в одноветвистую и, наконец, в папиллообразный бугорок.

Новообразования паразитических копепод

Под влиянием паразитического образа жизни копеподы претерпевают разные морфологические изменения, в результате которых у них появляются новообразования, отсутствующие у свободноживущих предков. Такими органами у паразитических копепод рыб являются краевая мембрана карапакса, луночки, постантеннальные отростки и грудная фурка; эти образования являются апоморфными (рис. 9).

Новообразования можно классифицировать следующим образом:

- 1) хитиновые отростки (шпы и пластины);
- 2) папиллы и пальцеобразные отростки;
- 3) чувствительные образования;
- 4) фиксаторные образования.

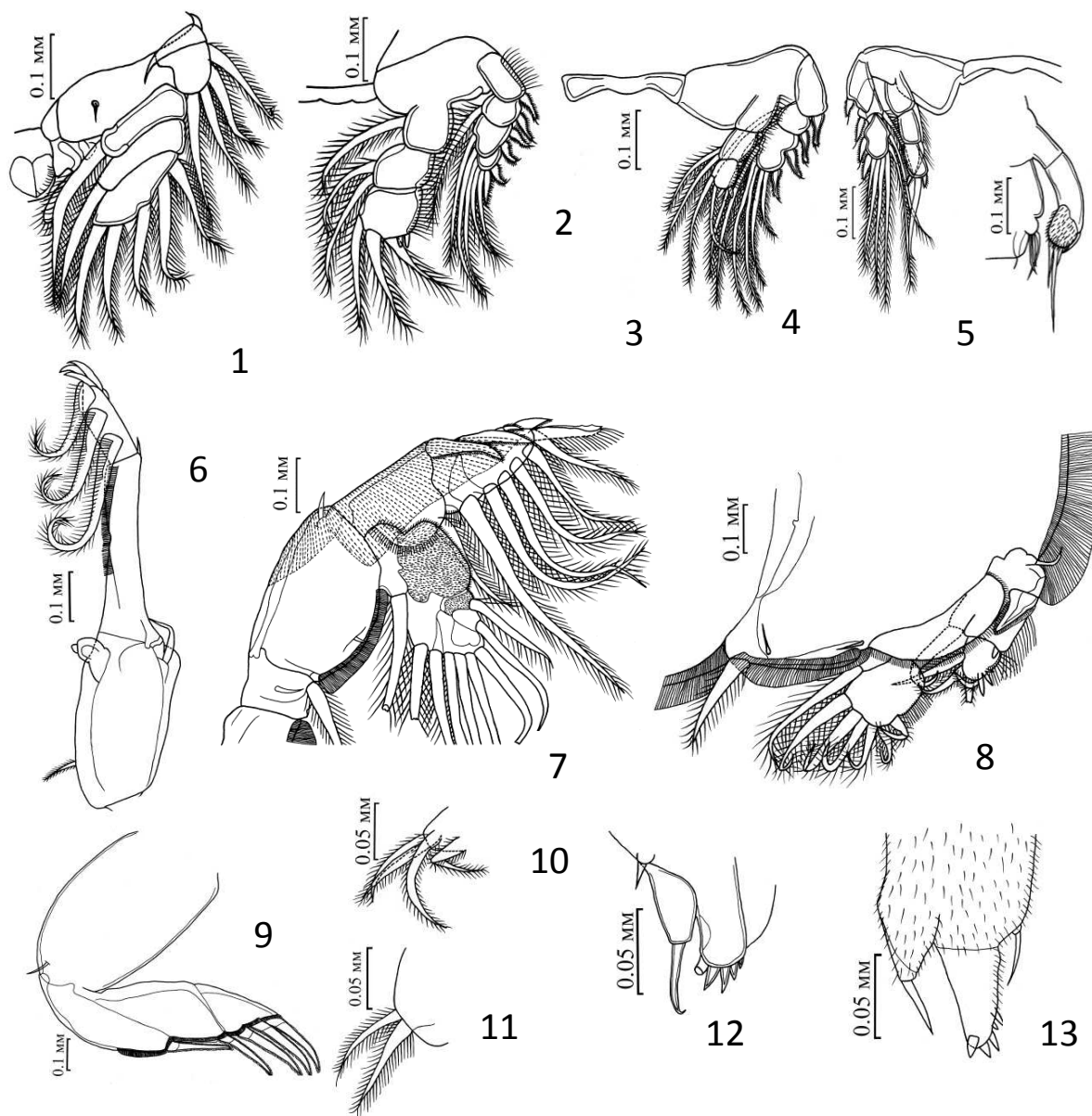


Рис. 8. Плавательные ноги. *Nothobomolochus gibber* (оригинал): 1 – первая плавательная нога; 2 – вторая плавательная нога; 3 – третья плавательная нога; 4 – четвертая плавательная нога; 5 – пятая плавательная нога; *Caligus robustus* самка (оригинал): 6 – первая нога; 7 – вторая нога; 8 – третья плавательная нога; 9 – четвертая плавательная нога; 10 – пятая нога; *C. robustus* самец (оригинал): 11 – шестая плавательная нога; *Lernanthropus villersi* (оригинал):

12 – первая плавательная нога; 13 – вторая нога

Fig. 8. Swimming legs. *Nothobomolochus gibber* (original): 1 – 1 leg; 2 – 2 leg; 3 – 3 leg; 4 – 4 leg; 5 – 5 leg; *Caligus robustus* female (original): 6 – 1 leg; 7 – 2 leg; 8 – 3 leg; 9 – 4 leg; 10 – 5 leg; *C. robustus* male (original): 11 – 6 leg; *Lernanthropus villersi* (original): 12 – 1 leg; 13 – 2 leg

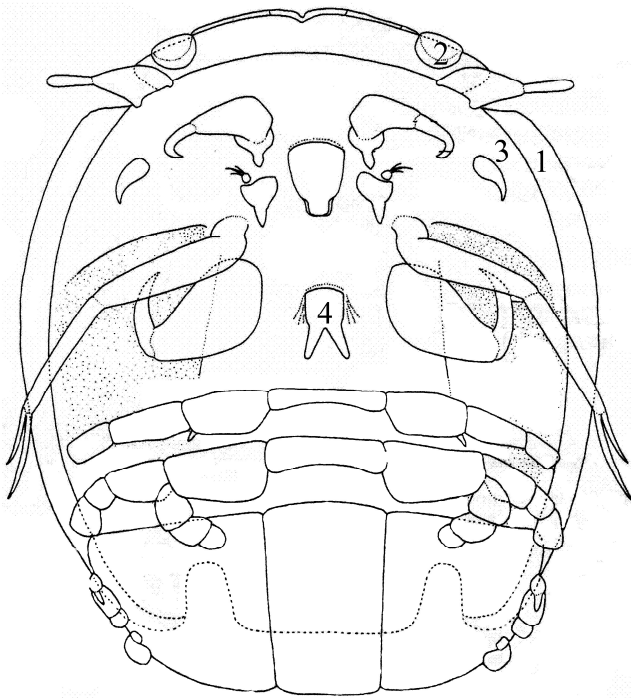


Рис. 9. Схема строения карапакса калигид (вентрально):

1 – краевая мембрана; 2 – луночка;
3 – постантенный отросток;
4 – грудная фурка [8]

Fig. 9. Diagram of ventral surface of caligids cephalothorax (ventral):

1 – hyaline membrane; 2 – lunule;
3 – postantennal process; 4 – sternal furca [8]

1. Хитиновые отростки можно подразделить на хитиновые шипы и хитиновые пластины.

Хитиновые шипы (кутикулярные шипы)

Хитиновые шипы имеются у многих видов паразитических копепод. К таким образованиям относится постантенный отросток, представляющий собой хитиновый изогнутый крючок с плоским основанием, на котором у некоторых видов находится небольшой добавочный шип. Постантенный отросток расположен постлатерально относительно основания первой антенны. У молодых особей его дистальная часть острая, а у старых – тупая, поскольку он выполняет фиксаторную функцию, то со временем изнашивается. Представители некоторых видов (например, виды рода *Caligus*), родов (*Phagus*, *Pseudotaeniacanthus*, *Taeniacanthodes*) и семейств (*Chondracanthidae*, *Therodamasidae*, *Lernaeopodidae*, *Naobranchiidae*, *Pennellidae*) не имеют этого отростка. Рядом с постантенным отростком у представителей *Caligidae* находится папилла с чувствительными волосками. Постантенный отросток *Taeniacanthidae* не имеет папиллы.

Представители семейства *Trebiidae* на вентральной стороне генитального комплекса имеют мелкие кутикулярные шипики, принимающие участие в фиксации копеподы к хозяину.

Копеподы представителей рода *Kroyeria* и часть видов рода *Hatschekia* на интерподальных пластинах имеют хитиновые шипы.

У представителей рода *Kroyeria* в синусах дорсального щита имеется по одному хитиновому шипу. Они принимают участие в фиксации, вонзаясь в ткани жаберного филамента, который находится с дорсальной стороны копеподы. Кутикулярные шипы имеются на задних углах сегментов (такие шипы имеются даже у свободноживущих копепод). Шипообразные отростки на постеролатеральных углах третьего грудного сегмента самцов рода *Philichthys xiphiae* помогают ему при фиксации в сенсорном канале хозяина. У представителей рода *Jusheyus* первый свободный грудной сегмент на дорсальной стороне несет пару хитиновых отростков, которые тоже принимают участие в фиксации. Ретростилеты *Gamidactylus*, расположенные на торакальных сегментах, принимают участие в прикреплении копеподы в обонятельных ямках рыб. Аналогичные образования имеются и у представителей рода *Tegobomolochus*, которые обитают в ноздрях рыб.

Буккальные стилеты находятся на вершине верхней губы внутренней поверхности ротовой трубки копепод. На дистальном конце они несут два щетинковидных отростка. Буккальные стилеты известны у некоторых представителей семейств Pennellidae, Caligidae и Lernaeopodidae (подотряд Siphonostomatoida).

Хитиновые пластинки

Кутикулярные образования могут быть и в виде пластин или крылообразных отростков; в зависимости от местоположения на теле копепод их называют дорсальными или латеральными пластинами, элитрами, крыловидными отростками или дорсолатеральными пластинами. Дорсальная пластина может быть непарным образованием, располагаться на переднем крае сегмента и покрывать его частично, полностью или же продолжаться дальше заднего края сегмента и покрывать следующий сегмент. Задний край такой пластины может иметь мелкую или глубокую выемку, говорящую, что эта пластина образована слиянием двух дорсолатеральных пластин. У самцов такие пластины меньше или же отсутствуют. Пластины чаще всего располагаются на грудных сегментах. Обычно такие пластины имеются у представителей семейств Pandaridae, Euryphoridae, Anthosomidae и некоторых других. Кабата [8] полагает, что пластины *Anthosoma crassum* выполняют защитную функцию. Копеподы, имеющие пластинчатые кутикулярные образования, паразитируют на нектонных рыбах, т.е. рыбах, плавающих очень быстро, и пластинчатые кутикулярные образования уменьшают турбулентность, образуемую за паразитом.

2. Папиллы и пальцеобразные отростки.

На переднем конце головогруды представителей семейств Pennellidae и Sphyrriidae имеются папиллы – бугорчатые, шаровидные или пальцевидные отростки. Кроме папилл на переднем конце тела (головогруды) имеются рогообразные отростки, которые при фиксации копеподы в тканях хозяина играют роль лап якоря. Мезопаразиты (сфириоидная форма тела) в качестве органов фиксации используют роговидные отростки головогруды.

К таким же отросткам относится парабазальная папилла второй антенны разных видов рода *Hatschekia*, функция ее неизвестна. Парабазальный отросток представителей рода *Lernanthropus* расположен у основания первой антенны. Флагеллум представителей рода *Pseudanuretes*, расположенный у основания второй максиллы, имеет вид щетинки или жгута. Последние два отростка, видимо, выполняют сенсорную функцию.

Многие копеподы (например, представители семейства Chondracanthidae) имеют пальцеобразные или конические отростки туловища, которые гасят турбулентные потоки, увеличивают поверхность дыхания, являются вместилищем петель матки. Отростки пенеллид, находящиеся на брюшке ракообразных, принимают участие в дыхании и улучшают гидростатические свойства копеподы, уменьшая турбулентные токи воды, образующиеся за копеподой. Туловищные отростки пенеллид имеются у *Peniculisa* и *Haemobaphes*.

3. Чувствительные образования представлены разнообразными щетинками (оперенными или нет), расположенными на конечностях, на дорсальной и вентральной поверхности тела, по краю карапакса копепод калигоидной формы тела.

4. Фиксаторные образования. Таких новообразований несколько.

Краевая мембрана карапакса Caligidae и близких к ним семейств предназначена для плотного прилегания края карапакса к хозяину и создания отрицательного давления под карапаксом, что способствует более плотному прикреплению копеподы к телу хозяина. Клапаном, отсасывающим воду из-под карапакса и закрывающим отверстие (задний синус карапакса), через которое удаляется вода, служит апрон третьей плавательной ноги и базальный коготь экзоподита этой же ноги, служащий для фиксации ноги к тканям хозяина.

Грудная фурка (рис. 10) находится на вентральной стороне карапакса многих видов копепод калигоидной формы тела. Она располагается между максиллипедами и первой парой ног. Ее широкое основание несет пару хитиновых ветвей, направленных вентрально.

Форма ветвей фурки у разных видов копепод разная: дистальные концы ветвей могут быть заострены, тупо оканчиваться или быть лопатовидными; ветви могут расходиться или сходиться; реже ветви дихотомически разветвлены или имеют небольшие добавочные ветви. В течение жизни форма грудной фурки может изменяться (у молодых и взрослых экземпляров), иногда у самцов и самок она отличается. У некоторых копепод латерально от грудной фурки расположены небольшие шипы или полукруглые образования. Грудная фурка работает одновременно со второй антенной и максиллипедами, образует распорку, состоящую из членов *вторая антенна – максиллипед – грудная фурка*, при этом площадь опоры значительно больше, чем площадь опоры у второй антенны *дистальный коготь – базальный шип*, так как расстояние между второй антенной, максиллипедом и грудной фуркой значительно больше, чем расстояние *дистальный коготь – базальный шип*. При фиксации этими тремя морфологическими образованиями дистальные концы грудной фурки направлены вперед, а коготь второй антенны и ее базальный шип – назад.

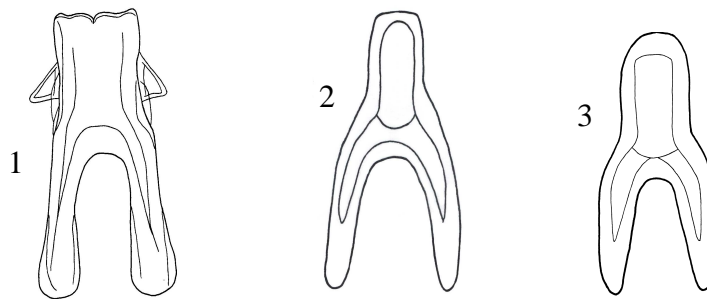


Рис. 10. Грудная фурка: 1 – *Caligus arii* (оригинал); 2 – *C. pelamydis* (оригинал); 3 – *C. bonito* (оригинал)

Fig. 10. Sternal furca: 1 – *Caligus arii* (original); 2 – *C. pelamydis* (original); 3 – *C. bonito* (original)

Многие представители семейства Pandaridae имеют так называемые адгезивные (прилипающие) пластинки, которые находятся на вентральной стороне головогруди у оснований конечностей. Полагают, что они принимают участие в фиксации копепод. Число и расположение пластин характерно для видов. Адгезивные пластины имеют бороздки. Существует корреляция между развитием адгезивных пластин и конечностей, около которых они расположены. Например, дистальный коготь вторых антенн *Echthrogaleus coleoptratus* развит слабо, а адгезивная пластина у основания этой конечности сильно развита. Некоторые представители родов (*Phyllothereus*) и виды (часть видов рода *Dinemoura*) пандарид не имеют адгезивных пластин.

Булла (непарный орган) имеется у представителей семейства Lernaeopodidae, она расположена на дистальном конце вторых максилл и выполняет фиксаторную функцию; булла погружается в ткани хозяина и состоит из рукоятки и якоря (рис. 11). Этот орган образуется из фронтальной железы, расположенной в передней части головы, секрет железы переносится в ткани хозяина при помощи вторых максилл. Форма буллы различная: шарообразная, блюдцевидная, булавовидная, звездообразная. У некоторых видов (например, у представителей родов *Dendrapta* и *Schistobrachia*) булла редуцируется, и тогда фиксация паразита осуществляется при помощи отростков, образованных вторыми максиллами; эти отростки могут древовидно ветвиться (род *Dendrapta*).

Некоторые копеподы калигоидной формы тела имеют пару мускулистых органов – присоски, которые расположены на фронтальной пластине у основания первых антенн. Эти органы аналогичны присоскам плоских червей. Они являются органами фиксации. Степень развития луночек у разных видов копепод разная; у некоторых видов края луночек плохо различимы, у других – хорошо. Кабата [8] считает, что трудно объяснить, поче-

му часть копепод с калигоидной формой тела имеет луночки, а другая – не имеет (например, представители рода *Caligus* имеют луночки, а *Lepeophtheirus* – не имеют). В то же время анализ экологии хозяев тех и других копепод показывает, что хорошо различимые края луночек имеются у видов, обитающих на быстрых пловцах, а плохо различимые – у обитающих на менее подвижных рыбах. Более того, у видов копепод, которые обитают на еще менее подвижных хозяевах, такой дополнительный орган фиксации отсутствует, например, виды подсемейства *Lepeophtheirinae*. Наличие присосок является апоморфным, а их отсутствие – плезиоморфным признаком.

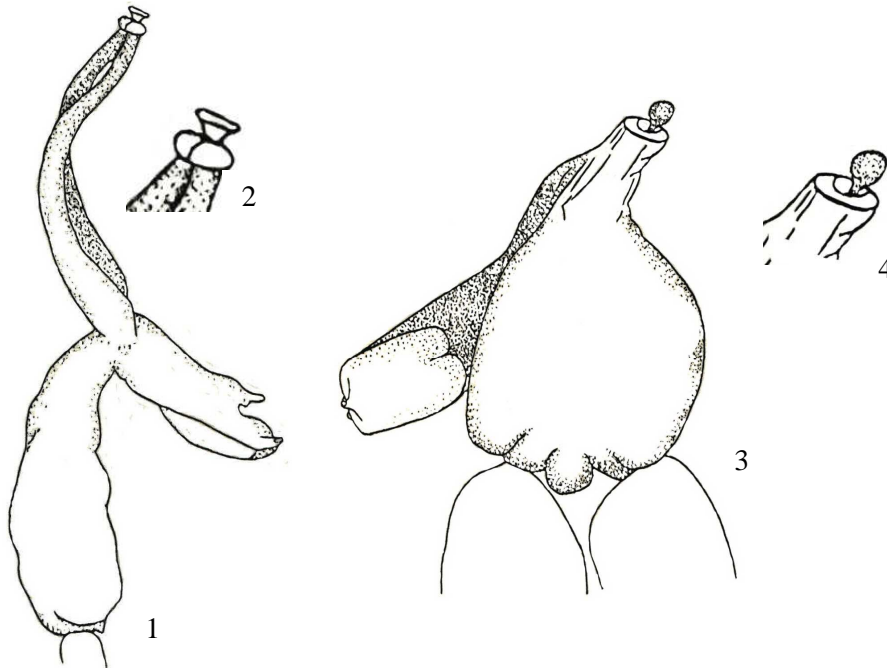


Рис. 11. Самка: 1 – *Pseudocharopinus markewitschi* [10]; 2 – дистальная часть максиллипед и булла; 3 – *Clavella adunca* (оригинал); 4 – дистальная часть максиллипед и булла (оригинал)
 Fig. 11. Female: 1 – *Pseudocharopinus markewitschi* [10]; 2 – distal part of maxillipeds and bulla; 3 – *Clavella adunca* (original); 4 – distal part of maxillipeds and bulla (original)

Особым органом прикрепления, который имеется только у личинок некоторых паразитических копепод, является так называемая «лобная нить». При помощи этой нити личинка на стадии халимуса крепится к хозяину. Лобная нить образуется фронтальной железой.

Выводы

Исходная форма конечности ракообразных – двуветвистая.

Первая антенна (антеннула) копепод исходно 1-ветвистая; претерпевает редукцию члеников и щетинок вплоть до полного их исчезновения; появляются новообразования в виде когтеобразных шипов и хитинизированных щетинок, участвующих в фиксации копепод к хозяину.

Вторая антенна (антенна) копепод исходно 2-ветвистая; под влиянием паразитического образа жизни она превращается в одноветвистую конечность, происходит субституция функции: из органа движения она превращается в орган фиксации. Вторая антенна принимает участие в фиксации копеподы к хозяину.

Постантеннальный отросток – новообразование у паразитических копепод, выполняет фиксаторную функцию.

Первая максилла (максиллула) исходно 2-ветвистая. У паразитических копепод она выполняет функцию осязания (лернеоподоидная, эудактилиноидная формы тела) или принимает участие в фиксации паразита к хозяину (калигоидная форма тела), иногда имеет вид небольшой пластинки, вооруженной щетинками, шипами.

Вторая максилла (максилла) копепод 1-ветвиста, выполняет фиксаторную (семейства *Natschekiidae*, *Lernanthropidae*, *Dichelesthidae* и др.) или локомоторную функции (копеподы калигоидной формы тела).

Плавательные конечности. В большинстве случаев самки паразитических копепод имеют четыре пары плавательных ног, самцы – на одну пару больше; иногда конечности полностью редуцируются (лернеоподоидная, некоторые копеподы со сфириоидной формой тела). Конечность состоит из 2-членикового протоподита, несущего экзоподит (внешнюю ветвь) и эндоподит (внутреннюю ветвь); исходно каждая ветвь 3-члениковая. Двухветвистые плавательные конечности (плезиоморфный признак) в процессе эволюции превращаются в одноветвистые (апоморфный признак) вплоть до их редукции; границы между члениками исчезают. Уменьшается количество члеников экзо- и эндоподитов.

Наблюдается субституция конечностей копепод (плавательная конечность выполняет фиксаторную функцию).

В процессе адаптации к паразитическому образу жизни происходят изменения в строении конечностей копепод: появляются шипы, крючья.

Список литературы

1. Казаченко В.Н. Определитель семейств и родов паразитических копепод (Crustacea: Copepoda) рыб. – Владивосток: Дальрыбвтуз, 2001. – Ч. 1. – 161 с. Ч. 2. – 253 с.
2. Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. – Л.: Наука, 1985. – 121 с.
3. Deets G.B., Benz G.W. *Eudactylinodes keratophagus* sp. nov., the first record of Eudactylinidae Kabata, 1979 (Copepoda: Siphonostomatidae) from horn sharks (*Heterodontus francisci* (Giard, 1854), and *H. mexicanus* Taylor and Castro-Aguirre, 1972) // Can. J. Zool. – 1986. – Vol. 64. – P. 2499-2502.
4. Wilson C.B. North American parasitic copepods belonging to the family Ergasilidae // Proc U. S. nat. Mus. – 1911. – Vol. 39. – P. 263-400.
5. Shiino S.M. Copepods parasitic on Japanese fishes. 16. Bomolochidae and Taeniacanthidae // Rep. Fac. Fish. Pref. Univ. Mie. – 1957. – Vol. 2, № 3. – P. 411-428.
6. Lewis A.G. Copepod crustaceans parasitic on teleost fishes of the Hawaiian Islands // Proc. U. S. Nat. Mus. – 1967. – Vol. 121. – P. 1-204.
7. Cressey R.F., Cressey H.B. The parasitic copepods of Indo-West Pacific Lizardfishes (Synodontidae) // Smithsonian Contribution to Zoology. – 1979. – № 296. – P. 1-71.
8. Kabata Z. Parasitic Copepoda of British fishes // Ray. Soc. – 1979. – № 152. – 468 p., figs. 1-2031.
9. Piasecki W. Life cycle of *Tracheliastes maculatus* Kollar, 1835 (Copepoda, Siphonostomatoida, Lernaeopodidae) // Wiadomosci Parazytologiczne. – 1989. – T. 35, № 3. – P. 187-245.
10. Гусев А.В. Паразитические Copepoda с некоторых морских рыб // Паразитол. сб. – 1951. – Т. 13. – С. 394-463.

Сведения об авторах: Казаченко Василий Никитич, доктор биологических наук, профессор, e-mail: vaskaz@hotmail.ru;

Самотылова Нина Николаевна, аспирант, e-mail: samotnina@gmail.com;

Choi Yu.Ch.