

На правах рукописи

Виноградов Сергей Александрович

**ЭКОЛОГИЯ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ КОПЕПОД
АКВАТОРИЙ ЮГА САХАЛИНА: ГОСТАЛЬНО-
ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
И ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫЕ
ВЗАИМООТНОШЕНИЯ**

Специальность: 03.02.08 – экология
(биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Улан-Удэ
2013

Работа выполнена в лаборатории болезней рыб отдела исследований среды и мониторинга антропогенного воздействия Федерального государственного унитарного предприятия «Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии», г. Южно-Сахалинск.

- Научный руководитель: **Казаченко Василий Никитич**
Доктор биологических наук, профессор
Федеральное государственное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет» (г. Владивосток), профессор кафедры «Водные биоресурсы и аквакультура»
- Официальные оппоненты: **Пронина Светлана Васильевна**
Доктор биологических наук, профессор
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Бурятский государственный университет» (г. Улан-Удэ), профессор кафедры анатомии и физиологии
- Бурдуковская Татьяна Геннадьевна**
Кандидат биологических наук
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт общей и экспериментальной биологии» Сибирского отделения Российской академии наук (г. Улан-Удэ), младший научный сотрудник лаборатории паразитологии и экологии гидробионтов
- Ведущая организация: Федеральное государственное унитарное предприятие «Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (г. Калининград)

Защита состоится 29 октября 2013 г. в 10:00 на заседании диссертационного совета Д212.022.03 при ФГБОУ ВПО «Бурятский государственный университет» по адресу: 670000, г. Улан-Удэ, ул. Смолина, 24а, конференц-зал.
Факс (3012) 21-05-88. E-mail: d21202203@mail.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВПО «Бурятский государственный университет».

Автореферат разослан «___» сентября 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



А. Б. Гулгенова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Основной задачей современной экологии является изучение взаимоотношений организмов друг с другом и с окружающей средой (Одум, 1986; Николайкин и др., 2003; Чернова, Былова, 2004). Особый интерес в использовании экологического подхода как метода исследования представляют паразитические организмы (Догель, 1963). В отличие от свободноживущих видов организмы, ведущие паразитический образ жизни, имеют двойную среду обитания. Средой первого порядка для паразита является организм хозяина, второго – окружающая среда (Павловский, 1934). Эта двойная зависимость впоследствии получила название «закон двойного биотопа» (Théodoridès, 1954). Использование живого организма как среды обитания способствует выработке у паразита ряда морфологических, поведенческих и других адаптаций, не свойственных свободноживущим видам.

Целенаправленному изучению адаптаций организмов к паразитическому образу жизни и зависимости паразитофауны организма от окружающей среды положили начало работы Е. Н. Павловского (1934), В. А. Афанасьева (1937), В. А. Догеля (1947, 1962), К. Кеннеди (1978). Однако объектами исследования этих авторов являлись преимущественно простейшие и гельминты. Большинство научных публикаций по паразитическим копеподам посвящены регистрации отдельных находок и описанию новых видов, а также вопросам зараженности и патогенного влияния копепод и рыб. Только в ряде работ (Маркевич, 1956; Kabata, 1979) рассматриваются вопросы взаимоотношений паразитических копепод и их хозяев – рыб.

Таким образом, использование для изучения паразитических ракообразных экологического подхода является весьма актуальным и может дать ценный материал для установления общих закономерностей взаимоотношений между паразитическими организмами и средами их обитания.

Цель работы. Изучить аспекты паразито-хозяинных отношений и особенности гостально-пространственного распределения, паразитических копепод рыб в водах южной части о. Сахалин.

Для реализации цели были поставлены следующие задачи:

- уточнить видовой состав и установить основные закономерности гостально-пространственного распределения паразитических копепод рыб в водах южного Сахалина;
- охарактеризовать основные направления формирования морфологических особенностей у паразитических копепод, в зависимости от локализации и типа прикрепления;
- выявить факторы, определяющие гостальную и топическую приуроченность *Ergasilus wilsoni*, *E. hypomesi* и *E. auritus* в пределах исследуемой акватории;
- исследовать особенности экологии, жизненного цикла и эпизоотическое значение копеподы *E. wilsoni* в экосистеме оз. Тунайча.

Основные положения, выносимые на защиту:

- адаптации копепод к паразитированию на рыбах;
- зависимость крустацеофауны рыб от экологических факторов;

- роль морфологии органов прикрепления в гостально-топической приуроченности трех поликсенных видов эргазилд;
- эпизоотическая роль копеподы *Ergasilus wilsoni* в экосистеме оз. Тунайча.

Научная новизна. Впервые проведено комплексное исследование фауны паразитических копепод рыб внутренних водоемов и морских прибрежных вод юга Сахалина. Для 13 видов паразитических копепод отмечены новые хозяева, 12 видов в водах о. Сахалин отмечены первые. Один вид паразитических копепод *Lepeophtheirus kazachenkoi* описан как новый для науки. На оригинальном материале выполнены рисунки всех зарегистрированных видов.

Показано, что форма тела паразитических копепод сопряжена со способом фиксации на хозяине. Выделено четыре стратегии, используемые копеподами для прикрепления.

Установлены основные закономерности гостально-пространственного распределения паразитических копепод в водах южного Сахалина. Выявлены основные факторы среды первого и второго порядка, обуславливающие формирование таксоценозов паразитических копепод в пределах исследуемой акватории. Выявлены факторы, определяющие гостальную и топическую приуроченность трех видов эргазилд – *Ergasilus wilsoni*, *E. auritus* и *E. hypomesi*.

Выявлена эпизоотическая роль копеподы *E. wilsoni* в экосистеме оз. Тунайча. Впервые проведено исследование особенностей экологии свободноживущей и паразитарной стадий развития *E. wilsoni* в климатических условиях юга Сахалина. Показано, что сочетание ряда биотических и абиотических факторов в оз. Тунайча создает благоприятные условия для возникновения эргазилеза у рыб, обитающих в озере.

Практическая значимость. Данные о закономерностях морфологических изменений копепод под влиянием паразитического образа жизни, а также особенности морфологических адаптаций копепод к паразитированию в зависимости от места локализации и типа прикрепления могут использоваться в учебных курсах по экологии, зоологии, паразитологии. Сведения о видовом составе и влиянии паразитических копепод на рыб могут быть востребованы при планировании эксплуатации водных ресурсов, интродукции новых видов рыб и в марикультуре. Результаты исследований эпизоотической роли эргазилд в экосистеме оз. Тунайча могут быть использованы для выработки мер профилактики эргазилеза в климатических условиях юга Сахалина.

Апробация работы. Основные положения диссертационной работы представлялись и обсуждались на конференциях: Межвузовская научно-практическая конференция студентов и молодых ученых «Сахалинская молодежь и наука» (Южно-Сахалинск, 2001 г.); 1-я межрегиональная научная конференция «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке» (Новосибирск, 2002 г.); 3-я Всероссийская школа по морской биологии «Паразитология и паразитарные системы морских организмов» (Мурманск, 2004 г.).

Публикации. По теме диссертации подготовлено восемь работ, две из них – в ведущих рецензируемых научных изданиях.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 165 страницах и состоит из введения, семи глав, выводов, списка литературы (131 источник, из которых 49 – на иностранных языках), шести таблиц и двух приложений. Работа иллюстрирована 46-ю рисунками.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материал и методы

В работе использованы материалы, собранные автором в период с 2000 по 2012 г. Материалом послужили сборы паразитических копепод с рыб, обитающих в прибрежной зоне южного Сахалина (шельфовые воды Японского и Охотского морей) (рис. 1), а также внутренних водах острова (рис. 2). В общей сложности было обследовано 4 470 экз. рыб, представленных 67-ю видами 50 родов, 21 семейства, 9 отрядов.

Сбор, фиксация и последующая обработка материала проводились по общепринятым методикам (Скрябин, 1928; Мусселиус и др., 1983; Быховская-Павловская, 1985). В работе использованы оригинальные рисунки, выполненные с использованием цифровой камеры Olympus DP 21. При описании конечностей копепод использовалась терминология, предложенная З. Кабатой (Kabata, 1979).

Статистическая обработка данных выполнялась по общепринятым методам (Плохинский, 1982; Лакин, 1990). Для сравнения видового состава паразитических копепод использовался индекс Сёрнсена ($I_{x,y}$):

$$I_{x,y} = \frac{2c}{a + b}$$

где: a – число видов в одном сообществе; b – число видов в другом сообществе; c – число видов, общих для двух сообществ. При этом $I_{x,y}=1$ означает полное сходство сообществ (абсолютное совпадение списков), а $I_{x,y}=0$ означает, что они не имеют ни одного общего вида.

Глава 2. Литературный обзор

Первые сведения о паразитических копеподах вод о. Сахалин приводятся в работе А. П. Маркевича (1936, 1946) и Ямагути (Yamaguti, 1940). Единственное специализированное исследование паразитических копепод в водах Сахалина было проведено в 1946 г. экспедицией, организованной ЗИН АН СССР. В рамках экспедиции было обследовано 40 видов рыб и зарегистрировано 27 видов паразитических копепод (Гусев, 1951). Ряд последующих работ частично дополнил фаунистический список (Богданова, 1963; Чернышева, Сабитов, 1981; Шедько, 2002; Вялова, 2003; Шедько и др., 2005; и др.).

По литературным данным, у рыб, обитающих во внутренних и прибрежных водах о. Сахалин, зарегистрировано 38 видов паразитических копепод – 5 видов для северной части Сахалина и 33 вида для южной. Однако исследования по большей части несли либо рекогносцировочный характер, либо изучению подвергались только отдельные таксономические группы паразитов.

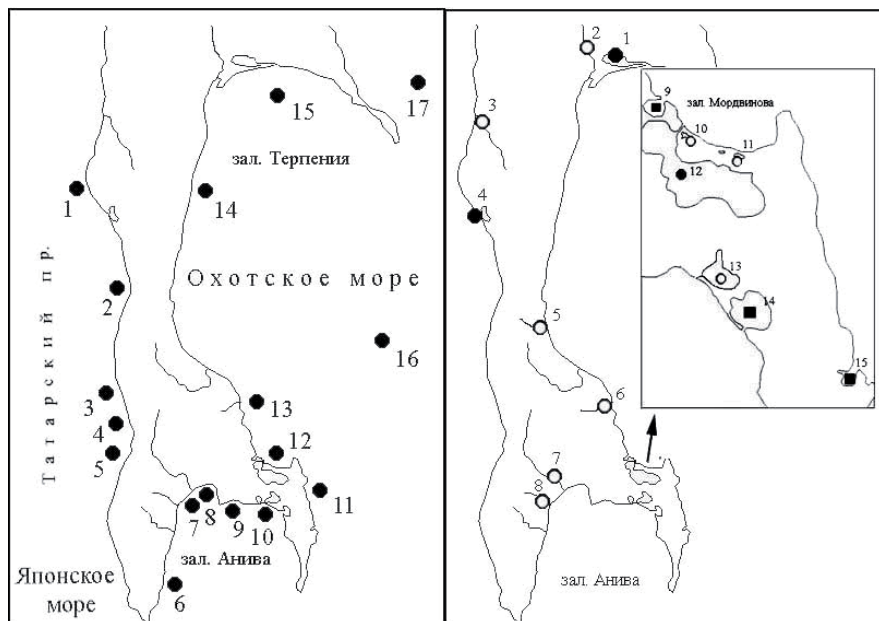


Рис. 1. Карта-схема мест сбора материала из морских вод о. Сахалин. Юго-западное побережье: 1 – траверс (тр.) м. Ламанон; 2 – тр. с. Ильинское; 3 – тр. с. Чехов; 4 – тр. с. Яблочное; 5 – тр. с. Правда. Зал. Анива: 6 – тр. р. Кура; 7 – тр. с. Таранай; 8 – тр. с. Первая Падь; 9 – тр. производственного комплекса «Пригородное»; 10 – тр. лаг. Буссе. Юго-восточное побережье: 11 – тр. м. Великан; 12 – зал. Мордвинова; 13 – тр. р. Бахура; 14 – тр. р. Макаровка; 15 – зал. Терпения; 16, 17 – Охотское море

Глава 3. Краткая физико-географическая характеристика района исследований

На основании литературных источников, справочных и архивных материалов дается описание внутренних водоемов острова, в которых проводились карцинологические исследования. Приводится краткий физико-географический очерк шельфовой зоны акватории Японского и Охотского морей, омывающих южную часть о. Сахалин, включая описание климатических условий и гидрологического режима.

Рис. 2. Карта-схема мест сбора материала во внутренних водах южной части о. Сахалин: 1 – оз. Невское; 2 – р. Поронай; 3 – р. Углегорка; 4 – оз. Айнское; 5 – р. Фирсовка; 6 – р. Найба; 7 – р. Лютога; 8 – р. Таранай; 9 – оз. Изменчивое; 10 – оз. Крестоножка; 11 – оз. Русское; 12 – оз. Тунайча; 13 – оз. Вавайское; 14 – лаг. Буссе; 15 – оз. Птичьё.

Условные обозначения: ○ – пресные водоемы, ● – солоноватые водоемы, ■ – водоемы лагунного типа с морской соленостью

Глава 4. Морфология паразитических копепоид как результат взаимоотношений в системе паразит–хозяин

Глава посвящена анализу изменений формы тела у копепоид под влиянием паразитического образа жизни. Рассматриваются закономерности формирования морфологических особенностей у паразитических копепоид в зависимости от локализации, типа прикрепления и т. п. в сравнении со свободноживущими видами.

4.1. Строение свободноживущих копепоид

Свободноживущие копепоиды, как правило, – это мелкие организмы, ведущие в основном планктонный образ жизни и имеющие характерные адаптации к жизни в толще воды. В разделе приводится обобщенное описание строения тела и конечностей свободноживущих видов копепоид. Тело копепоид включает три основных отдела: голова (цефалон), грудь (тораке) и брюшко (абдомен). Часто первый (или более) грудной сегмент сливается с головным отделом, образуя головогрудь.

4.2. Строение паразитических копепоид

Переход к паразитическому образу жизни у копепоид сопровождался морфологическими преобразованиями. Часть паразитических форм остались малоизмененными и все еще сохраняют исходный план строения свободноживущих предков, но многие виды подверглись значительной трансформации.

Конечности паразитических копепоид зачастую испытывают значительные преобразования, изменяется их форма, членистость и размеры. Некоторые из них меняют свое функциональное назначение или даже полностью исчезают. Под влиянием паразитического образа жизни у копепоид формируется ряд новообразований. В основном они представляют собой разные кутикулярные выросты, пластины, присоски и т. д. Как правило, в большинстве своем новообразования обеспечивают функцию более прочного прикрепления к хозяину.

Основываясь на внешней морфологии, всех зарегистрированных нами в пределах исследуемой акватории паразитических копепоид можно отнести к пяти из девяти известным формам тела. Для понимания основных закономерностей морфогенеза выполнена схематизация этих форм и морфологических соотношений между ними (рис. 3).

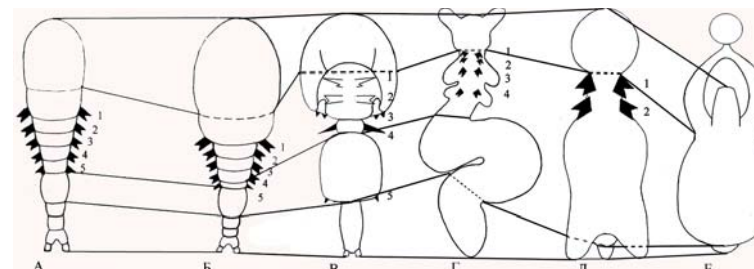


Рис. 3. Морфологическое соотношение свободноживущей (А) и паразитических (Б–Е) форм тела копепоид (схема): А – свободноживущие копепоиды; Б – циклопидная форма тела; В – калигоидная; Г – сфириоидная; Д – хондракантоидная; Е – лернеоподовидная; 1–5 – 1–5-я плавательные ноги (оригинал)

4.3. Форма тела как адаптация к локализации паразитических копепод на рыбах

Установлено, что форма тела паразитических копепод сопряжена с используемой ими стратегией прикрепления (рис. 4). Для рассматриваемых форм тела нами было выделено четыре основных стратегии, обеспечивающих фиксацию на хозяевах – рыбах.

Присасывание – часть тела паразита формирует присоску, которая удерживает его на субстрате. Для уменьшения сопротивления току воды тело паразита сильно уплощается. Данный способ прикрепления характерен для копепод с калигоидной формой тела.

Зашемление с перфорацией – для фиксации используются конечности, имеющие форму сильно хитинизированных когтей. Для дополнительной прочности конечности паразита частично пронзают ткань. Данный способ прикрепления используют преимущественно копеподы с хондракантоидной формой тела.

Обхват – для фиксации используются конечности в форме крючков. Местом прикрепления служат различные выросты, подходящие для обхвата. У рыб это чаще всего жаберные дуги, лепестки, тычинки. Данный способ прикрепления характерен для копепод с циклопидной и в некоторых случаях хондракантоидной формой тела.

Заякорение – для прикрепления к хозяину используется особый прикрепительный орган – булла, которая находится в тканях хозяина, удерживая, подобно якорю, все тело паразита. Заякорение используют копеподы с лернеоподоидной формой тела. Сходный способ закрепления применяют копеподы со сфириоидной формой тела. В этом случае якорем служит головогрудь паразита, которая проникает глубоко в ткани рыбы. На поверхности тела хозяина располагается только генитальный комплекс с яйцевыми мешками.

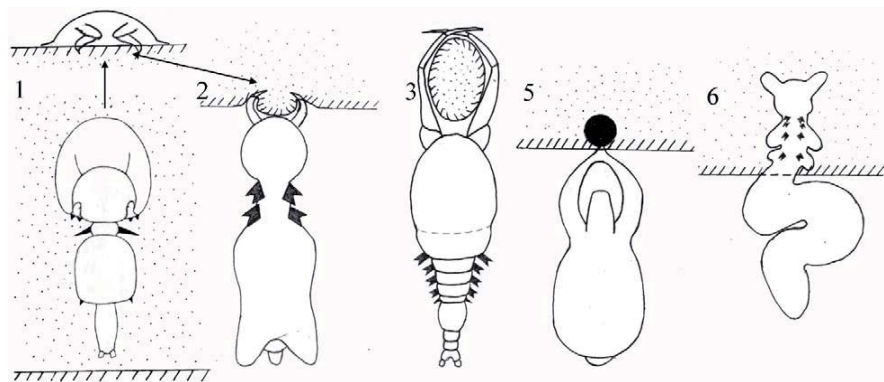


Рис. 4. Стратегии, используемые паразитическими копеподами рыб для фиксации на хозяине (схема): 1 – присасывание; 2 – защемление с перфорацией; 3 – обхват; 4, 5 – заякорение (оригинал)

Таким образом, сопряженность формы тела паразитических копепод со способом фиксации на хозяине позволяет говорить о влиянии стратегий прикрепления на направленность адаптивного морфогенеза в этой группе ракообразных.

Участки локализации паразитических копепод на рыбах можно объединить в три основные группы: 1) наружные участки – включают в себя поверхность тела, плавники, глаза; 2) внутренние полости, сообщающиеся с внешней средой, – включают в себя ноздри, ротовую полость, жаберную полость (внутренняя поверхность жаберной крышки, углы жаберной полости) и непосредственно жабры; 3) мускулатура и внутренние органы. Все эти участки являются своеобразными «микробиотопами» и представляют для паразита разный набор факторов и условий обитания.

Показано, что используемые стратегии прикрепления обусловили ряд доступных микробиотопов на хозяине (рис. 5). Для копепод с калигоидной формой предпочтительным местом локализации является поверхность тела, для хондракантоидной – ротовая и жаберная полости, для циклопидной – жабры. Часть копепод сфириоидной формы обитают на поверхности тела, другая прикрепляется к жаберным дугам. Наибольшее число микробиотопов на теле хозяина доступно копеподам с лернеоподоидной (заякорение), хондракантоидной (зашемление с перфорацией) и калигоидной (присасывание) формой тела.

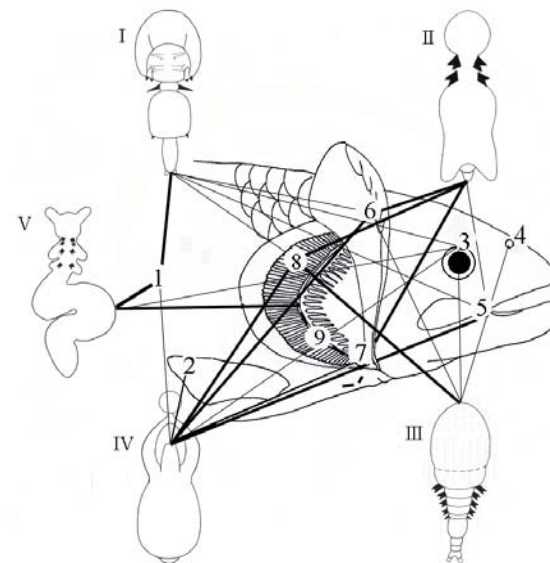


Рис. 5. Генерализованная схема распределения паразитических копепод по локализациям (микробиотопам) на рыбе (оригинал). Типы форм тела: I – калигоидная; II – хондракантоидная; III – циклопидная; IV – лернеоподоидная; V – сфириоидная. Участки локализации (микробиотопы): 1 – поверхность тела; 2 – плавники; 3 – глаз; 4 – ноздри; 5 – ротовая полость; 6 – жаберная крышка; 7 – угол жаберной полости; 8 – жабры; 9 – жаберная артерия. Толщина линий отражает частоту встречаемости

Глава 5. Систематический обзор паразитических копепод рыб южного Сахалина

В главе в систематическом порядке приводится перечень из 36 видов паразитических копепод рыб, зарегистрированных в результате собственных исследований. Отмечены представители 5 семейств: Ergasilidae – 4, Lernaepodidae – 14, Caligidae – 10, Pennellidae – 2, Chondracanthidae – 6 видов. Для 13 видов паразитических копепод дополнен список хозяев, 12 видов копепод в водах Сахалина зарегистрированы впервые. Один вид паразитических копепод – *Lepeophtheirus kazachenkoi*, описан как новый для науки. Для всех видов приводятся перечень хозяев, локализация и место обнаружения, а также данные по экологии и распространению вида. На оригинальном материале дано краткое морфологическое описание основных диагностических признаков, выполнены рисунки всех зарегистрированных видов.

Глава 6. Экология и гостально-пространственное распределение паразитических копепод рыб южного Сахалина

В главе рассматривается влияние среды первого и второго порядка на гостально-пространственное распределение паразитических копепод.

6.1. Гостальное распределение паразитических копепод на рыбах

Анализ гостального распределения паразитических копепод позволил выделить среди них следующие группы: 1. Моноксенные виды и виды, встречающиеся преимущественно на одном хозяине, – *Pseudolepeophtheirus schmidtii*, *P. parvicruris*, *Salmincola yamami*, *S. markewitschi*, *S. stellatus*, *Clavella irina*, *C. perfida*. 2. Виды, проявляющие специфичность на уровне рода, – *Diocus semilunaris*, *Lepeophtheirus hexagrammi*, *S. edwardsii*, *Tracheliastes sachalinensis*, *Clavellodes rugosus*, *Probrachiella anserine*, *Haemobaphes cresseyi*. 3. Виды, проявляющие специфичность на уровне семейства, – *Chondracanthus irregularis*, *Acanthochondria hippoglossi*, *A. macrocephala*, *A. rectangularis*, *Lepeophtheirus bychowskii*, *L. hospitalis*, *Tracheliastes polycolpus*, *Nectobranchia indivisa*. 4. Виды, проявляющие специфичность на уровне отряда, – *Chondracanthus solidus*, *Lepeophtheirus elegans*, *L. salmonis*, *Clavella adunca*, *C. parva*. 5. Поликсенные виды – *Ergasilus wilsoni*, *E. hypomesi*, *E. auritus*, *Thersitina gasterostei*, *Caligus orientalis*, *Lepeophtheirus parviventris*, *Naobranchia occidentalis*, *Haemobaphes diceraus*.

Доминирующими группами хозяев в водах южного Сахалина для копепод являются: в пресных водоемах – рыбы из семейств Salmonidae и Cyprinidae, в солоноватых водах – Cyprinidae, Salmonidae и Osmeridae, в морских водах – Pleuronectidae, Salmonidae, Osmeridae и Cottidae.

6.2. Закономерности гостально-топического распределения трех видов эргасилид в озерах юга Сахалина

Практически вся иктофауна озер южной части Сахалина в высокой степени поражена тремя видами эргасилид – *Ergasilus hypomesi*, *E. wilsoni* и *E. auritus*. Для выяснения причин, определяющих гостальную и топическую приуроченность эргасилусов, были изучены особенности строения их прикрепительного аппарата (рис. 6). Для фиксации на рыбе эргасилиды используют крючкообразные вторые

антенны, которыми они обхватывают жаберные лепестки и, реже, другие подходящие для этого поверхности. Был проведен анализ встречаемости трех видов эргасилид на жабрах рыб в зависимости от метрических характеристик жаберных элементов (табл. 1).

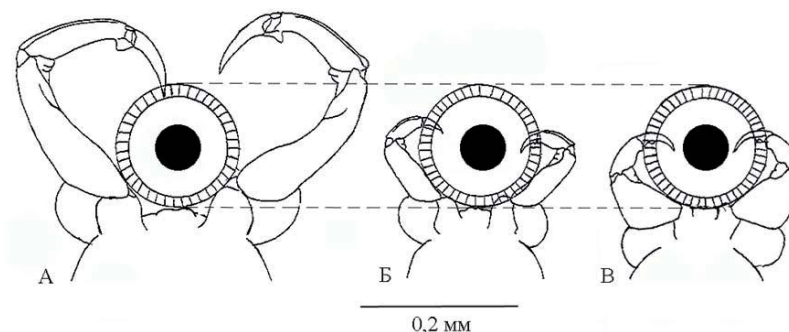


Рис. 6. Схема соотношения размеров прикрепительных конечностей и площади обхватываемой поверхности (оригинал): А – *E. hypomesi*, Б – *E. wilsoni*, В – *E. auritus*

Таблица 1

Встречаемость трех видов эргасилид на жабрах рыб с разными метрическими характеристиками жаберных элементов

Вид рыбы	Ширина, мм		Вид копеподы		
	жаберный лепесток	опорный хрящ	<i>Ergasilus hypomesi</i>	<i>Ergasilus wilsoni</i>	<i>Ergasilus auritus</i>
<i>Barbatula toni</i>	0,25	0,1	–	–	+
<i>Hypomesus nipponensis</i>	0,25	0,1	–	+	+
<i>H. olidus</i>	0,25	0,1	–	+	+
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	0,25	0,15	–	+	–
<i>Acanthogobius lactipes</i>	0,3	0,1	–	+	+
<i>Gymnogobius urotaenia</i>	0,3	0,1	–	+	+
<i>Hypomesus japonicus</i>	0,4	0,15	–	+	–
<i>Pungitius pungitius</i>	0,45	0,1	–	+	+
<i>Osmerus mordax dentex</i>	0,45	0,15	–	+	–
<i>Clupea pallasii</i>	0,7	0,25	+	+	–
<i>Tribolodon brandti</i>	0,75	0,25	–	+	–
<i>T. hakonensis</i>	0,75	0,25	–	+	–
<i>Megalocottus platycephalus</i>	0,75	0,4	+	–	–
<i>Salvelinus leucomaenis</i>	0,8	0,4	+	–	–
<i>Platichthys stellatus</i>	0,85	0,4	+	–	–
<i>Eleginus gracilis</i>	1	0,3	+	–	–

Исследования показали, что имеющий большие по размеру антенны вид *E. hypomesi* встречался у рыб с толстыми жаберными лепестками и широкими опорными хрящами. В случаях паразитирования у мелкоразмерных рыб *E. hypomesi* использовал для прикрепления нетипичные, но более подходящие для него по площади охватываемой поверхности участки, такие, как лучи плавников.

Антенны двух других видов *E. wilsoni* и *E. auritus* имеют сравнительно небольшой размер, что обеспечивает им возможность удержания только на жабрах рыб с относительно тонкими жаберными лепестками. При этом, несмотря на сходный круг хозяев, перекрытия экологических ниш у этих видов не наблюдалось. В солоноватых водах на рыбах паразитирует *E. wilsoni*, в пресных водоемах на этих же хозяевах встречается *E. auritus*.

Тихоокеанская сельдь – одна из немногих рыб, которая в озере Тунайча в высокой степени была поражена двумя видами эргасилид (*E. hypomesi*, *E. wilsoni*) с отличающимися размерными характеристиками прикрепительного аппарата. При этом характер локализации паразитов был различен. На жаберных лепестках сельди встречался исключительно *E. wilsoni*, в свою очередь *E. hypomesi* прикреплялся к более широким жаберным тычинкам либо к жаберной дуге. Данный пример демонстрирует, как в соответствии с размером прикрепительных конечностей у двух видов копепоид наблюдается топическая дивергенция в пределах жаберного аппарата одного хозяина.

Таким образом, одним из ведущих факторов при выборе хозяина и места локализации паразита у трех поликсенных видов эргасилид явились морфологические характеристики их органов прикрепления.

6.3. Распределение паразитических копепоид в морских и внутренних водах юга Сахалина

Фауна пресноводных экосистем. К этой группе принадлежит *Ergasilus auritus*, он ограничен в своем распространении низовьями рек и пресными озерами. К группе пресноводно-эвригалинных видов относятся представители родов *Salmincola* (4 вида) и *Tracheliastes* (2 вида). Они встречаются как в пресных, так и в солоноватоводных водоемах. На своих хозяевах, проходных лососевых и карповых рыбах, могут выноситься и в морском побережье. Однако зоной заражения для инвазионных стадий этих копепоид являются преимущественно пресные воды.

Фауна солоноватоводных экосистем. К этой группе относятся 3 вида – *Thersitina gasterostei*, *Ergasilus wilsoni* и *E. hypomesi*. Эти виды приурочены к солоноватоводным озерам и в приустьевой зоне рек. В пресных и морских водах встречаются редко.

Все представители сем. Ergasilidae являются лимнофилами и в своем распространении приурочены к водоемам лентического типа. Пресноводные представители сем. Lernaepodidae (роды *Salmincola* и *Tracheliastes*) встречались как в водоемах лентического, так и лотического типа.

Фауна лагунных и морских прибрежных экосистем. К этой группе относятся морские представители семейств Lernaepodidae, Caligidae, Chondracanthidae и Pennellidae. Распределение паразитических копепоид в морских водах сопряжено

с закономерностями распределения экологических группировок их хозяев – морских видов рыб.

Морское побережье и лагуны с морской соленостью. Всего для рыб этих вод зарегистрировано 15 видов копепоид, которые представлены как донными, так и придонными видами. По характеру распределения по биотопам их можно разделить на две группы: 1) виды, паразитирующие на рыбах, обитающих в пределах, свободных от растительности песчаных грунтов прибрежной зоны; 2) виды, паразитирующие на рыбах, приуроченных к каменистым грунтам и валунам, поросшим морскими травами и водорослями.

Нижняя часть сублиторали. На рыбах этой зоны зарегистрировано 5 видов паразитических копепоид.

Мезобенталь. Всего зарегистрировано 4 вида. Эти копепоиды регистрируются в прибрежье, когда в процессе сезонных миграций их хозяева мигрируют в мелководье.

Эпиэлагуаль. Здесь зарегистрирован 1 вид – *Lepeophtheirus salmonis*.

6.4. Сравнительный анализ фаунистического сходства видового состава паразитических копепоид

Сравнение фаун паразитических копепоид позволило выделить три основных кластера, характеризующихся высокими показателями сходства. Данные кластеры укладываются в обобщенную схему распределения гидробионтов по солености. Первый кластер соответствует пресноводной фауне, населяющей реки и пресные озера, второй – солоноватоводной фауне, которая характерна для солоноватых озер и эстуариев. Соответственно третий кластер составляет морская прибрежная фауна лагун и зоны прибрежного мелководья (рис. 7).

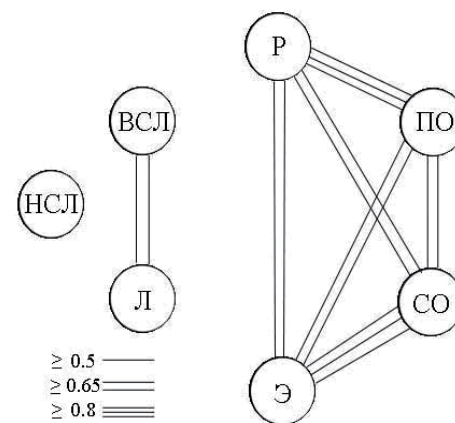


Рис. 7. Граф сходства фаун паразитических копепоид вод южного Сахалина
Обозначения: Р – реки, ПО – пресноводные озера, СО – солоноватые озера, Э – эстуарии рек, Л – озера лагунного типа с морской соленостью, ВСЛ – верхняя сублитораль, НСЛ – нижняя сублитораль

Наибольшей оригинальностью отличается фауна нижней части сублиторали, которая не имеет общих видов с другими фаунами, за исключением верхней прибрежной сублиторальной зоны ($I_{xy} = 0,18$).

6.5. Закономерности изменения фауны паразитических копепод у рыб в процессе миграции

Изучалась crustaceofauna рыб, жизненный цикл которых с различной степенью длительности и периодичности связан со сменой местообитания. Была рассмотрена crustaceofauna несколько видов рыб, относящихся к разным экологическим группам: 1) проходные виды рыб (*Oncorhynchus gorboscha*, *O. masu*); 2) полупроходные (*Hypomesus nipponensis*, *Tribolodon brandti*); 3) морские эвригалинные виды (*Megalocottus platycephalus*, *Eleginus gracilis*, *Platichthys stellatus*).

Показано, что в процессе миграции рыб, сопровождающейся изменением солёности, происходит закономерное изменение фауны паразитических копепод. При этом смена фауны копепод разных экологических групп имеет ряд закономерностей:

- пресноводные эвригалинные виды сем. Lernaepodidae (р. *Salmincola* и *Tracheliastes*) заносятся на своих хозяевах в морские воды и способны выживать в условиях высокой солёности;

- типично пресноводные (*Ergasilus aurirus*) и морские виды копепод (сем. Lernaepodidae, Caligidae, Chondracanthidae, Pennellidae) при изменении солёности быстро гибнут;

- солоноватоводные виды (*E. wilsoni*, *E. hypomesi* и *Thersitina gasterostei*) способны выдерживать значительные изменения градиента солёности, однако при длительном пребывании в пресной или морской воде происходит их постепенная элиминация.

Таким образом, проведенное исследование показало, что пространственное распределение паразитических копепод рыб в большей степени обусловлено влиянием факторов внешней среды и соответствует гидрологической характеристике водного объекта.

Глава 7. Экология и эпизоотическое значение эргазилид в экосистеме оз. Тунайча

В главе рассматривается эпизоотическое значение эргазилид на примере экосистемы озера Тунайча. Исследованы особенности экологии доминирующего вида – *Ergasilus wilsoni* в климатических условиях юга Сахалина. Выявлены факторы среды (биотические и абиотические), обуславливающие высокую численность эргазилид в озере и способствующие возникновению эпизоотий.

7.1. Видовой состав эргазилид озера Тунайча

По числу хозяев и показателям инвазии среди всех видов эргазилид в озере Тунайча доминировал вид *E. wilsoni*. Он был отмечен на 11 видах рыб, что составляет 52% от всей обследованной ихтиофауны озера. Наибольшие показатели зараженности этим паразитом отмечены у малоротых корюшек, крупночешуйной красноперки и трехиглой колюшки. Данные виды рыб в Тунайче характеризуются высокой численностью и биомассой и составляют основу ихтиофауны озера (Саматов и др., 2002).

7.2. Жизненный цикл *E. wilsoni* в оз. Тунайча

Паразитическая стадия. Как показали наши наблюдения, жизненный цикл эргазилуса связан с годовым ходом температуры воды. В холодный период года самки эргазилуса пребывают в стадии покоя. В мае начинается процесс формирования яиц в яичнике, к концу июня отмечаются самки со зрелыми яйцевыми мешками (табл. 2). В массовом количестве прикрепление к рыбам самок первой летней генерации приходится на конец июля. В это время наблюдается увеличение инвазии рыб в озере. Повторное увеличение численности молодых самок на жабрах рыб наблюдается в сентябре (вторая генерация). Во второй декаде октября репродуктивная деятельность *E. wilsoni* постепенно приостанавливается. В ноябре наблюдения за развитием паразитарной стадии не проводились.

Таблица 2

Соотношение паразитирующих самок *E. wilsoni* разных стадий зрелости в течение года (в процентах от общего числа особей паразитов) (n копепод = 1 750 экз.)

Время исследования	Т°С (ср.) воды	Стадии зрелости, %*				
		A	B ₁	B ₂	C	D
Февраль	1,2	–	100	–	–	–
Март	2,5	–	100	–	–	–
Май, 2-я декада	8,75	–	25,2	43,7	31,1	–
Май, 3-я декада	10,75	–	–	35,5	64,5	–
Июнь, 2-я декада	13,5	–	–	20,6	79,4	–
Июнь, 3-я декада	14,75	–	–	0,0	83,3	16,7
Июль, 2-я декада	16,25	17,9	13,2	23,6	39,6	5,7
Июль, 3-я декада	15,75	37,4	7,1	5,1	45,5	5,1
Август, 2-я декада	16,5	2,9	1,8	5,4	88,1	1,8
Сентябрь, 2-я декада	17,4	1,0	2,1	4,1	80,4	12,4
Сентябрь, 3-я декада	16,0	9,7	1,2	6,0	66,5	16,6
Октябрь, 2-я декада	13	3,4	12,0	79,0	4,8	0,7

* Стадия A – недавно прикрепившиеся самки, яичник пустой, тело копеподы прозрачное; B₁ – в яичнике начинается формирование яиц; B₂ – яичник наполнен яйцами, торакс сильно раздут, но яйцевые мешки отсутствуют; C – яйцевые мешки белые, плотные; D – яйцевые мешки синие, со сформировавшимися внутри яиц науплиями.

Свободноживущая стадия. Существенно дополнить картину жизненного цикла эргазилуса позволили данные планктонной съемки, проводимой в озере. Свободноживущие стадии эргазилид в составе планктона озера наблюдались с конца июня и до начала ноября. Динамика численности эргазилид в планктоне имела характер трехвершинной кривой. Таким образом, можно говорить о наличии трех генераций эргазилид в озере, приходящихся на середину июля, сентября и начало ноября. Однако не исключено, что в более холодные годы осуществляется смена только двух генераций паразита (рис. 8).

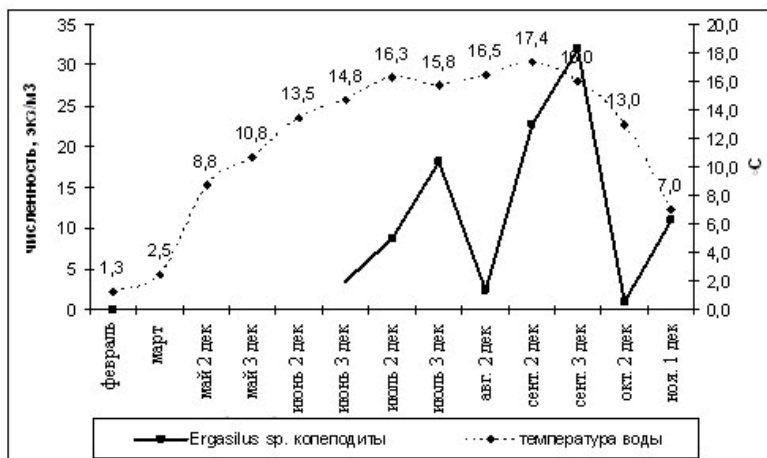


Рис. 8. Сезонная динамика численности планктонных стадий копепоид *Ergasilus* spp. в оз. Тунайча

7.3. Пространственное распределение и некоторые черты биологии свободноплавающих стадий эргасилид

Как показали наши исследования, свободноживущие стадии эргасилид встречались только в верхнем слое водной массы – миксолимнионе. Свободноплавающие стадии эргасилид преимущественно входили в состав прибрежных сообществ зоопланктона. Места массовой встречаемости эргасилид в прибрежье были приурочены к распространению зарослей макрофитов – типичному местобитанию их облигатных хозяев (рис. 9).

7.4. Сезонная динамика зараженности рыб оз. Тунайча копепоид *E. wilsoni*

Для анализа изменений инвазии по сезонам исследовались виды рыб, которые доминировали по численности в ихтиоценозе озера Тунайча и одновременно имели стабильно высокие показатели инвазии копепоидой *E. wilsoni*.

Как показали наши исследования, различия в сезонной динамике инвазии *E. wilsoni* у разных видов рыб в озере сопряжены с особенностями их годового жизненного цикла. Виды, не совершающие регулярные морские миграции (трехиглая колюшка, японская малоротая корюшка), характеризуются увеличением зараженности в период с июля по сентябрь. У полупроходных рыб (мелко- и крупночешуйная красноперка) зарегистрировано увеличение зараженности в июле и снижение в августе–сентябре за счет элиминации паразита в период морского нагула хозяина.

7.5. Факторы, обуславливающие высокую численность *E. wilsoni* в оз. Тунайча

Полученные сведения по экологии вида позволяют выделить основные факторы среды, способствующие поддержанию высокой численности *E. wilsoni* в озере.

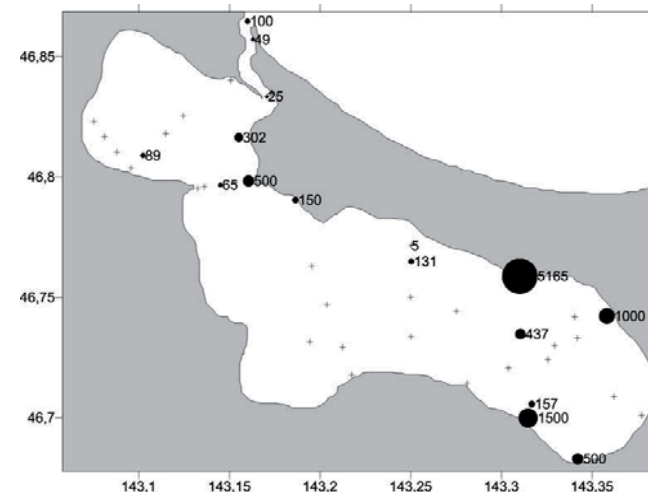


Рис. 9. Распределение планктонных стадий *Ergasilus* spp. (экз./м³) в оз. Тунайча по станциям в августе 2002 г. («+» – станции, на которых планктонные стадии *Ergasilus* spp. не обнаружены)

Абиотические факторы:

Климатические. В климатических условиях юга Сахалина активный период размножения *E. wilsoni* длится с середины июля по начало ноября. В этот период происходит смена двух-трех генераций паразита. Максимальный уровень зараженности рыб отмечается в августе, сентябре и совпадает с летним максимумом температур в озере.

Гидрографические. Озеро Тунайча является олигогалинным водоемом и характеризуется слабой проточностью. Эти условия являются благоприятными для развития *E. wilsoni* как солоноватоводного и лимнофильного вида.

Орографические. Озеро имеет довольно широкую зону сублиторали, где наблюдается как максимальная концентрация свободноживущих стадий паразита, так и скопление их облигатных хозяев-рыб.

Биотические факторы:

Наличие подходящих хозяев. Высокая плотность колюшковых и корюшковых рыб, основных хозяев для *E. wilsoni*, благоприятствует поддержанию высокой численности эргасилид в озере.

Скудность рыб в прибрежных участках. Основным фактором пространственного распределения свободноживущих стадий эргасилид по озеру является распределение их облигатных для озера хозяев корюшек и колюшек, которые

приурочены к береговым участкам зарослей макрофитов. На таких локальных участках происходит интенсивная аккумуляция паразита на рыбах, сопровождающаяся их перманентной реинвазией.

Миграции рыб. У рыб, совершающих циклические нагульные миграции в морское побережье, наблюдается скачкообразное изменение уровня инвазии за счет гибели паразита в условиях морской солёности. У рыб, стабильно обитающих в озере, в весенне-осенний период идет постоянное нарастание уровня инвазии с июля по сентябрь.

Сочетание в оз. Тунайча ряда биотических и абиотических факторов создает благоприятные условия для развития *Ergasilus wilsoni*. Сезон инвазии рыб эргазилусом длится с июля по ноябрь. Пик зараженности рыб приходится на август-сентябрь, в этот период эргазилез может принять характер эпизоотии.

ВЫВОДЫ

1. У обследованных 4 470 экз. рыб, относящихся к 67 видам, зарегистрировано 36 видов паразитических копепод. Для 13 видов паразитических копепод отмечены новые хозяева, 12 видов в водах о. Сахалин отмечены впервые, один вид *Leprophtheirus kazachenko* описан как новый для науки. С учетом литературных и собственных данных фауна паразитических копепод южного Сахалина насчитывает 45 видов.

2. Пространственное распределение паразитических копепод в большей степени обусловлено влиянием факторов внешней среды и соответствует гидрологической характеристике водного объекта. Крустацеофауна рыб пресноводных экосистем юга Сахалина представлена одним видом – *Ergasilus auritus*, солоноватоводных экосистем – *E. wilsoni*, *E. hypomesi* и *Thersitina gasterostei*. Фауну лагунных и морских прибрежных экосистем составляют представители семейств Lernaepodidae, Caligidae, Chondracanthidae, Pennellidae. Копеподы родов *Salmincola* и *Tracheliastes* встречаются на своих хозяевах как в пресных и солоноватых, так и в морских водах.

3. В водах южного Сахалина доминирующими группами хозяев паразитических копепод являются;

- а) в пресных водоемах – сем. Salmonidae и Cyprinidae,
- б) в солоноватых водоемах – сем. Cyprinidae, Salmonidae и Osmeridae,
- в) в морских прибрежных водах – сем. Pleuronectidae, Salmonidae, Osmeridae и Cottidae.

4. Морфологические особенности паразитических копепод представляют собой адаптации, способствующие в первую очередь закреплению и удержанию паразита на хозяине. Выделено четыре основных стратегии, используемых копеподами для прикрепления. Показано, что форма тела паразитических копепод сопряжена со способом фиксации на хозяине:

- а) присасывание – калигоидная форма тела,
- б) защемление с перфорацией ткани – хондракантоидная форма тела,
- в) обхват – циклопоидная форма тела,
- г) заякорение – лернеопоидная и сфириоидная форма тела.

Используемые стратегии обусловили для копепод спектр доступных микробиотопов на хозяине.

5. Гостальная и топическая приуроченность *E. wilsoni*, *E. hypomesi* и *E. auritus* обусловлена морфологией их прикрепительных конечностей.

6. Ведущая роль в возникновении эргазилеза в экосистеме оз. Тунайча принадлежит копеводе *E. wilsoni*. Изучены особенности экологии вида. В климатических условиях юга Сахалина происходит смена трех генераций эргазилуса, приходящихся на середину июля, сентября и начало ноября. Распространение свободноживущих стадий паразита приурочено к прибрежным сообществам – типичному местообитанию их облигатных хозяев. Сочетание в озере ряда абиотических (температура, солёность, слабая проточность, развитая зона сублиторали) и биотических (наличие восприимчивых хозяев, концентрация рыб в прибрежной зоне) факторов создает благоприятные условия для развития *E. wilsoni*. Сезон инвазии рыб эргазилусом длится с июля по ноябрь. Пик зараженности приходится на август-сентябрь, в этот период эргазилез может принять характер эпизоотии.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

В изданиях, рекомендуемых ВАК:

1. Виноградов, С. А. Паразитические копеподы сем. Ergasilidae рыб южного Сахалина / С. А. Виноградов // Изв. ТИНРО. – 2011. – Т. 166. – С. 208–218.

2. Виноградов, С. А. Паразитические копеподы сем. Caligidae рыб прибрежных вод о. Сахалин / С. А. Виноградов // Изв. ТИНРО. – 2012. – Т. 168. – С. 243–261.

В других изданиях:

3. Вялова, Г. П. Фауна паразитов и динамика их численности у наваги *Eleginus gracilis* Tilesius (Gadidae) в промысловых районах Сахалина / Г. П. Вялова, С. А. Виноградов // Тр. СахНИРО. – 2003. – Т. 5. – С. 243–250.

4. Полтев, Ю. Н. Некоторые вопросы, связанные с зараженностью сеголетков тихоокеанской трески (*Gadus macrocephalus*) северокурильских вод копеподой *Haemobaphes diceraus* (Copepoda: Pennellidae) / Ю. Н. Полтев, С. А. Виноградов // Тр. СахНИРО. – 2004. – Т. 6. – С. 301–304.

5. Шедько, М. Б. Фауна пресноводных паразитических копепод семейства Lernaepodidae (Crustacea: Copepoda) рыб острова Сахалин / М. Б. Шедько, С. В. Шедько, С. А. Виноградов // Растит. и животный мир о. Сахалин : Материалы Международ. сахалинского проекта. – 2005. – Ч. 2. – С. 52–63.

6. Виноградов, С. А. Паразитические ракообразные некоторых рыб лагуны Буссе / С. А. Виноградов // Сахалинская молодежь и наука : Тез. межвуз. науч.-практ. конф. студентов и молодых ученых (Ю-Сах., 2001 г.). – Ю-Сах. : Изд-во СахГУ, 2001. – С. 223.

7. Шедько, М. Б. Паразитические копеподы родов *Salmincola* и *Tracheliastes* (Lernaepodidae) рыб пресных вод острова Сахалин / М. Б. Шедько, С. А. Виноградов, С. В. Шедько // Паразитолог. исслед. в Сибири и на Дальнем Востоке : Материалы I межрегион. науч. конф. (Новосибирск, 8–10 окт. 2002 г.). – Новосибирск : Изд. компания «Лада», 2002. – С. 214–218.

8. Виноградов С. А. Паразитические копеподы (Crustacea: Copepoda) рыб шельфовой зоны и внутренних вод о. Сахалин / С. А. Виноградов // Паразитология и паразитарные системы мор. организмов : Тез. докл. Третьей Всерос. школы по мор. биологии (г. Мурманск, 3–5 нояб. 2004 г.). – Мурманск, 2004. – С. 7–8.

ВИНОГРАДОВ СЕРГЕЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ

**ЭКОЛОГИЯ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ КОПЕПОД АКВАТОРИЙ
ЮГА САХАЛИНА: ГОСТАЛЬНО-ПРОСТРАНСТВЕННОЕ
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫЕ
ВЗАИМООТНОШЕНИЯ**

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Подписано в печать 18.09.2013. Усл. печ. л. 1,25. Уч.-изд. л. 0,89.
Формат 60×84/16. Бумага “Ballet”. Тираж 100 экз.
Заказ № 35. Печать ризограф.

ФГУП «Сахалинский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии».
693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196