

УДК 576.895.3 : 597

**ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ЛОКАЛИЗАЦИИ
ИЗОПОД СЕМЕЙСТВА CUMOTHOIDAE
В ЖАБЕРНОЙ И РОТОВОЙ ПОЛОСТЯХ РЫБ**

В. В. Авдеев

Выявлены отличительные особенности изопод сем. Cumothoidae, локализующихся в жаберной и ротовой полостях рыб. Приведены факторы, обуславливающие выбор этими цимотоидами окончательного места обитания.

Большинство видов изопод сем. Cumothoidae являются паразитами жаберной и ротовой полостей морских и пресноводных рыб. Рассматривая особенности локализации этой группы цимотоид, нельзя не остановиться на исследованиях Трийе (Trilles, 1968, 1969). Этот автор, считая половозрелых самок наименее подвижной стадией в развитии изопод, среди исследуемых видов выделил 3 вида: *Ceratothoa parallela*, *C. oestroides* и *Emetha audouini*, характерных для ротовой полости, и 1 — *Mothocya epimerica*, локализующийся в жаберной полости рыб.

Наши исследования показали, что среди рассматриваемых цимотоид часть изопод приурочена к жаберной, а другая — к ротовой полостям рыб. Только эта особенность проявляется на уровне рода. Об этом свидетельствуют имеющиеся материалы по локализации половозрелых самок родов *Ceratothoa*, *Lironesa* и *Cumothoa* (см. таблицу). Для представителя первого рода — *C. trigonocephala* видна явная приуроченность самок к ротовой полости рыб. Если учитывать исследования Трийе, то, по всей очевидности, это будет характерно и для всего рода *Ceratothoa*. Та же картина наблюдается и для рода *Cumothoa*. Однако для рода *Lironesa* мы видим явную приуроченность самок к жаберной полости рыб.

Из приведенной таблицы видно, что отмеченная для рассматриваемых родов цимотоид приуроченность самок к той или иной локализации не исключает возможность паразитирования одного и того же вида изопод как в жаберной, так и в ротовой полостях рыб. В этой связи возникает вопрос относительно фактора, определяющего место обитания цимотоид на последней стадии их развития — стадии половозрелой самки. Случаи нахождения их в жаберной и ротовой полостях у одного и того же вида рыб говорят об отсутствии какого-либо воздействия со стороны хозяина на выбор окончательного места обитания этими изоподами. Для выяснения этого вопроса мы обратились к материалу по цимотоиде *C. trigonocephala*, собранному в Тасмановом море от ставриды (73 экз.) *Trachurus declivis*. У всех изопод регистрировали степень развития вторичных половых признаков и длину тела.

Используя результаты исследований ряда авторов (Montalenti, 1941; Menzies, Bowman, Alverson, 1955; Bowman, 1960; Trilles, 1968, 1969; Thampy, John, 1974; Brusca, 1978), позволившие судить по степени развития вторичных половых признаков о принадлежности цимотоид к той или иной стадии развития, рассматриваемых изопод мы разбили на следующие 4 группы.

1. Изоподы с длиной тела 7.0—8.7 мм, мужским отростком, достигающим 2/3 длины эндоподита II плеопод, и слабо развитым пенисом (рис. 1, I). Зарегистрированы в жаберной полости. Соответствуют ювенильной или, как сказано в работе Бруска (Brusca, 1978), «aegathoid» стадии. Об этом свидетельствует

Локализация половозрелых самок цимтоид в рыбах

Цимтоиды	Хозяева	Число рыб с цимтоидами		
		в жаберной полости	в ротовой полости	
<i>Ceratothoa trigonocephala</i>	<i>Trachurus declivis</i>	4	25	
	<i>Ulua mandibularis</i>		1	
	<i>Dasyatis brevicaudatus</i>	1	1	
	<i>Nemadactylus macropterus</i>		2	
	<i>Pristiophorus nudipinnis</i>		1	
	<i>Scomber australasicus</i>	1	4	
	<i>Seriolella maculata</i>	2	8	
	<i>Thyrzites atun</i>		1	
	<i>Upeneichthys porosus</i>		1	
	<i>Emmelichthys nitidus</i>	1	4	
	<i>Coriododax pullus</i>		1	
	<i>Cymothoa pulchrum</i>	<i>Diodon holacanthus</i>		1
		<i>C. propria</i>		4
		<i>C. carangi</i>		1
<i>C. rotunda</i>			1	
<i>C. epimerica</i>			1	
<i>C. curta</i>		1	4	
<i>C. frontalis</i>			2	
<i>Pagrosomus sp.</i>		1		
<i>Lotella sp.</i>		6		
<i>Synaphobranchus kaupii</i>		4	1	
<i>Epeunias grillator</i>		3		
<i>Neocyttus rhomboidalis</i>		10		
<i>Rastrelliger kanagurta</i>		1	1	
<i>Selar crumenophthalmus</i>		2		
<i>Pampus argenteus</i>		1		
<i>Lironeca epimerias</i>	<i>Atule malam</i>	1		
	<i>Cyttoidops maccullochi</i>	8		
	<i>Cyttus novaezelandiae</i>	4		
	<i>C. australis</i>	1		
	<i>Zeus faber</i>	2		
	<i>Notacanthus sexspinis</i>		1	
	<i>Notothenia microlepidota</i>	3	1	

не только степень развития вторичных половых признаков, но и присутствие щетинок на плеоподах, плеотельсоне и уроподах.

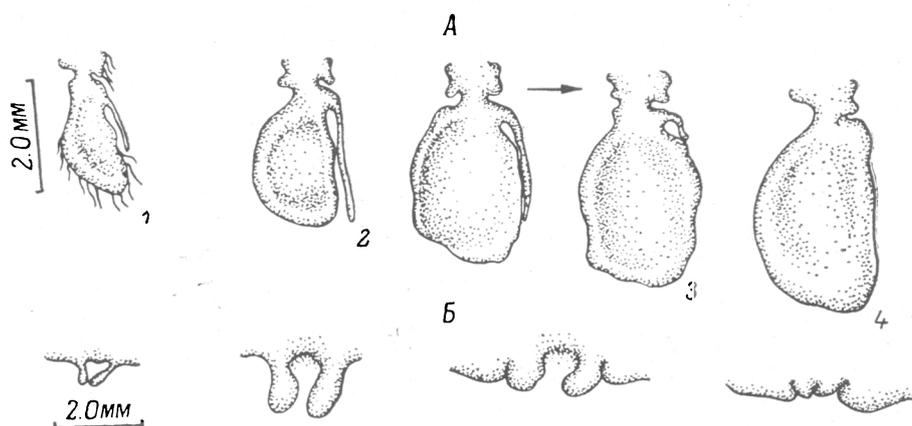


Рис. 1. Степень развития вторичных половых признаков цимтоиды *Ceratothoa trigonocephala*. А — эндоподит II плеопода; Б — пенис. 1 — ювенильная стадия; 2 — стадия половозрелого самца; 3 — промежуточная стадия от самца к самке; 4 — стадия половозрелой самки.

2. Изоподы с мужским отростком, равным по длине или немногим больше эндоподита II плеопода и с хорошо развитым пенисом (рис. 1, 2). Длина тела у экземпляров, зарегистрированных в жаберной полости, равна 11.5—18.9 мм, а в ротовой — 18.2—26.1 мм. Соответствуют стадии половозрелого самца.

3. Изоподы с длиной тела 24.3—33.2 мм. Мужской отросток короче эндоподита II плеопода, который значительно больше в размере эндоподита II плеопода у изопод 2-й группы. Пенис значительно редуцирован (рис. 1, 3). Зарегистрированы в ротовой полости рыб. Соответствуют промежуточной стадии от самца к самке.

4. Изоподы с полностью редуцированным мужским отростком. Пенис в виде небольших складок (рис. 1, 4). Выводковая камера сформирована и заполнена яйцами или личинками. Длина тела у экземпляров, зарегистрированных в жаберной полости, равна 25.4—26.2 мм, а в ротовой — 28.7—49.9 мм. Соответствуют стадии половозрелой самки.

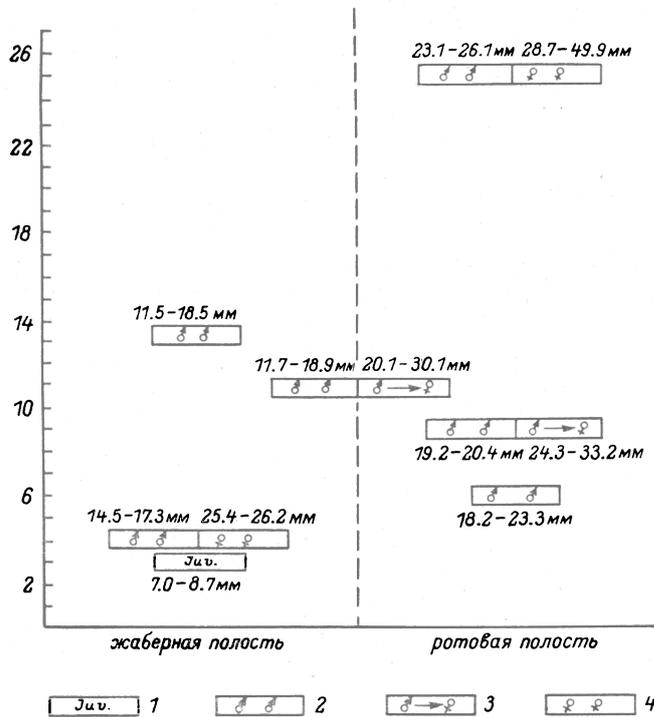


Рис. 2. Локализация цимтоиды *Ceratothoa trigonocephala* на разных стадиях развития в *Traichurus declivis*.

По оси ординат — число случаев; цифры над прямоугольниками — длина тела цимтоид.

Сравнивая цимтоид, локализирующихся в жаберной и ротовой полостях *T. declivis*, можно отметить ряд особенностей. Так, для изопод на стадиях половозрелых самца и самки, зарегистрированных в ротовой полости, характерно значительное преобладание в длину над таковыми из жаберной полости (рис. 2). Во всех случаях вместе с изоподами, находящимися в жаберной или ротовой полостях на промежуточной стадии или на стадии половозрелой самки, присутствовали самцы.

Регистрация половозрелых самок *C. trigonocephala* в жаберной и ротовой полостях ставриды дает основание считать, что выбор окончательного места обитания у цимтоид может осуществляться в двух направлениях. С учетом отмеченных выше особенностей локализации цимтоид нам представляется, что регулирование этого процесса у изопод происходит следующим образом.

В обоих случаях постлирвальное развитие начинается с проникновения в жаберную полость ювенильной изоподы, которая затем становится самцом. Дальнейшее развитие связано с явлением протерандрического гермафродитизма (т. е. с превращением самца в самку), свойственного цимтоидам. Необходимым условием для этого является подселение другой ювенильной изоподы, оказывающей нейрогормональное воздействие на самца (Trilles, 1968, 1969). В случае задержки в подселении ювенильной изоподы у самца наблюдается продление его стадии. Явление задержки в смене пола открыто Леграном (Legrand, 1951, 1952)

в отношении самца изоподы *Anilocra physodes*. Было установлено угнетающее действие на него со стороны самки, находящейся рядом. Смена пола у самца происходит только после смерти этой самки. Таким образом, существуют два фактора, действие которых вызывает задержку в смене пола цимтоид. Не дождавшись ювенильной изоподы и вступив в свою продленную стадию, самец мигрирует в ротовую полость рыбы (рис. 3, А).

Существует мнение, что изоподы, находящиеся в ротовой полости, не питаются и ведут комменсальный образ жизни (Goode, 1879; Richardson, 1904;

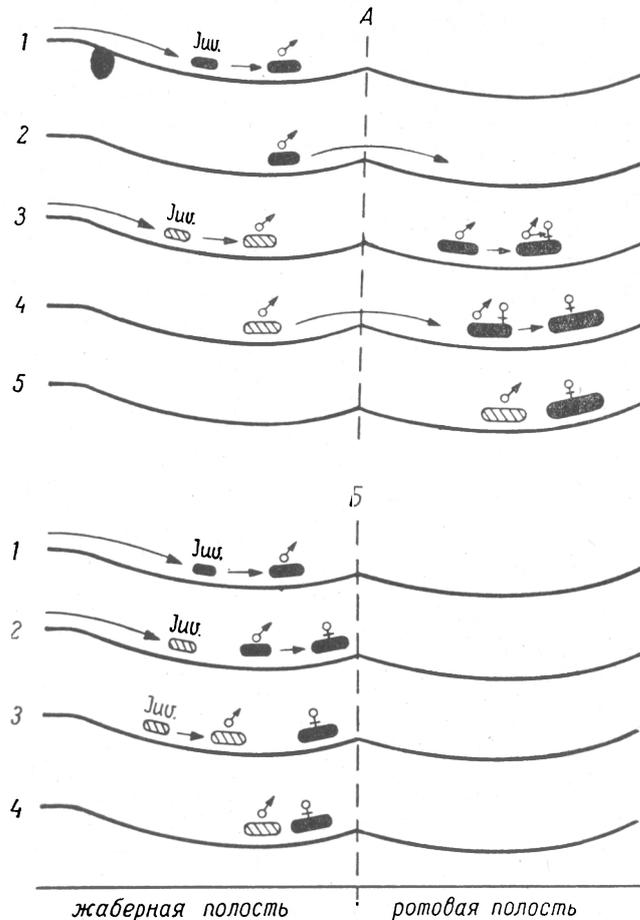


Рис. 3. Варианты окончательной локализации цимтоиды *Ceratothoa trigonocephala*.
А — локализация в ротовой полости; Б — локализация в жаберной полости.

Menzies e. a., 1955; Bowman, 1960; Kroger, Guthrie, 1972). По всей очевидности, эта точка зрения в отношении прекращения функции питания у изопод соответствует действительности, ибо только при этом условии, как нам представляется, возможно перемещение изоподы из жаберной полости в ротовую. Наступает определенное физиологическое состояние, связанное с готовностью изоподы к смене пола. Все последующие стадии развития паразита от самца к самке направлены на подготовку и осуществление функции размножения. Таким образом, функции питания и размножения на постларвальном периоде жизни цимтоид строго разделены.

В ожидании подселения ювенильной изоподы, которая впоследствии также должна стать самцом, первый самец, находясь в ротовой полости, продолжает увеличиваться в длину. Поэтому, как уже отмечалось выше, эти самцы значительно больше самцов из жаберной полости, что указывает на пребывание их в продленной стадии (Fruer, 1968; В. Авдеев, Г. Авдеев, 1974).

При подселении в жаберную полость ювенильной изоподы у самца, находящегося в ротовой полости, начинается смена пола. Параллельно происходит развитие в самца подселившейся изоподы. Обнаружение нами одновременно самцов в жаберной и изопод, находящихся на промежуточной стадии между самцом и самкой, в ротовой полости подтверждает вышеуказанный вывод Триье о существовании нейрогормонального контроля в смене пола у цимтоид, способного оказывать свое воздействие на расстоянии.

Пройдя тот же этап развития, что и первый самец, второй перемещается в ротовую полость, где копулирует с цимтоидой, ставшей к этому времени половозрелой самкой. Таким образом, этот вариант развития приводит к окончательной локализации самки *C. trigonocephala* в ротовой полости ставриды.

Наряду с рассмотренным вариантом выбора места обитания самки этой цимтоиды возможен другой, приводящий к локализации самки изоподы в жаберной полости рыбы. Он возникает в случае подселения ювенильной изоподы до миграции самца в ротовую полость (рис. 3, Б). В результате превращение самца в самку начинается в жаберной полости. Происходящие при этом физиологические изменения, по всей очевидности, связаны со значительной затратой энергии цимтоидой. Это делает ее малоподвижной и неспособной к миграции в ротовую полость в течение всего периода подготовки и осуществления функции размножения.

Отсутствие случаев нахождения *C. trigonocephala* в жаберной полости на промежуточной стадии от самца к самке дает основание предположить, что при втором варианте развития смена пола у цимтоид происходит быстро. Это совпадает с выводом Триье (Trilles, 1968, 1969) о сокращении промежуточной стадии у изопод, локализующихся в жаберной полости, до одной линьки.

Смена функции питания на функцию размножения хорошо заметна и в случае локализации цимтоид в жаберной полости рыб. Об этом свидетельствует материал по *Lironeca indica*. В двух случаях заражения *Selar crumenophthalmus* этим видом изопод самец и самка паразита находились под разными жаберными крышками с аналогичным расположением: головой — в направлении переднего конца тела рыбы и дорсальной стороной — к жабрам. Такое же расположение отметил Баумэн (Bowman, 1960) для самки *Lironeca puhi* в жаберной полости *Gymnothorax eurostus*. Несомненно, что ротовые придатки при таком расположении изопод не могут соприкасаться с жабрами рыбы; поэтому питание за счет крови хозяина не происходит. В то же время материал по *L. indica* от *Rastrelliger kanagurta* и *Pampus argenteus* показал, что во всех случаях цимтоиды на ювенильной стадии в жаберной полости располагались иначе. Они крепились к жабрам вентральной стороной и их местоположение не было строго постоянным. Смена положения тела у *L. indica*, по всей очевидности, связана с необходимостью обеспечить свободный выход личинок из выводковой камеры во внешнюю среду.

Наличие в обоих случаях в выводковой камере самки *C. trigonocephala* яиц указывает на прошедшую копуляцию ее с самцом, находящимся под другой жаберной крышкой. В этой связи закономерен будет вопрос, касающийся причины миграции самца от самки. Из приведенного рисунка видно, что самка своим телом закрывает практически всю жаберную полость. Это не позволяет самцу расположиться в передней части жаберной полости и тем самым обеспечить себе при превращении в самку возможность увеличиваться в размере, оставаясь при этом в пределах жаберной полости и ориентированной головой навстречу постоянно действующему при дыхании рыбы току воды. При выполнении этих условий у паразита в процессе роста развивается асимметрия тела, что свойственно всем цимтоидам, локализующимся в жаберной полости (рис. 4).

Расположение самки (идентичное самцу) подтверждает высказанное нами мнение о неспособности изоподы к каким-либо перемещениям в период жизни, связанный с функцией размножения.

Рассмотренные выше два варианта развития *C. trigonocephala* в равной степени должны относиться ко всем цимтоидам, паразитирующим в жаберно-ротовой полости рыб. При этом независимо от того, по какому пути развития пойдет тот или иной вид изоподы, первоначальным местом обитания паразита всегда будет жаберная полость. Проникновение изопод в жаберную полость

под жаберные крышки или возможно со струей воды через ротовое отверстие обеспечивает попадание их на жабры, кровь которых является самым доступным объектом питания не только этих ракообразных, но и большинства других паразитов данной локализации.

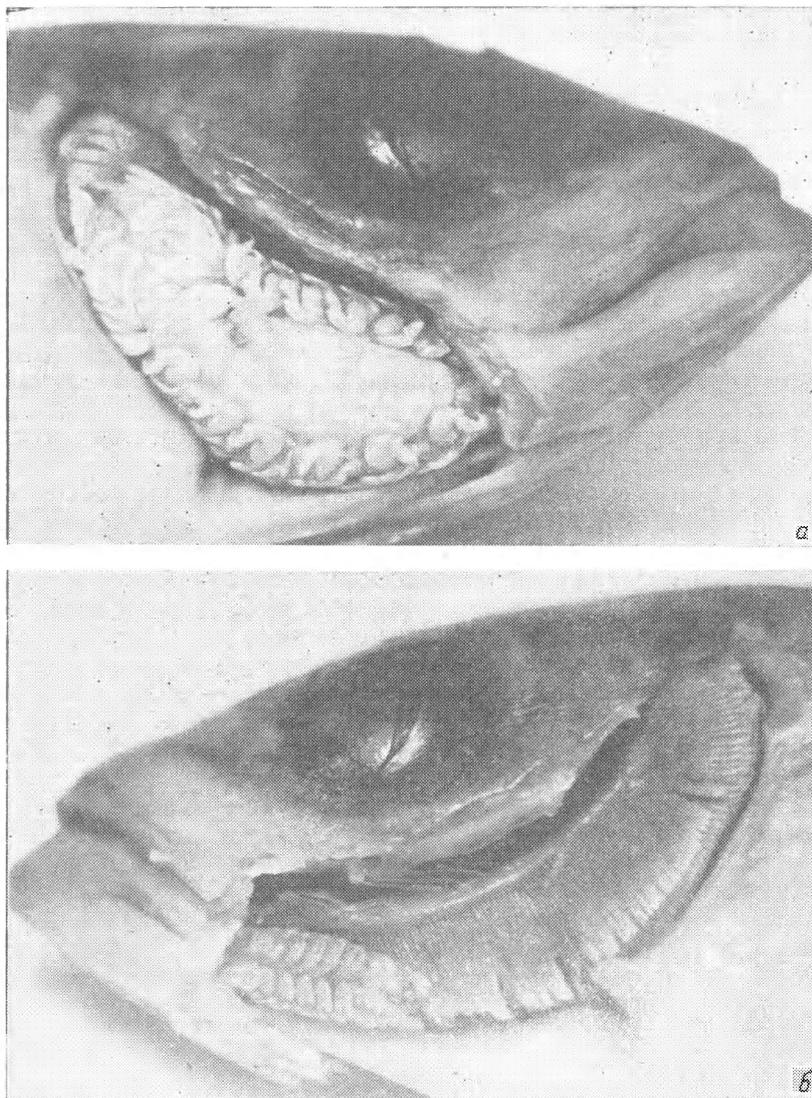


Рис. 4. Цимотоида *Lironesa indica* в жаберной полости *Selar crumenophthalmus*.
а — локализация самки, б — локализация самца.

Наличие у рыб прохода между жаберной крышкой и первой жаберной дугой позволяет изоподам проникать из жаберной полости в ротовую. В отличие от изопод, выбравших окончательным местом обитания жаберную полость, у таких изопод наблюдается продление постлярвального развития за счет дополнительных линек на промежуточной стадии развития от самца к самке. Функции питания и размножения соответственно приурочены к локализации этих цимотоид в жаберной и ротовой полостях рыб. В этой связи жаберная и ротовая полости рыб не могут рассматриваться как отдельные адаптивные зоны. Они являются составными частями единого биотопа у цимотоид — жаберно-ротовой полости.

Л и т е р а т у р а

- А в д е е в В. В., А в д е е в Г. В. Описание новых видов и некоторые вопросы биологии паразитических изопод рода *Irona* (Cymothoidae). — Изв. ТИНРО, Владивосток, 1974, т. 88, с. 15—26.
- Б о w m a n Т. Е. Description and notes on the biology of *Lironeca puhi* n. sp. (Isopoda: Cymothoidae), parasite of the hawaiian moray eel, *Gymnothorax eurostus* (Abbott). — Crustaceana, 1960, vol. 1, N 2, p. 82—91.
- Б r u s c a R. C. Studies on the cymothoid fish symbionts of the eastern Pacific (Crustacea: Isopoda: Cymothoidae). II. Biology and systematics of *Lironeca vulgaris*. — Occasional Papers of the Allan Hancock Foundation, 1978, vol. 2, p. 1—19.
- Ф r e y e r G. A. new parasitic isopod of the family Cymothoidae from clupeid fishes of lake Tanganyika — a further Lake Tanganyika enigma. — J. Zool. Lond., 1968, vol. 156, p. 35—43.
- Г o o d e C. B. The natural and economical history of the American menhaden. — In: Report of the Commissioner of the Bureau of Fish and Fisheries, 1879, p. 100—104.
- К r o g e r R. L., G u t h r i e J. F. Incidence of the parasitic isopod *Oleocira praegustator* in juvenile atlantic menhaden. — Copeia, 1972, vol. 2, p. 370—374.
- Л e g r a n d J. J. Etude statistique et experimentale de la sexualite d'*Anilocra physodes* L. (Crustace isopode cymothoide). — Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 1951, vol. 86, N 1/2, p. 176—183.
- Л e g r a n d J. J. Contribution à l'étude experimentale et statistique de la biologie d'*Anilocra physodes* L. — Arch. Zool. exp. gén., 1952, vol. 89, p. 1—56.
- М e n z i e s R. J., B o w m a n Т. Е., A l v e r s o n F. G. Studies on the biology of the fish parasite *Livoneca convexa* Richardson (Crustacea, Isopoda, Cymothoidae). — Wassmann Journ. of Biology, 1955, vol. 13, N 2, p. 277—295.
- М o n t a l e n t i G. Studi sull'ermafroditismo dei Cimotoidi. I. *Emetha Audouinii* (Milne Edwards) et *Anilocra physodes* (L.). — Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 1941, vol. 18, p. 338—394.
- Р i c h a r d s o n H. Contribution to the natural history of the Isopoda. — Proc. U. S. nat. Mus., 1904, vol. 27, p. 1—89.
- Т h a m p y D. M., J o h n P. A., Sex-reversal and androgenic gland in the fish parasite *Irona* far (Cymothoidae: Isopoda : Crustacea). — J. Parasitol., 1974, vol. 4, p. 575—583.
- Т r i l l e s J. P. Recherches sur les Isopodes Cymothoidae des cotes Francaises. vol. I: Bionomie et Parasitisme. vol. II: Biologie général et sexualite. Montpellier, 1968. 793 p.
- Т r i l l e s J. P. Recherches sur les Isopodes Cymothoidae des cotes Francaises. Apercu général et comparatif sur la bionomie et la sexualite de ces Crustaces. — Bull. Soc. zool. Fr., 1969, vol. 94, N 3, p. 433—445.

ТИНРО, Владивосток

Поступило 19 X 1982

ON PECULIARITIES OF LOCALIZATION OF ISOPODS OF THE FAMILY CYMOTHOIDAE IN THE GILL AND ORAL CAVITIES OF FISHES

V. V. Avdeev

S U M M A R Y

The characters of isopods of the family Cymothoidae, which are localized in the gill and oral cavities of fishes, were studied. One and the same species of these cymothoids is capable of localizing both in the gill and oral cavity. The factors affecting the choice of the final habitat in the gill—oral cavity of fishes by cymothoids are given.
