

УДК 591.69-7

В.Н. КазаченкоДальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет,
690087, г. Владивосток, ул. Луговая, 52б**ЭВОЛЮЦИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ
ПАРАЗИТИЧЕСКИХ КОПЕПОД РЫБ**

Показано изменение формы тела и конечностей копепод под влиянием паразитического образа жизни.

Ключевые слова: паразитические копеподы, эволюция, форма тела, конечности.

V.N. Kazachenko**EVOLUTION MORPHOLOGY DATA PARASITIC COPEPODS OF FISH**

It is shown change of body form and appendages of copepods under parasitic form of life.

Key words: parasitic copepods, evolution, body form, appendages.

При определении видов используются многие признаки: биохимические, кариологические, генетические и др., но, в первую очередь, – морфологические. В каждой группе животных для определения видов используются свои морфологические признаки. Материалом для написания этой статьи послужили собственные и литературные данные, показывающие роль признаков при определении видовых названий паразитических копепод рыб. При описании форм тела паразитических копепод использована терминология, предложенная В.Н. Казаченко [1].

Экология и характер локализации паразитических копепод на теле хозяев говорит 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 формы тела разных систематических категорий копепод, имеющих одну и ту же локализацию на теле рыбы.

Калигоидная форма тела связана в своем происхождении с поверхностью тела рыб, филихтиоидная – с сейсмодатчиком, сфинксидная – с мускулатурой и т.д. Как правило, одинаковую форму тела имеют близкородственные семейства копепод, например, калигоидную форму тела имеют представители семейств Caligidae, Sessocidae, Dissonidae, Euryphoridae, Pandaridae и Trebiidae. Хотя калигоидная форма тела произошла на поверхности тела рыб, но представители некоторых из этих семейств паразитируют на жаберном аппарате рыб, в ротовой и жаберных полостях, в обонятельных ямках (например, Sessocidae, некоторые Caligidae).

Габитус разных форм тела различен и, как показано выше, одну форму тела образуют близкородственные семейства, но иногда эта закономерность не соблюдается, например, сфинксидную форму тела имеют представители трех разных подотрядов копепод: Pseudosquilla (некоторые Chondracanthidae), Cyclopoida (Lernaeidae), Siphonostomatoida (Sphyrriidae, Pennellidae). Это подтверждает тот факт, что происхождение формы тела у паразитических копепод связано с локализацией: копеподы сфинксидной формой тела погружают переднюю часть тела в мускулатуру, полость тела, сердце и т.п.

Если посмотреть на систематические категории копепод и форму тела, которую имеют эти копеподы, то можно увидеть, что в составе одного и того же семейства могут быть копеподы, имеющие разные формы тела. Например, представители семейства Chondracanthidae – хондракантоидную и сфинксидную.

Форма тела копепод коррелирует с органами фиксации. Каплевидная форма тела копепод (циклопоидная форма) уменьшает сопротивление воды. Идеальна в этом отношении калигоидная форма тела копепод, которые обитают на поверхности тела.

Копеподы с мощными органами прикрепления имеют менее обтекаемую форму тела (хондракантиоидную, лернантропоидную и др.). Паразиты, являющиеся эндопаразитами, не имеют мощных органов прикрепления (филихтиоидная и нематодоидная формы тела), часто у них редуцированы конечности, выполняющие фиксаторную функцию.

Такое многообразие форм тел паразитических копепод 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 копеподы находят в новых адаптивных зонах.

Проблеме адаптаций паразитических копепод к обитанию на рыбах посвящено несколько работ. Первые сведения о морфологических адаптациях к паразитическому образу жизни мы находим в статье А.В. Иванова [2], в которой рассмотрены общие закономерности изменения паразитических организмов, в том числе и ракообразных; при анализе им использованы не только копеподы, но и ракообразные из других отрядов. Затем эту проблему рассматривал А.П. Маркевич [3, 4, 5], который, как и А.В. Иванов, привлек к её решению ракообразных из различных отрядов. В.А. Догель [6] подробно рассмотрел адаптации и морфологические изменения организмов, которые происходят при переходе к паразитическому образу жизни; он также использует сведения о ракообразных, относящиеся к разным отрядам, представители которых обитают как на рыбах, так и на беспозвоночных. Но никто из названных выше исследователей не проанализировал всего многообразия паразитических копепод рыб. Это частично сделал З. Кабата [7] в монографии, посвященной паразитическим копеподам рыб Великобритании; им подвергнуты анализу некоторые адаптации копепод к паразитированию на рыбах и он остановился только на представителях, известных в этом районе. В другой работе он [8] вновь обращается к этому вопросу. Еще одна статья З. Кабаты [9] касается морфологии и эволюции паразитических копепод рыб. В отдельных статьях рассмотрены частные вопросы морфологии некоторых систематических групп копепод, например, [10, 11, 12, 13 и др.].

Общеизвестно, что паразитизм сказывается на внешнем и внутреннем строении животных. Порой трудно судить о систематическом положении того или иного вида паразита, его эволюционной продвинутости. Одним из методов, позволяющих решить эту проблему, является сравнительно-морфологический метод. В таких случаях необходимо выявить первичные и вторичные, или примитивные и прогрессивные признаки. Под первичными признаками понимаются морфологические образования, которые остались от предковой (исходной) формы, это плезиоморфные признаки; под вторичными признаками понимаются морфологические образования, приобретенные организмом в процессе эволюции, это апоморфные признаки [9, 14, 15, 16 и др.].

Под влиянием паразитического образа жизни морфологические изменения копепод идут в нескольких направлениях: утрата сегментации тела, редукция конечностей, увеличение размеров тела, изменение ротового аппарата, уменьшение размеров тела самцов (или сведение их функции к оплодотворению и неучастие их в паразитировании), изменение функций конечностей, новообразования.

Рассмотрим эти изменения более подробно.

Паразитические копеподы характеризуются утратой сегментации тела. Если у циклопоидных копепод форма тела близка к свободноживущим (плезиоморфный признак), то по мере приспособления к паразитическому образу жизни все больше и больше наблюдается утрата сегментации тела (апоморфный признак). Если расположить копепод по степени слияния сегментов тела, то они расположатся следующим образом: копеподы с циклопоидной, эудактилоидной, лернантропоидной, калигоидной, хондракантоидной, сфириоидной, лернантропоидной, филихтиоидной и нематодоидной формами тела.

Представители семейства Ergasilidae, видимо, относительно недавно перешли к паразитизму, так как среди их хозяев есть морские, пресноводные костные рыбы и моллюски; морфологически они более однородны, самцы ведут свободный образ жизни. Если касаться самцов, то следующий этап их приспособления к паразитизму – способность паразитировать на хозяевах совместно с самками, при этом размеры самцов несколько меньше самок, например, самцы Caligidae и других копепод калигоидной, эудактилиноидной и других форм тела. Такие самцы напоминают по строению самок, но у них наблюдается изменение конечностей, например, второй антенны, которая у Caligidae имеет не один, а несколько дистальных когтей. Следующий этап, когда линейные размеры самцов относительно размеров самок в десятки раз меньше, например, самцы Lernaeopodidae, которые крепятся к генитальному сегменту, туловищу или головогрудии самок. Хотя самцы Lernaeopodidae меньше самок, но некоторые из них сохраняют рудименты грудных конечностей (например, роды *Charopinus*, *Ommatokoita*, *Pseudocharopinus* и др.). Самцы некоторых семейств не ведут паразитический образ жизни и после оплодотворения самок погибают (например, Pennellidae).

Среди паразитических копепод имеются формы, близкие по строению к свободноживущим, например, представители семейств Ergasilidae, Bomolochidae и другие родственные им семейства (циклопоидная форма тела). Некоторые копеподы (например, представители семейств Caligidae, Pandaridae и др.) имеют плоское тело (калигоидная форма тела); такие копеподы паразитируют, как правило, на поверхности тела рыб, поэтому плоское тело способствует снижению сопротивления копеподы о воду [1]. Копеподы с циклопоидной формой тела тоже формируют присоску, которая образуется краями головогрудии, большое значение при этом имеют первые плавательные ноги, которые становятся плоскими и участвуют в образовании присоски; у таких копепод, образующих присоску из головогрудии, с головогрудью сливаются от 1 до 3 грудных сегментов [17]. Генитальный комплекс, особенно у самок с калигоидной формой тела, может достигать больших размеров (иногда почти равен головогрудии или больше ее, например, у *Caligus klawei*). Имеются копеподы с удлиненной формой тела (копеподы эудактилиноидной формы тела), которые крепятся к жаберным лепесткам, и продольные оси их тел располагаются параллельно продольным осям жаберных лепестков; такой формой тела и его ориентацией относительно жаберных лепестков достигается уменьшение сопротивления копеподы о воду. У представителей семейств Pennellidae, Sphyrriidae и др. (сфириоидная форма тела) тело тоже 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 (роды *Pennella*, *Parinia*, *Peroderma* и др.), оно немного шире шеи, что способствует уменьшению его сопротивления о воду, а у копепод с такой же формой тела, но паразитирующих на менее быстроходных рыбах, диаметр туловища больше диаметра шеи в несколько раз (роды *Sphyrion*, *Lophoura*, *Norkus*, *Phrixocephalus* и др.) или если копепода локализуется в жаберной полости тела (роды *Haemobaphes*, *Lernaeocera*), где скорость потоков воды слабая. Яйцевые мешки копепод, паразитирующих на рыбах нектона, нитевидные, а на медленно плавающих – сосисковидные. И, наконец, есть паразиты (семейства Lernaeopodidae, Chondracanthidae и др.), которые имеют мешковидную форму тела (лернеопоидная и хондракантоидная формы тел), на теле имеются отростки в виде пальцев, папилл и пластин. Копеподы с такими формами тел локализуются в жаберной и ротовой полостях, и отростки тел помогают уменьшать турбулентные токи воды, которые способствуют отрыву копепод от места локализации. Копеподы с мешковидной формой тела (филихтиоидная форма тела) (некоторые Philichthyidae: *Ichthyotaces*, *Sarcotaces*) локализуются в мускулатуре или в полости тела рыб, при этом они покрыты капсулой. Тело этих копепод несет папиллы, которые увеличивают поверхность тела, через которую осуществляется дыхание.

Как упоминалось выше, под влиянием паразитического образа жизни копеподы сильно видоизменились; эти изменения коррелировали с изменением конечностей. Первые антенны одноветвисты, могут быть большими или маленькими, члениковость хорошо выражена или совершенно отсутствует, количество члеников колеблется от 2 до 18; количество и степень развития щетинок у первых антенн в пределах отряда варьирует. Вторые антенны у взрослых обычно одноветвисты, часто на дистальном конце имеют хитиновый коготь, у некоторых двуветвисты, реже – клешневидны; выполняют функцию прикрепления. Мандибулы в виде стилета, на дистальном конце которого имеются зубы; в виде серпа, несущего один или два ряда маргинальных зубов; в виде стержня с двумя отростками. Первые максиллы в виде папиллы с щетинками, иногда сильно хитинизированы с одной или двумя ветвями. У некоторых копепод 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. Некоторые группы копепод имеют редуцированные первые максиллы, которые представлены короткими щетинками. Вторые максиллы у большинства взрослых – одноветвистые конечности, состоящие из нескольких члеников, на дистальном конце имеются шипы, иногда представлены в виде «рук», на дистальном конце которых находится орган прикрепления – булла, имеющая форму чаши, блюдца или шара, порой «руки» принимают форму ремня, которым паразит обхватывает жаберный лепесток хозяина; у некоторых копепод вторые максиллы в виде бугорка или небольшой пластины с когтем. Максиллипеды большинства паразитических копепод имеет вид ложной клешни; у меньшего числа видов максиллипеды представлены отростком, состоящим из нескольких члеников примерно одинаковой ширины, заканчивющимся когтем. У некоторых копепод максиллипеды отсутствуют.

Общая тенденция изменения конечностей проявляется в следующем. Конечности двуветвисты, основание плавательных ног (протоподит) 2-члениково, на внешнем дистальном углу несет чувствительную щетинку, которая по мере редукции конечности тоже исчезает. У копепод со слабо измененными конечностями границы между члениками эндоподита и экзоподита хорошо заметны, но под влиянием паразитического образа жизни ноги видоизменяются, при этом границы между члениками исчезают; члениковость ног исчезает, количество члеников уменьшается, конечности могут трансформироваться в одноветвистые, превратиться в папиллы, несущие несколько щетинок или исчезнуть совсем.

Редукция плавательных конечностей связана с тем, что у взрослых копепод они, как правило, не выполняют плавательной функции. Исходная двуветвистая конечность (*Caligidae*, *Dissonidae* и др.) превращается в одноветвистую (*Chondranchidae*, *Ergasilidae*, *Taeniacanthidae* и др.), количество члеников уменьшается (*Caligidae*, *Hatschekiidae* и др.), границы между члениками исчезают, конечности превращаются в бугорки, несущие щетинки, наконец, конечности могут быть представлены одной–тремя щетинками (*Caligidae*, *Hatschekiidae* и др.) или же исчезнуть совсем (*Leptaeopodidae*, *Sphyridae*). Этот процесс захватывает не только плавательные конечности, но и другие конечности, например, первая и вторая 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 головогруды, иногда эту же функцию выполняют отростки шеи.

Среди паразитов есть виды, достигающие по сравнению со свободноживущими сородичами гигантских размеров, например, самая крупная из свободноживущих копепод достигает 28 мм [15], а паразитические – более 10 см (представители родов *Pennella* и *Sphyrion*); известны среди паразитических копепод особи, достигающие 60 см [18].

Такие большие размеры паразитических копепод обеспечиваются за счет эволюционного приспособления к питанию высокоэнергетической пищей. Строение ротового аппарата позволяет им питаться слизью, эпителием и даже кровью рыб.

Новообразования у паразитических копепод рыб многочисленны; к ним относятся присоски (луночки), способствующие лучшей фиксации к хозяину, булла, выполняющая при фиксации роль якоря, роговидные отростки копепод сфириоидной формы тела, тоже выполняющие фиксаторную функцию; отростки брюшка копепод сфириоидной 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 копепод; многочисленные сенсорные образования в виде волосков, щетинок, мембран; на конечностях имеются хитиновые 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 [1, 4, 7, 8, 15, 19 и др.].

Способ фиксации копепод – одна из адаптаций к паразитизму. Здесь выделяется несколько методов фиксации: обхватывание (например, обхватывание жаберных лепестков вторыми антеннами эргазилид), присасывание (луночки калигоидной формы тела, присасывание при помощи головогруды у копепод с калигоидной и части копепод с циклопоидной формой тела), протыкание тканей (многие виды копепод протыкают ткани хозяев при помощи постантенных отростков, вторых антенн и максиллипед, базальных когтей третьей пары плавательных ног копепод с циклопоидной, калигоидной, эудактилиноидной и иными формами тела), защемление тканей (при помощи клешни или ложной клешни осуществляется копеподами со многими формами тела), закоривание (при помощи буллы у копепод с лернеопоидной формой тела и роговидных отростков у копепод со сфириоидной формой тела, а также на личиночной стадии при помощи лобной нити), свободное лежание в тканях и полостях хозяина (эндопаразиты).

Конечности копепод утрачивают свои функции, например, грудные конечности утрачивают плавательную функцию или же происходит субституция функции, например, плавательная конечность выполняет фиксаторную функцию.

Выводы

1. Форма тела копепод зависит от их локализации.

2. Под влиянием паразитического образа жизни конечности паразитических копепод изменяются. 2-ветвистые плавательные конечности (плезиоморфный признак) в процессе эволюции превращаются в одноветвистые вплоть до их редукции; границы между члениками исчезают (апоморфный признак). Самцы имеют на одну пару больше плавательных конечностей, чем самки. У эндопаразитов плавательные конечности редуцированы или отсутствуют.

3. Новообразования копепод (булла, лобная нить, роострум, присоски, стеральные шипы, грудная фурка, постантенные отростки, хитиновые рога головогруды и шеи, адгезивные пластинки) выполняют фиксаторную функцию. Эволюция паразитических копепод идет по типу теломорфоза.

4. Под влиянием паразитического образа жизни происходит слияние сегментов туловища.

5. Среди паразитических копепод наблюдается параллелизм в эволюции форм тела: сфириоидная форма тела возникла конвергентным путем у представителей трех подотрядов копепод (*Siphonostomatoida*, *Poecilostomatoida* и *Cyclopoida*).

6. Морфологические структуры являются диагностическими на уровне подотрядов (рот и мандибулы), семейств (форма тела, головогрудь, свободные грудные сегменты, шея, генитальный сегмент, вторая антенна, первая максилла, плавательные конечности), родов (свободные грудные сегменты, шея, генитальный сегмент, брюшко, роострум, первая антенна, вторая максилла, максиллипеды, плавательные конечности, хитиновые шипы и пластинки,

прикрепительные образования) и видов (генитоабдомен, брюшко, плавательные конечности, папиллы и пальцеобразные отростки, чувствительные и прикрепительные образования).

7. Имеется несколько методов фиксации копепод к хозяину: обхватывание жаберных лепестков, присасывание, протыкание и защемление тканей, закоривание.

Список литературы

1. Казаченко, В.Н. Определитель семейств и родов паразитических копепод (Crustacea: Copepoda) рыб / В.Н. Казаченко. – Владивосток: Дальрыбвтуз, 2001. – Ч. 1. – 161 с. – Ч. 2. – 253 с.
2. Иванов, А.В. Морфологические адаптации к паразитическому образу жизни / А.В. Иванов // Учен. зап. ЛГУ. Сер. Биол. 1937. – Т. 3, вып. 4. – С. 53–95.
3. Маркевич, А.П. Основы паразитологии / А.П. Маркевич. – Киев: Радянська школа, 1950. – 592 с.
4. Маркевич, А.П. Паразитические веслоногие рыб СССР / А.П. Маркевич. – Киев: Изд-во АН УССР. – 1956. – 246 с.
5. Маркевич, А.П. О филогенетических взаимоотношениях Copepoda Parasirica / А.П. Маркевич // Тр. УРНОП. – 1964. – № 3. – С. 3–8.
6. Догель, В.А. Общая паразитология / В.А. Догель. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. – 464 с.
7. Kabata Z. Parasitic Copepoda of British fishes // Ray. Soc. – 1979a. – № 152. – 468 p., figs. 1–2031.
8. Kabata Z. Copepoda (Crustacea) parasitic on fishes: problems and perspectives // Adv. Parasitol. – 1981. – Vol. 19. – P. 1–71.
9. Kabata Z. Two new genera of the family Lernaeidae (Copepoda: Cyclopoida) parasitic on freshwater fishes of India // Selected papers on Crustacea. Publ. by Dr. P. Rabindranath on behalf of Prof. N. Krishna Pillai Farewell Committee, The Aquarium, Trivandrum. – 1983. – P. 69–76.
10. Lewis A.G. The caligid copepod genus *Dentigryps* (Crustacea: Caligoida) // Proc. U. S. nat. Mus. – 1964b. – Vol. 115. – P. 347–380.
11. Cressey R.F. Genus *Gloiopotes* and a new species with notes on host specificity and intraspecific variation (Copepoda: Caligoida) // Proc. U.S. Nat. Museum. – 1967c. – Vol. 122. – P. 1–22.
12. Pillai N.K. A new examples showing the effect of host on the morphological characters of copepod parasites // J. Parasitol. – 1970. – Vol. 56, № 4. – Pt. 1. – P. 267.
13. John S.E., Nair B.N. Funcional morphology of the mouth tube of *Pseudocycnus armatus* (Bassett-Smith) a parasitic copepod on *Indocybium guttatum* Bol. // Inst. oceanogr. Univ. Oriente. – 1973. – Vol. 12. – P. 23–27.
14. Павлинов, И.Я. Кладистический анализ (методологические проблемы) / И.Я. Павлинов. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 160 с.
15. Huys R., Boxshall G.A. Copepod evolution. – London: The Ray Society, 1991. – 468 p.
16. Шаталкин, А.И. Биологическая систематика / А.И. Шаталкин. – М.: Изд-во МГУ, 1988. – 184 с.
17. Kazachenko V.N. Classification of a body form of parasitic copepods // Wiadom. Parazytol. – 1991. – Т. 37, Zeszyt 1. – P. 163–165.
18. Kabata Z. Copepods parasitic on fishes. Synopsis of the British fauna (N.S.). – 1992b. – № 47. – P. 1–246.
19. Piasecki W. Life cycle of *Tracheliastes maculatus* Kollar, 1835 (Copepoda, Siphonostomatoida, Lernaeopodidae) // Wiadomosci Parazytologiczne. – 1989. – Vol. 35, № 3. – P. 187–245.

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