

УДК 591.69-7(597)

ПАЗАРИТЫ МЕЛКИХ РЫБ-КОРАЛЛОБИОНТОВ, ВЕДУЩИХ СКРЫТНЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ

© 2020 г. А. Е. Жохов¹*, М. Н. Пугачева¹, Ха Во Тхи², В. Н. Михеев³

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок 152742, Россия

²Российско-вьетнамский тропический центр, Нячанг, Вьетнам

³Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия

*e-mail: aezhokhov@yandex.ru

Поступила в редакцию 31.01.2019 г.

После доработки 12.09.2019 г.

Принята к публикации 03.10.2019 г.

В апреле–мае 2012–2014 гг. и в ноябре 2017 г. 61 экз. восьми видов рыб-кораллобионтов (*Caracanthus maculatus*, *Scorpaenodes* sp., *Sebastapistes cyanostigma*, *Gobiodon unicolor*, *Paragobiodon modestus*, *P. echinocephalus*, *Pseudocheilinus hexataenia*, *Halichoeres* sp.) исследовали на зараженность паразитами. Данные виды рыб являются симбионтами кораллов родов *Acropora* и *Pocillopora*. Обнаружены следующие паразиты рыб: нематоды *Procamallanus istiblenii*, *Raphidascaris* (?) sp. и *Ascarophis* sp., личинка цестоды *Nybelinia* sp., а также метацеркарии трематод *Stephanostomum* sp. 1, *Stephanostomum* sp. 2 и *Trematoda* gen. sp. Невысокие показатели зараженности рыб и разнообразия паразитов можно объяснить низкой численностью популяций рыб-хозяев, их эффективной индивидуальной защитой и хищничеством кораллов, уничтожающих расселительные стадии паразитов.

Ключевые слова: паразиты, *Stephanostomum*, *Nybelinia*, *Ascarophis*, рыбы, симбионты, склерактиниевые кораллы, Южно-Китайское море, Вьетнам

DOI: 10.31857/S0134347520020126

Коралловые рифы представляют собой область очень высокого биологического разнообразия. Так, количество видов рыб, обитающих в водах Индо-Тихоокеанского региона, может достигать 5 тыс. (Allen, Erdmann, 2012). Паразитические организмы являются неотъемлемой частью фауны. Оценка видового состава отдельных групп паразитов рыб в данном регионе показала их высокое разнообразие (Cribb et al., 2016). Основное внимание при изучении паразитов уделяется крупным видам рыб, имеющим промысловое значение, при этом указано на очень слабую изученность паразитов непромысловых видов рыб (Cribb et al., 2016). Многие маленькие коралловые рыбы ранее вообще не были объектом исследований паразитологов.

В некоторых семействах рыб, обитающих среди кораллов, имеются очень мелкие виды, ведущие скрытный образ жизни. Из скорпеновых (Scorpaenidae) к ним относятся *Scorpaenodes brocki* (Schultz, 1966) с длиной тела взрослых рыб 5 см и *Sebastapistes strongia* (Cuvier, 1829) с длиной тела 6 см. В близком семействе Caracanthidae у всех рыб рода *Caracanthus* длина тела не превышает 5 см (Kuiter, Tonozuka, 2001a). В семействе Labridae имеются мелкие представители родов *Wetmorella*

(5–6 см), *Pseudocheilinus* – *P. hexataenia* (Bleeker, 1857) (8 см) и *Halichoeres* (10–12 см) (Kuiter, Tonozuka, 2001b). Среди бычковых рыб (семейство Gobiidae) особую группу составляют виды, обитающие среди ветвей кораллов. По сравнению с бычками, живущими на мягких грунтах, на песке и среди камней, бычки-кораллобионты – это самые мелкие виды, длина тела которых не превышает 4 см (роды *Gobiodon*, *Paragobiodon*, *Bryaninops*, *Eviota*) (см.: Kuiter, Tonozuka, 2001c).

Некоторые из перечисленных рыб являются облигатными симбионтами склерактиниевых кораллов родов *Acropora* и *Pocillopora*, в колониях которых эти рыбы-инбионты после оседания личинок из планктона проводят всю жизнь и живут парами. Внутри колонии кораллов они находят пищу, места для размножения и выращивания молоди, а также укрываются от хищников. Биология и экология данных видов рыб изучены слабо, а информация о паразитах практически отсутствует.

Интерес к паразитам как к фактору, который наряду с хищниками служит одним из основных регуляторов численности популяций, постоянно растет (Raffel et al., 2008). Учитывая очень низкую численность ведущих скрытный образ жизни

Таблица 1. Размер и общие показатели зараженности рыб-инбионтов гельминтами

Семейство	Вид рыбы	<i>N</i>	<i>SL</i> ± <i>SD</i>	<i>SL</i> (min–max)
Caracantidae	<i>Caracanthus maculatus</i> (Gray, 1831)	8	3.9 ± 0.23	3.6–4.3
Scorpaenidae	<i>Scorpaenodes</i> sp.	8	3.6 ± 0.59	3–4.7
	<i>Sebastapistes cyanostigma</i> (Bleeker, 1856)	7	3.7 ± 1.59	2.4–6.0
Gobiidae	<i>Gobiodon unicolor</i> (Castelnau, 1873)	15	2.0 ± 0.68	1.2–3.0
	<i>Paragobiodon modestus</i> (Regan, 1908)	2	3.0 ± 0	3
	<i>P. echinocephalus</i> (Rüppell, 1830)	5	2.3 ± 0.08	2.2–2.4
Labridae	<i>Pseudocheilinus hexataenia</i> (Bleeker, 1857)	12	3.76 ± 1.07	1.6–5.2
	<i>Halichoeres</i> sp.	4	3.7 ± 0.73	2.8–4.5

Примечание. *N* – выборка рыб; *SL* – стандартная длина рыб, см (среднее ± *SD*).

рыб-кораллобионтов, можно предположить, что при высокой зараженности относительная роль паразитов может быть выше, чем роль хищников. Для проверки этого предположения необходимы специальные исследования экологической роли паразитов, в первую очередь их разнообразия и обилия.

Цели настоящей работы – изучение разнообразия паразитов и оценка зараженности ими мелких рыб-кораллобионтов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в апреле–мае 2012–2014 гг. и в декабре 2017 г. в бухте Дамбай о-ва Че (12°11'26" с.ш., 109°17'47" в.д., Южно-Китайское море, Вьетнам) с помощью легководолазного снаряжения на глубине от 3 до 8 м. Отдельно расположенные колонии кораллов *Acropora* и *Pocillopora* накрывали планктонной сетью, отламывали от субстрата и поднимали в лодку. Колонии помещали в резервуар с морской водой, разделяли на отдельные фрагменты и собирали рыб. В дальнейшем фрагменты кораллов использовали для выращивания колоний на искусственных субстратах. Всего за 5 лет было исследовано 55 колоний кораллов, в которых найден 61 экз. рыб восьми видов (семейства Caracantidae, Scorpaenidae, Gobiidae, Labridae). Небольшой объем выборки рыб обусловлен тем, что они встречались не в каждой колонии кораллов. Морфологическая идентификация рыб выполнена с использованием современной литературы (Kuitert, Tonozuka, 2001b, c). У всех рыб измеряли стандартную длину тела (*SL* ± стандартное отклонение, *SD*) (табл. 1).

На наличие паразитов исследовали поверхность тела, жабры, глаза, головной мозг, брюшную полость, пищеварительный тракт и мышцы рыб. Зараженность рыб оценивали по следующим параметрам: экстенсивность инвазии (%), индекс обилия и интенсивность инвазии. Личинок трематод фиксировали 70% этанолом, личинок нематод – 4% формалином. Трематод и цестод

окрашивали квасцовым кармином, обезвоживали в спиртах, просветляли в диметилфталате и монтировали в канадский бальзам. Нематод просветляли в глицерине для изучения на временных препаратах. Червей измеряли на тотальных и временных препаратах. Препараты хранятся в Коллекции паразитов Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Россия.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего в изученной группе рыб-инбионтов обнаружено семь таксонов гельминтов: метацеркарии трематод семейства Acanthocolpidae (*Stephanostomum* sp. 1 и *Stephanostomum* sp. 2), метацеркарии Trematoda gen. sp., нематоды *Procamallanus istiblenii*, *Ascarophis* sp., личинка III *Raphidascaris* (?) sp. и личинка цестоды *Nybelinia* sp. (табл. 2). Поскольку пойманных рыб впервые исследовали на зараженность паразитами, ниже приведено описание найденных паразитов. Идентифицировать метацеркарий Trematoda gen. sp. оказалось невозможно из-за очень мелких размеров и плохой сохранности материала.

Класс Cestoda

Семейство Tentaculariidae Poche, 1926

Nybelinia sp., личинка (plerocercus) (рис. 1а, 3г)

Исследованный материал: одна инкапсулированная личинка из мезентерия *Scorpaenodes* sp. Препарат № 7/460. Сколекс удлинённый, почти прямоугольной формы, апикальная часть горизонтальная, общая длина 0.918 мм, длина без заднего отростка 0.693 мм, максимальная ширина 0.306 мм на уровне ботридий. Имеются четыре широкие ботридии в форме лепестков длиной 0.492–0.495 мм; они занимают более половины общей длины личинки. Края ботридий покрыты очень мелкими шипиками. Из сколекса выходят четыре хоботка, вооружённые крючьями; их длина 0.154–0.198 мм, ширина у основания 0.055 мм,

Таблица 2. Общая (2012–2017 гг.) зараженность рыб-инбионтов некоторыми видами гельминтов в бухте Дамбай о-ва Че

Вид рыбы: паразит	Локализация	ЭИ	ИО	ИИ
<i>Caracanthus maculatus</i> :				
<i>Spirocamallanus istiblenii</i>	Кишечник	1/8	0.13 ± 0.35	1
<i>Raphidascaris</i> (?) sp.	Печень	1/8	0.25 ± 0.46	1
<i>Stephanostomum</i> sp. 2	Мезентерий	1/8	0.13 ± 0.35	1
Trematoda gen. sp.	Жабры	2/8	0.25 ± 0.71	2
<i>Scorpaenodes</i> sp.:				
<i>Nybelinia</i> sp.	Мезентерий	1/8	0.13 ± 0.35	1
<i>Spirocamallanus istiblenii</i>	Кишечник	1/8	0.13 ± 0.35	1
<i>Ascarophis</i> sp.	Желудок	2/8	0.25 ± 0.46	1
Trematoda gen. sp.	Жаберная крышка	2/8	1.13 ± 2.1	4–5
<i>Sebastapistes cyanostigma</i>	–	0	0	0
<i>Gobiodon unicolor</i> :				
Trematoda gen. sp.	Жабры	7.67	0.07 ± 0.26	1
<i>Paragobiodon echinocephalus</i> :				
<i>Stephanostomum</i> sp. 1	Мезентерий	1/5	0.2 ± 0.45	1
<i>Paragobiodon modestus</i>	–	0	0	0
<i>Pseudocheilinus hexataenia</i> :				
<i>Procamallanus istiblenii</i>	Кишечник	1/12	0.08 ± 0.29	1
Trematoda gen. sp.	Мышцы, плавники, жабры	4/12	1.08 ± 2.35	1–8
<i>Halichoeres</i> sp.:				
Trematoda gen. sp.	Жабры	1/4	0.25 ± 0.5	1

Примечание. ЭИ – экстенсивность инвазии, % или количество зараженных (перед чертой) из числа исследованных; ИО – индекс обилия ± стандартное отклонение; ИИ – интенсивность инвазии.

у вершины 0.024 мм. Длина хоботковых влагалищ 0.474–0.480 мм; они прямые, не перекрещиваются и заканчиваются широкими бульбами в форме боба, 0.167–0.169 × 0.088–0.103 мм. Тело оканчивается коротким задним отростком длиной 0.225 мм; длина покрывающего паруса (velum) 0.143 мм. Длина крючков на вершине хоботка 0.011 мм, в середине хоботка 0.009 мм, у основания – 0.004 мм.

Данный экземпляр принадлежит к роду *Nybelinia* Roche, 1926, поскольку крючки на ботридиальной и антиботридиальной поверхностях хоботков по форме существенно не различаются. От описанных личинок других видов цестод этот экземпляр отличается формой сколекса и маленьким размером (Dollfus, 1960; Palm et al., 1997; Beveridge et al., 2014). У скорпеновых рыб личинки трипаноринхидных цестод встречаются редко. Личинка *Nybelinia aequidentata* (Shipley et Hornell, 1906) Dollfus, 1930 была найдена у *Dendrochirus zebra* (Cuvier, 1829) (см.: Beveridge et al., 2014).

Класс Trematoda

Семейство Acanthocolpidae Lühe, 1906

Stephanostomum sp. 1, метацеркарии (рис. 16)

Исследованный материал: одна личинка из мезентерия *Paragobiodon echinocephalus*. Препарат № 7/461. Тело удлинённое, 0.312 × 0.084 мм, покрыто мелкими шипиками, которые значительно крупнее на участке от заднего края ротовой присоски до конца глотки. На уровне середины длины предглотки тело слегка суживается. На тегументе ротовой присоски имеются крупные шипы длиной 0.013–0.015 мм, расположенные в два ряда. Ротовая присоска бокаловидная, терминальная, ее размер 0.046 × 0.059 мм. Круглая брюшная присоска находится в задней половине тела, ее диаметр 0.055 мм. Расстояние между присосками 0.117 мм. Предглотка длинная – 0.068 мм, глотка длинная и овальная размером 0.037 × 0.029 мм; пищевод отсутствует. Ветви кишечника короткие (0.077 мм), расширяются на концах и далеко не доходят до заднего конца тела. По бокам предглотки на границе с глоткой расположены два

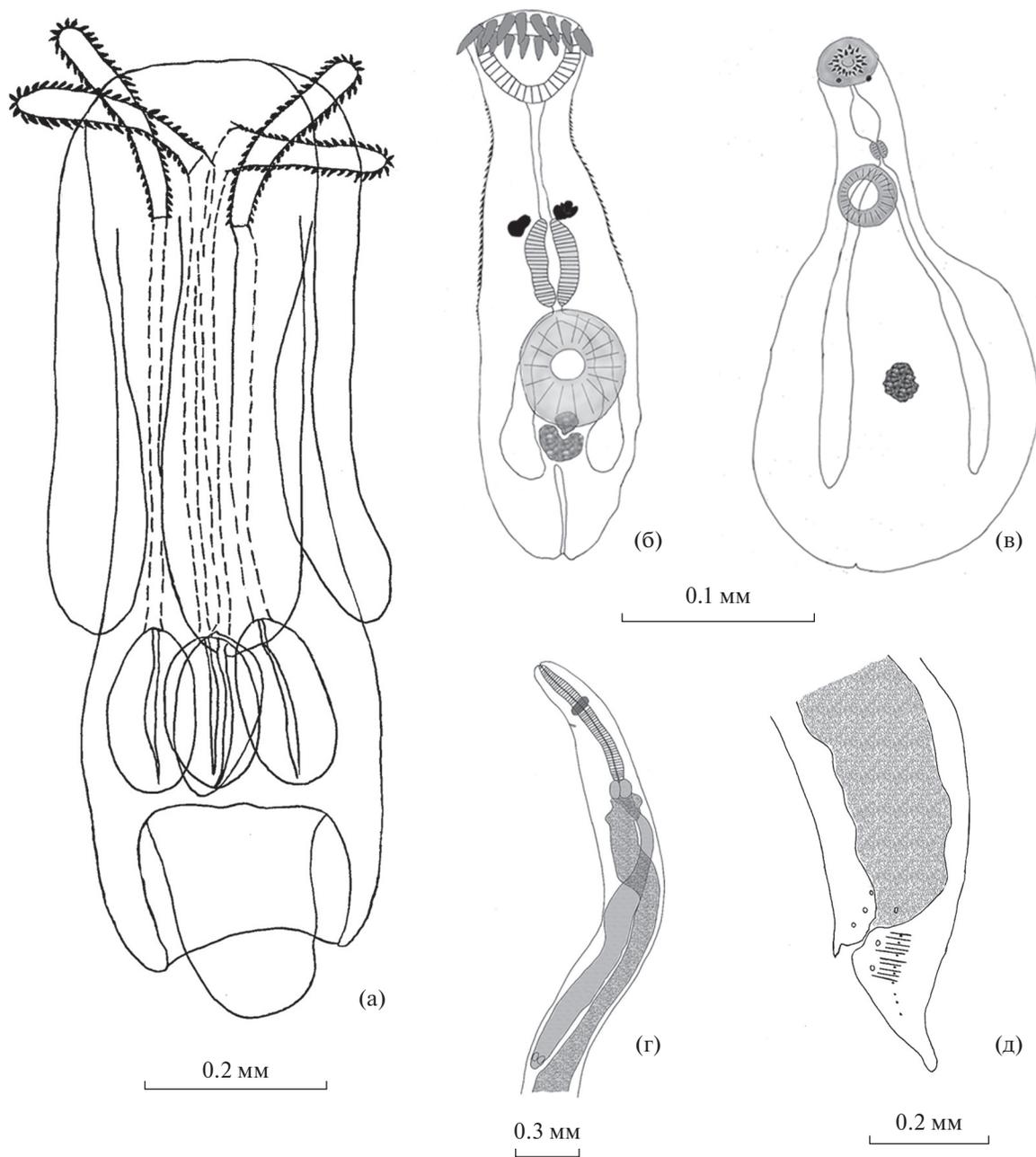


Рис. 1. Паразиты рыб-кораллобионтов. а – личинка (plerocercus) *Nybelinia* sp. из *Scorpaenodes* sp.; б – метацеркария *Stephanostomum* sp. 1 из *Paragobiodon echinocephalus*; в – метацеркария *Stephanostomum* sp. 1 из *Caracanthus maculatus*; г, д – личинка III, самка *Raphidascaris* (?) sp.: передний (г) и задний (д) концы.

крупных пигментных пятна, их диаметр 0.011–0.013 мм. Экскреторный пузырь прямой, его длина 0.051 мм. Над экскреторным пузырем между ветвями кишечника расположен недифференцированный половой зачаток.

Stephanostomum sp. 2, метацеркарии (рис. 1в)

Исследованный материал: одна личинка из мезентерия *Caracanthus maculatus*. Препарат

№ 7/462. Форма тела в виде совка; передняя часть узкая, задняя сильно расширена, длина тела 0.9 мм, максимальная ширина 0.459 мм. Ротовая присоска овальная, субтерминальная, ее размер 0.086 × 0.117 мм; на ней в два ряда расположены очень мелкие шипы. Брюшная присоска округлая, находится в передней узкой части тела, ее размер 0.0776 × 0.084 мм. Расстояние между присосками 0.15 мм. У основания ротовой присоски расположены два пигментных пятна, их диаметр 0.011–

0.013 мм. Предглотка длинная и расширенная размером 0.075×0.042 мм, глотка овальная размером 0.042×0.035 мм; пищевод отсутствует. Ветви кишечника длинные, не достигают заднего конца тела. Между ветвями кишечника расположен недифференцированный половой зачаток. Экскреторный пузырь не виден.

Длинная предглотка, отсутствие пищевода и два ряда шипиков на ротовой присоске указывают на принадлежность обеих метацеркарий к роду *Stephanostomum*. Взрослые трематоды этого семейства паразитируют в пищеварительном тракте хищных рыб, первыми промежуточными хозяевами служат брюхоногие моллюски семейств Nassariidae, Naticidae и Buccinidae; метацеркарии локализуются в тканях разных видов рыб. Род *Stephanostomum* включает более 100 видов, но жизненные циклы с описанием личинок известны только для нескольких видов (Madhavi, Shameem, 1993; Barnett et al., 2008, 2010).

Класс Chromadorea

Семейство Anisakidae Railliet et Henry, 1912

Raphidascaris (?) sp., личинка III, самка (рис. 1г, 1д)

Исследованный материал: одна личинка из печени *Caracanthus maculatus*. Препарат № 7/463. Личинка неинкапсулирована. Длина тела 5.868 мм, максимальная ширина — 0.306 мм; кутикула тонкая и гладкая; цервикальные крылья отсутствовали. Зачатки губ хорошо развиты. Пищевод цилиндрический с несколько суженной передней частью длиной 0.708 мм. На расстоянии 0.33 мм от головного конца пищевод окружен нервным кольцом; позади него на расстоянии 0.39 мм от головного конца расположена экскреторная пора. Желудочек продольно-овальный длиной 0.12 мм. Желудочный отросток длиной 1.062 мм. Кишечник бурый, с зернистым содержимым, широкий, занимает большую часть пространства тела; он заканчивается короткой бурой прямой кишкой, окруженной несколькими одноклеточными ректальными железами. Вагина и вульва не видны. Хвост длиной 0.234 мм слегка изогнут дорсально.

Наличие одного желудочного выступа, идущего вниз, позволяет отнести обнаруженную личинку к роду *Raphidascaris*, однако у нее отсутствует характерный для личинки головной зуб. Возможно, он хорошо развит не у всех личинок этого вида. Личинок, относящихся к роду *Raphidascaris*, ранее находили у рыб в данном регионе (Douré et al., 2003; Purivirojkul, 2009).

Семейство Cystidicolidae Skrjabin, 1946

Ascarophis sp. (рис. 2а–3е, 3в)

Исследованный материал: две нематоды из желудка *Scorpaenodes* sp. Препараты № 7/464 и

7/465. В разных рыбах найдены один самец и одна самка. Мелкие нематоды с нитевидным телом и отчетливо исчерченной кутикулой. Ротовое отверстие терминальное, окружено двумя латеральными псевдолябиями с коническими вершинами. У самца длина тела 6.24 мм, ширина тела на середине длины 0.055 мм, ширина у левой спикулы 0.079 мм. Кольцевая исчерченность кутикулы четко выражена на участке чуть ниже нервного кольца до начала железистого пищевода. Расстояние между бороздками кутикулы здесь составляет 0.0055–0.007 мм. Расстояние от переднего края тела до середины нервного кольца 0.125 мм. Нервное кольцо размером 0.046×0.024 мм. Длина стомы 0.09 мм, мышечного отдела пищевода 0.539 мм, железистого отдела пищевода 3.96 мм. Отношение длины мышечного отдела пищевода к длине железистого отдела пищевода 1 : 14. Длина левой спикулы 0.425 мм, правой спикулы — 0.068 мм. Хвост тупоконечный длиной 0.07 мм, с хвостовыми крыльями и преклоакальными вентральными кутикулярными гребнями. Преклоакальные и постклоакальные папиллы стебельчатые, субвентральные, по четыре пары каждой. У самки (поврежденный экземпляр, сохранилась только задняя часть тела) длина сохранившейся части 4.392 мм, ширина у места разрыва 0.152 мм, ширина в области анального отверстия 0.093 мм. Хвост закругленный длиной 0.044 мм. Яйца с двумя филаментами на одном конце размером $0.033\text{--}0.037 \times 0.024\text{--}0.026$ (среднее 0.035×0.025) мм.

В рыбах из Индо-Тихоокеанского региона ранее были обнаружены нематоды *Ascarophis richeri* Moravec et Justine, 2007; *A. scatophagi* Moravec, Yooyen et Sanprick, 2018 и *A. adioryx* Machida, 1981 (Moravec, Justine, 2007, 2009; Moravec et al., 2018). Найденные нематоды отличаются от *A. richeri* меньшим расстоянием от переднего конца тела до нервного кольца у самца, меньшими размерами обеих спикул и яиц, а также наличием двух филаментов на одном конце яйца; от *A. scatophagi* — меньшим расстоянием от переднего конца тела до нервного кольца у самца, меньшими размерами обеих спикул и яиц, наличием двух филаментов на одном конце яйца; от *A. adioryx* — меньшим расстоянием от переднего конца тела до нервного кольца у самца, меньшими размерами правой спикулы и яиц, наличием двух филаментов на одном конце яйца.

Семейство Camallanidae Railliet et Henry, 1915

Procamallanus istiblenii (Noble, 1966) (рис. 3а, 3б)

Исследованный материал: три нематоды из кишечника *Caracanthus maculatus*, *Scorpaenodes* sp. и *Pseudocheilinus hexataenia*. Препараты № 7/466 и 7/467. Две неполовозрелые самки найдены у *C. maculatus* и *P. hexataenia*. Длина самок 3.456–

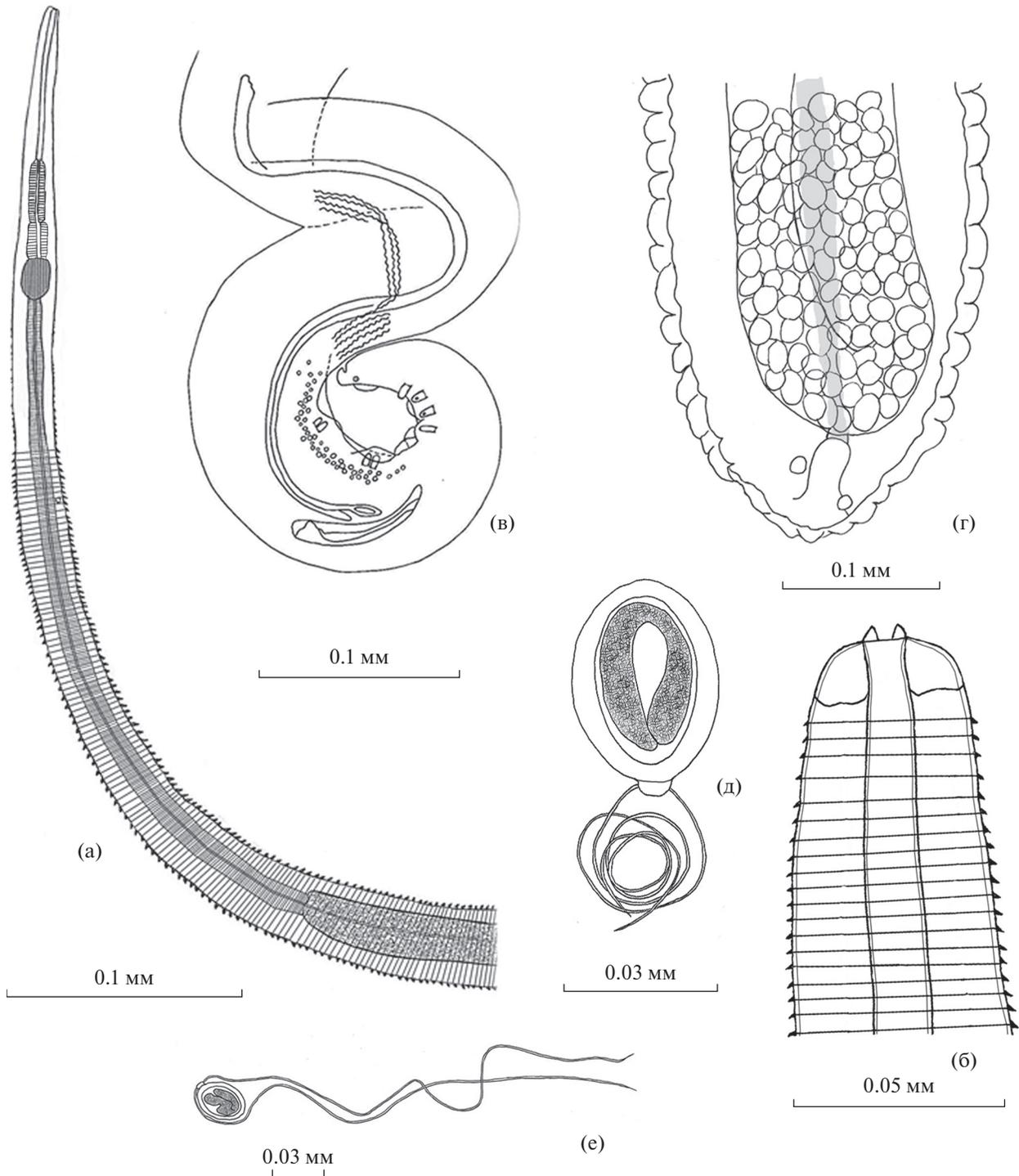


Рис. 2. *Ascarophis* sp. из *Scorpaenodes* sp. а – передний конец тела самца; б – головной конец самца; в – задний конец тела самца; г – задний конец тела самки; д, е – яйца.

4.860 мм, ширина в середине тела 0.126–0.176 мм. Ротовая капсула светлая, неокрашенная, круглая; ее размер 0.055–0.057 × 0.055–0.057 мм; имеет 14 спиральных утолщений. Длина мышечной части пищевода (М) 0.242–0.324 мм, длина железистой части пищевода (Ж) 0.330–0.410 мм; отношение Ж/М 1.27–1.36. Нервное кольцо и экскреторная

пора на расстоянии 0.154–0.191 и 0.274–0.318 мм от головного конца соответственно. Длина хвоста 0.101–0.136 мм. Размеры самца, найденного у *Scorpaenodes* sp.: длина 7.148 мм, ширина 0.189 мм, овальная оранжево-коричневая ротовая капсула 0.077 × 0.059 мм, мышечная часть пищевода 0.360 мм, железистая часть пищевода 0.540 мм, отношение

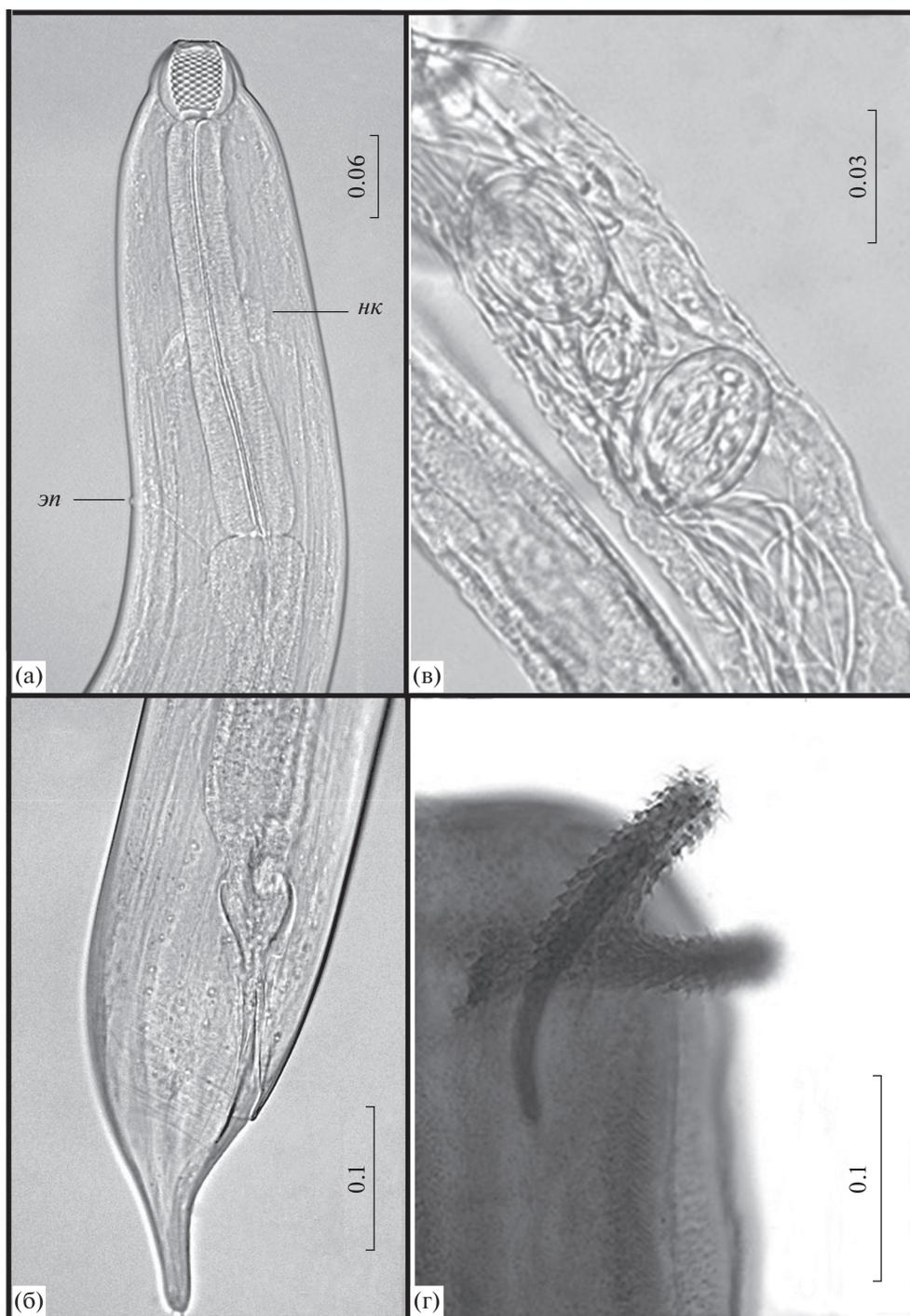


Рис. 3. *Procamlanus istiblenii* из *Caracanthus maculatus*: передний (а) и задний (б) концы тела самки; *Ascarophis* sp. из *Scorpaenodes* sp., яйца в матке (в); личинка *Nybelinia* sp. из *Scorpaenodes* sp., хоботки, вооруженные крючками (г). Условные обозначения: *нк* – нервное кольцо, *эл* – экскреторная пора. Масштаб, мм: а – 0.06; б – 0.1; в – 0.03; г – 0.1.

Ж/М 1.5, нервное кольцо и экскреторная пора на расстоянии 0.240 и 0.398 мм от головного конца соответственно, правая спикула 0.396 мм, левая спикула 0.365 мм, длина хвоста 0.145 мм.

Нематода *P. istiblenii* обнаружена у многих видов коралловых рыб (Rigby, Font, 1997). Ранее в

этом же месте мы находили данную нематоду у *Amphiprion* spp. и *Dascyllus reticulatus* (Richardson, 1846) (см.: Жохов и др., 2017, 2018).

Зараженность рыб-инбионтов всеми видами паразитов была очень низкой (табл. 2). Количество видов паразитов у зараженных рыб не превы-

шало трех. В среднем на одну зараженную рыбу приходилось от 1 до 3.5 экз. гельминта (*Caracanthus maculatus* – 2.33, *Scorpaenodes* sp. – 2.6, *Pseudocheilinus hexataenia* – 3.5, *Paragobiodon echinocephalus* и *Gobiodon unicolor* – по 1). Как правило, рыбы были заражены одним видом и одним экземпляром гельминта. Исключением являлись метацеркарии трематод, которые встречались по несколько особей (максимум 8) у одной рыбы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Все найденные таксоны гельминтов впервые обнаружены у рыб-инбионтов. *Ascarophis* sp. и *Nybelinia* sp., по-видимому, являются новыми для науки видами, но для их полноценного описания требуются сборы дополнительного материала. В целом разнообразие паразитов у данной группы рыб низкое, всего найдено семь таксонов (с учетом неидентифицированных метацеркарий их количество может быть немного больше). Особенностью паразитофауны этих рыб следует признать отсутствие эктопаразитов (моногоней и паразитических рачков). Среди эндогельминтов встречались представители трех классов: хромодореи, трематоды и цестоды, причем преобладали два первых. В целом среди гельминтов доминировали личиночные формы, в основном метацеркарии трематод. Взрослые формы были представлены только нематодами *Ascarophis* sp. и *Procamallanus istiblenii*. Самки и самец *P. istiblenii* были мелкими, неполовозрелыми, обнаружены в рыбах по одному экземпляру. Они были значительно меньше, чем нематоды, найденные в других видах рыб (Rigby, Font, 1997; Жохов и др., 2018). Можно предположить, что в этих мелких рыбах нематоды не достигают половой зрелости, а рыбы выполняют для нематод функцию резервуарных хозяев. Несмотря на общую бедность паразитофауны у данной группы рыб, среди них выделялись рыбы с относительно высоким разнообразием паразитов (у *Scorpaenodes* sp. и *Caracanthus maculatus* обнаружено по 4 вида паразитов) и рыбы без паразитов (*Sebastapistes cyanostigma*, *Paragobiodon modestus*). У остальных рыб найдено по 1–2 вида паразитов.

Мелкие рыбы-индивидуалисты – обитатели укрытий, которые успешно избегают хищников. Подобная тактика выгодна и при избавлении от эктопаразитов. Отсутствие эктопаразитов у этих рыб можно объяснить отсутствием чешуйного покрова (*Caracanthus*), наличием в коже токсичных желез (*Gobiodon*) и узкой жаберной щелью, плотно прикрываемой створкой кожи (*Gobiodon*, *Paragobiodon*). Данные приспособления препятствуют прикреплению эктопаразитов к коже и их проникновению к жабрам (Mizuno, Tominaga, 1980; Munday et al., 2003). Питаясь кровью и слизью хозяина, повреждая кожные покровы и жаб-

ры, эктопаразиты могут существенно влиять на физиологию, поведение и морфологию хозяина.

Метацеркарии трематод – это одна из доминирующих по разнообразию и обилию групп паразитов коралловых рыб (Muñoz, Cribb, 2005; Vidal-Martínez et al., 2012), но у рыб-индивидуалистов метацеркарии встречались как единичные экземпляры. Очевидно, оседлый образ жизни рыб-инбионтов в узком пространстве между ветвями кораллов ограждает их от заражения личинками трематод. При гетеротрофном питании коралловые полипы ловят зоопланктон (копепод, изопод, амфипод, личинок крабов) длиной 0.2–0.7 мм (Houlbrèque, Ferrier-Pagès, 2009). В морском зоопланктоне присутствуют свободноплавающие церкарии трематод, имеющие такие же размеры. Возможно, коралловые полипы поедают церкарий, резко снижая вероятность заражения ими рыб. Поскольку коралловые полипы питаются зоопланктоном, они конкурируют в питании с рыбами-инбионтами (Зыкова и др., 2011). По этой причине рыбы-кораллобионты имеют низкую зараженность личинками нематод, которыми заражаются в результате питания копеподами и другими планктонными беспозвоночными.

В заключение отметим, что у обитателей укрытий мелких рыб-индивидуалистов разнообразие и зараженность паразитами были невысокими, а эктопаразиты отсутствовали вовсе. Наряду с индивидуальными средствами защиты в значительной степени это может быть связано с низкой плотностью популяций рыб и их изолированностью друг от друга, что существенно затрудняет передачу паразитов между особями. Кроме этого, коралл-хозяин может защищать рыб-индивидуалистов от паразитов, поедая их свободноплавающих личинок, а также выступая конкурентом в питании и снижая вероятность заражения рыб через планктонных промежуточных хозяев. Существование паразитов в непростых для них условиях обусловлено низкой смертностью и устойчивостью популяций рыб-хозяев, приспособившихся к жизни с низкой плотностью в насыщенной экосистеме кораллового рифа.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность руководству и сотрудникам совместного Российско-вьетнамского тропического центра.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана грантами РФФИ № 18-05-00459а и № 20-04-00239а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жохов А.Е., Пугачева М.Н., Михеев В.Н. Паразиты рыбы *Dascyllus reticulatus* (Pisces: Pomacentridae) – симбионта склерактиниевых кораллов (зал. Нячанг, Южно-Китайское море, Вьетнам) // Зоол. журн. 2017. Т. 96. № 9. С. 1060–1068.
- Жохов А.Е., Тхи Ха Во, Тхи Кьеу Оань Лэ и др. Паразиты рыб-клоунов (Pomacentridae, Amphiprioninae) в районе Нячанга, Южно-Китайское море, Вьетнам // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 11. С. 1350–1362.
- Зыкова А.В., Бритаев Т.А., Иваненко В.Н., Михеев В.Н. Планктонные и симбиотические организмы в питании рыб-кораллобионтов // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. № 6. С. 802–808.
- Allen G.R., Erdmann M.V. Reef fishes of the East Indies: Andaman Sea, Myanmar, Thailand, Indonesia, Christmas Island, Singapore, Malaysia, Brunei, Philippines, Papua New Guinea, Solomon Islands. Perth, Australia: Tropical Reef Research. 2012. 1292 p.
- Barnett L.J., Miller T.L., Cribb T.H. Two new *Stephanostomum*-like cercariae (Digenea: Acanthocolpidae) from *Nassarius dorsatus* and *N. olivaceus* (Gastropoda: Nassariidae) in Central Queensland, Australia // Zootaxa. 2010. V. 2445. P. 35–52.
- Barnett L.J., Smales L.R., Cribb T.H. A complex of putative acanthocolpid cercariae (Digenea) from *Nassarius olivaceus* and *N. dorsatus* (Gastropoda: Nassariidae) in Central Queensland, Australia // Zootaxa. 2008. V. 1705. P. 21–39.
- Beveridge I., Bray R.A., Cribb T.H., Justine J.-L. Diversity of trypanorhynch metacestodes in teleost fishes from coral reefs off eastern Australia and New Caledonia // Parasite. 2014. V. 21. P. 60. <https://doi.org/10.1051/parasite/2014060>
- Cribb T.H., Bray R.A., Diaz P.E. et al. Trematodes of fishes of the Indo-west Pacific: told and untold richness // Syst. Parasitol. 2016. V. 93. P. 237–247.
- Dollfus R.P. Sur une collection de Tétrarhynques homeacanthes de la famille des Tentaculariidae, récoltées principalement dans la région de Dakar // Bull. Inst. Franc. Afr. Noire. Ser. A. 1960. V. 22. P. 788–852.
- Doupe R.G., Lymbery A.J., Wong S., Hobbs R.P. Larval anisakid infections of some tropical fish species from north-west Australia // J. Helminthol. 2003. V. 77. P. 363–365.
- Houlbrèque F., Ferrier-Pagès C. Heterotrophy in tropical scleractinian corals // Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 2009. V. 84. P. 1–17.
- Kuiter R.H., Tonozuka T. Pictorial guide to Indonesian reef fishes. Part 1. Eels – Snappers, Muraenidae – Lutjanidae. Seaford, Vic., Australia: Zoonetics. 2001a. 302 p.
- Kuiter R.H., Tonozuka T. Pictorial guide to Indonesian reef fishes. Part 2. Fusiliers – Dragonets, Caesionidae – Callionymidae. Seaford, Vic., Australia: Zoonetics. 2001b. P. 304–622 p.
- Kuiter R.H., Tonozuka T. Pictorial guide to Indonesian reef fishes. Part 3. Jawfishes – Sunfishes, Opistognathidae – Molidae. Seaford, Vic., Australia: Zoonetics. 2001c. P. 623–862.
- Madhavi R., Shameem U. Cercariae and metacercariae of *Stephanostomum cloacum* (Trematoda: Acanthocolpidae) // Int. J. Parasitol. 1993. V. 23. P. 341–347.
- Mizuno S., Tominaga Y. First record of the scorpaenoid fish *Caracanthus unipinna* from Japan, with comments on the characters of the genus // Jpn. J. Ichthyol. 1980. V. 26. P. 369–372.
- Moravec F., Justine J.-L. A new species of *Ascarophis* (Nematoda, Cystidicolidae) from the stomach of the marine scorpaeniform fish *Hoplichthys citrinus* from a seamount off the Chesterfield Islands, New Caledonia // Acta Parasitol. 2007. V. 52. № 3. P. 238–246.
- Moravec F., Justine J.-L. Two cystidicolids (Nematoda, Cystidicolidae) from marine fishes off New Caledonia // Acta Parasitol. 2009. V. 54. № 4. P. 341–349.
- Moravec F., Yooyen T., Sanprick A. Two nematode species from freshwater and marine fishes in Thailand, including *Ascarophis scatophagi* sp. nov. (Cystidicolidae) from *Scatophagus argus* (Scatophagidae) // Acta Parasitol. 2018. V. 63. № 1. P. 89–98.
- Munday P.L., Schubert M., Baggio J.A. et al. Skin toxins and external parasitism of coral-dwelling gobies // J. Fish Biol. 2003. V. 62. P. 976–981.
- Muñoz G., Cribb T.H. Infracommunity structure of parasites of *Hemigymnus melapterus* (Pisces: Labridae) from Lizard Island, Australia: the importance of habitat and parasite body size // J. Parasitol. 2005. V. 91. P. 38–44.
- Palm H.W., Walter T., Schwerdtfeger G., Reimer L.W. *Nybelinia* Poche, 1926 (Cestoda: Trypanorhyncha) from the Mozambique coast, with description of *N. beveridgei* sp. nov. and systematic consideration of the genus // S. Afr. J. Mar. Sci. 1997. V. 18. P. 273–285.
- Purivirojkul W. An investigation of larval ascaridoid nematodes in some marine fish from the Gulf of Thailand // Kasetsart J.: Nat. Sci. 2009. V. 43. P. 85–92.
- Raffel T.R., Martin L.B., Rohr J.R. Parasites as predators: unifying natural enemy ecology // Trends Ecol. Evol. 2008. V. 23. № 11. P. 610–618.
- Rigby M.C., Font W.F. Redescription and range extension of *Spirocamallanus istiblenni* Noble, 1966 (Nematoda: Camallanidae) from coral reef fishes in the Pacific // J. Helminthol. Soc. Wash. 1997. V. 64. P. 227–233.
- Vidal-Martínez V.M., Aguirre-Macedo M.L., McLaughlin J.P. et al. Digenean metacercariae of fishes from the lagoon flats of Palmyra Atoll, Eastern Indo-Pacific // J. Helminthol. 2012. V. 86. P. 493–509.

Parasites of Small Cryptic Coral Reef Fishes

A. E. Zhokhov^a, M. N. Pugacheva^a, Ha Vo Thi^b, and V. N. Mikheev^c

^a*Papanin Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 152742, Russia*

^b*Russian-Vietnamese Tropical Center, Nha Trang, Vietnam*

^c*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia*

Parasites in 61 individuals of 8 species of coral reef fishes (*Caracanthus maculatus*, *Scorpaenodes* sp., *Sebastapistes cyanostigma*, *Gobiodon unicolor*, *Paragobiodon modestus*, *P. echinocephalus*, *Pseudocheilinus hexataenia*, and *Halichoeres* sp.) were studied in April–May 2012–2014 and November 2017. All studied fishes were symbionts of corals of the genera *Acropora* and *Pocillopora*. The parasites found were the nematodes *Spirocamallanus istiblenii*, *Raphidascaris* (?) sp., and *Ascarophis* sp., the larva of the cestode *Nybelinia* sp., as well as metacercariae of the trematodes *Stephanostomum* sp. 1, *Stephanostomum* sp. 2, and Trematoda gen. sp. Low prevalence, infection rate, and diversity of parasites could be related to low population numbers of fish hosts, their efficient individual anti-parasitic defense, as well as to predation by corals that prey on dispersal stages of parasites.

Keywords: parasites, *Stephanostomum*, *Nybelinia*, *Ascarophis*, fish, symbionts, scleractinian corals, South China Sea, Vietnam