

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Всесоюзное общество гельминтологов

ГЕЛЬМИНТЫ В ПРЕСНОВОДНЫХ БИОЦЕНОЗАХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1982

Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982. 234 с.

В книге рассматриваются теоретические аспекты изучения популяционной экологии гельминтов рыб в пресноводных биогеоценозах и значение подобных исследований для решения практических задач рыбоводства на внутренних водоемах. Приводятся результаты исследований популяционных особенностей гельминтов в озерных биоценозах, биохимических механизмов адаптаций паразитических червей к хозяевам, симфизиологических связей паразитических червей с гидробионтами.

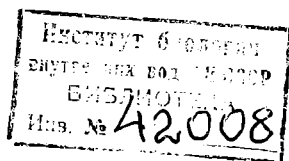
Книга рассчитана на гельминтологов, занимающихся изучением паразитов и болезней рыб.

Табл. 72, ил. 35, библ. 466 назв.

Ответственный редактор

член-корреспондент АН СССР

К. М. РЫЖИКОВ



Предисловие

Большая часть исследований советских гельминтологов связана с изучением гельминтов животных наземных биоценозов. Гельминтам животных водных биоценозов уделялось меньше внимания. Работы настоящего сборника в какой-то мере восполняют указанный пробел.

Помещенные в сборнике статьи посвящены в основном вопросам популяционной биологии гельминтов пресноводных биоценозов. Эта проблема обсуждалась на симпозиуме, который состоялся в 1980 г. на базе Института биологии внутренних вод АН СССР. Материалы, представленные на симпозиуме, и составляют основное содержание сборника. В него вошли также статьи, освещающие и другие вопросы, близкие к указанной проблеме. Всего в сборнике помещено 20 статей.

В ряде работ обсуждаются данные о механизмах регуляции численности и факторах, определяющих численность и структуру популяции гельминтов (О. Н. Бауер, Л. В. Аникеева и Р. П. Малахова, Н. А. Изюмова с соавторами, Н. М. Пронин). Значение популяционных исследований гельминтов оценивается как научная основа изучения эпизоотологии гельминтов рыб (В. А. Мусселиус, Ю. А. Стрелков, В. А. Ройтман). На обширных фактических материалах демонстрируется влияние гельминтов на популяцию рыб (А. М. Лопухина), воздействие токсических агентов на течение инвазионного и инфекционного процессов у рыб (Б. А. Флеров, В. Р. Микряков, Б. И. Куперман), изменения белкового обмена хозяев вследствие инвазии их гельминтами (Е. А. Дрюченко, А. Я. Дубовская). Отдельные аспекты синэкологии гельминтов рассматриваются в работах Б. Е. Казакова (монogeneи) Г. И. Маркевича и Б. И. Купермана (цестоды), В. Р. Микрякова с соавторами, В. А. Ройтмана, А. А. Шигина (трематоды). Анализ особенностей ценотических связей гельминтов с рыбами и другими гидробионтами посвящены статьи В. А. Ройтмана и Д. Г. Цейтлина, Т. Л. Илюшиной, М. К. Семеновой, А. И. Булаева.

Публикуемые работы несомненно представляют научный интерес. Они привлекут внимание гельминтологов и паразитологов других специальностей и будут способствовать дальнейшему развитию исследований популяционной биологии гельминтов.

Член-корреспондент АН СССР
К. М. Рыжиков

Регуляция численности паразитов в пресноводных экосистемах

О. Н. Бауер

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Одним из свойств, отличающих паразитов от свободноживущих животных, является их чрезвычайно высокая плодовитость. Приведу несколько примеров из гидропаразитологии. Моравец [Moravec, 1980] сообщает о высокой плодовитости нематоды *Phylometra ovata* из полости тела леща. Он подсчитал, что зрелая самка длиной 4 см содержит в матке около 75 000 личинок. Одна марита *Ichthyocotylurus platycephalus*, метацеркарии которой паразитируют во внутренних органах пресноводных рыб, продуцирует в сутки 14 000 яиц, выводимых с экскрементами рыбоядной птицы в водоем [Шигин, Шигина, 1968; Шигин, 1978]. От одного хозяина при заражении одной тысячей трематод в водоем может поступить за один месяц около 100 г яиц, что составит около 420 млн. Ихтиофтириус при температуре около 20° достигает способности размножаться через 8—9 дней после заражения рыбы. Зрелый трофонт выходит в воду, окружается цистой, в которой проходит многократное деление (до 11—12 раз), в результате чего через сутки образуется около 2000 бродяжек, способных заражать нового хозяина [Бауер, 1959]. Если бы все инвазионные стадии водных паразитов достигали хозяина и в нем приживались, то через несколько поколений все свободноживущие гидробионты были бы уничтожены. Однако в природе этого не происходит.

Как показали наблюдения за зараженностью рыб различными паразитами в течение многолетнего периода, в пресных водоемах с неизменяющимися условиями существования она сохраняется на более или менее стабильном уровне [Догель, 1958; Smith, 1973; Kennedy, 1977; Kennedy, Rumpus, 1977], характеризующимся относительным равновесием в системе «паразит — хозяин». Например, Смит [Smith, 1973] сообщает, что экстенсивность заражения смолтов нерки, *Oncorhynchus nerca*, в оз. Бабин (Канада) цестодой *Eubothrium salvelini* за 15-летний период наблюдений колебалась в пределах 25—45%. По данным Кеннеди и Румпуса [1977], зараженность ельца в р. Эвон (Англия) скребнем *Pomphorhynchus laevis* в течение 9 лет наблюде-

ний колебалась от 72 до 81% при индексе обилия от 4,3 до 9,6. При изменении условий существования, вызванном климатическими особенностями, вмешательством человека или иными причинами, зараженность гидробионтов подвергается заметным колебаниям [Шульман и др., 1974; Османов, 1975; Соусь, 1979, и др.].

Причины относительной устойчивости численности паразитов как в водных, так и в других экосистемах в настоящее время привлекают внимание многих советских и иностранных паразитологов. Они наиболее обстоятельно рассмотрены в сводке Кеннеди [1975], а также в книге, специально посвященной этой проблеме [Esch, 1977]. Ряд разделов последней касаются водных экосистем [Kennedy, 1977; Holmes et al., 1977]. В Советском Союзе вопросам регуляции численности водных гельминтов посвящены многие публикации Лаборатории гельминтологии АН СССР [Судариков, Шигин, Кудинова, 1976; Илюшина, 1976; Шигин, 1978, и др.].

Анализ всех имеющихся данных позволяет выделить несколько основных механизмов, регулирующих численность паразитов в водной экосистеме, в результате чего возникает относительная устойчивость их популяций. К таким основным механизмам регуляции следует отнести: элиминацию хозяев паразита на разных фазах его развития; элиминацию самого паразита на разных фазах его развития за счет других сочленов водного биоценоза; элиминацию паразита в теле хозяина за счет различных реакций последнего. Рассмотрим эти механизмы более обстоятельно.

Элиминация хозяев паразита на разных фазах его развития. Элиминация хозяев паразита в большинстве случаев приводит к элиминации самого паразита и соответственно сокращает численность его популяции в данной экосистеме. Причиной такой элиминации может быть сам паразит, вызывая при высокой интенсивности заражения гибель хозяина. Но в природных условиях массовая гибель водных животных, вызванная паразитами, явление не очень частое, что отмечалось ранее многими авторами [Бауер, 1964, и др.]. Она обычно происходит при нарушении устойчивости системы «паразит — хозяин», например при заносе в водоем паразита, к которому у местных животных не выработалась хотя бы относительная устойчивость. Классическим случаем этого рода является гибель шипа в результате заноса в Аральское море моногенеи *Nitzschia sturionis* с акклиматизируемой там волжской севрюгой. Неустойчивость системы «паразит — хозяин» наблюдается также на ранних этапах развития того или иного животного, что сопровождается иногда повышенной смертностью хозяина [Лопухина и др., 1973].

Более распространена в популяции хозяина гибель отдельных особей в результате перерассеянного распределения паразита, когда паразит, распределяется не случайным образом, а так что большая часть его популяции сосредоточена в относительно

небольшом числе особей хозяина [Кеннеди, 1975]. Это явление, по-видимому, характерно для водных беспозвоночных. Так, В. Н. Воронин [1976] сообщает, что в естественных водоемах лишь около 1% кладоцер и копепод заражено микроспоридиями, приводящими к гибели зараженных особей. Естественно, что такое распределение лишь в слабой степени оказывает регулирующее влияние на популяцию паразита. Впрочем, есть и исключения. Так, между копеподами и другой группой паразитов-эугленидами выявлены иные отношения. По данным В. К. Михайлова [1978], зараженность ими копепод может достигать до 90%. Отсюда автор делает вывод, что эуглениды являются фактором, возможно, даже главным, регулирующим численность половозрелых особей в популяции веслоногих. Что до паразитов рыб, наличие перерассеянного их распределения нуждается в дополнительных доказательствах.

Зараженность гидробионта тем или иным паразитом, даже если это непосредственно не приводит к летальному исходу, усложняет элиминацию хозяина за счет его выедания хищниками и другими плотоядными животными. Например, особи карповых, зараженные плероцеркоидами лигулид, менее активны, чем незараженные, и в первую очередь становятся добычей хищников. Более того, как в свое время отметил Ю. В. Курочкин [1976], зараженные рыбы, как более слабые, всегда держатся в хвосте стаи — и тем самым более доступны хищникам. Случается, что зараженные гидробионты окраской или крупными размерами отличаются от неинвазированных и выедаются в первую очередь. На это обратил внимание В. Н. Воронин [1976], изучая зараженность дафний микроспоридиями. Зараженные особи крупнее незараженных и окрашены в беловатый цвет, легко выделяющийся в массе незараженных особей.

К сожалению, мы еще далеки от того, чтобы охарактеризовать этот механизм какими-то величинами, но стремиться к этому нужно. Трудность проблемы заключается в том, что, как правило, до сих пор не поддается учету численность в водной экосистеме самого хозяина.

Элиминация паразита на разных фазах его развития за счет других сочленов водного биоценоза. Наибольшее значение, по-видимому, имеет элиминация паразита на ранних, притом свободноживущих фазах развития. Как раз на этих фазах паразит особенно уязвим. Яйца гельминтов и рачков, споры простейших в большинстве случаев не удерживаются на или в хозяине, рано или поздно опускаются на дно и входят в состав детрита. Последний в большом количестве заглатывается различными донными беспозвоночными, а также рыбами-бентофагами. Лишь очень небольшая доля яиц и спор оказывается в кишечнике животного, в котором может произойти дальнейшее развитие паразита.

Еще более чувствительны фазы развития паразитов, выполняющие функцию рассеивания: онкомирацидии моногеней, онко-

сферы цестод и церкарии трематод, личинки нематод, бродяжки инфузорий и т. д. Их срок существования ограничен несколькими часами, реже днями, так как они существуют лишь за счет небольшого запаса питательных веществ, полученных от материнской особи, и неспособны к внешнему питанию. Но и в течение этого короткого периода они подвержены элиминации, становясь добычей различных водных беспозвоночных и молодых рыб. Некоторые масштабы этой элиминации в отношении церкарии трематод приведены в упомянутых ранее работах Гельминтологической лаборатории АН СССР. В опытах А. А. Шигина и Т. В. Горовой показано, что ветвистоусый рачок *Moina macroscopa* способен в значительных количествах поглощать церкарии рода *Diplostomum*. Ими допускается, что одна мойна в течение суток элиминирует до 10 церкарий. Все рачки, обитающие в 1 м³ воды, должны при этом допущении уничтожить не менее десятка миллионов церкарий. А. А. Шигин [1979] сообщает о проведенных им опытах с церкариями *Codonocephalus urnigerus* и молодью карповых. Оказалось, что при помещении молодых рыбы в воду с церкариями она начинает интенсивно охотиться за ними и собирается в той части сосуда, где концентрация церкарий наибольшая. В ряде опытов уже через 4—6 ч после помещения мальков в сосуды с церкариями число последних либо составляло ничтожно малые величины, либо их вообще не обнаруживали. Т. И. Илюшина [1976] считает, что представители многих водных насекомых используют церкарии в пищу. Хищная коловратка *Eosphora ehrenbergi* нападает на церкарий различных трематод, вгрызается в их кутикулу и постепенно их пожирает. Одна коловратка за 6—8 дней жизни элиминировала в поставленных опытах 300—400 церкарий плагиорхид [Токобаев и др., 1979]. Хищные копеподы охотно поедают церкарий, вышедших из рыб для размножения ихтиофтириусов, личинок нематод, онкосфер цестод.

Элиминация активных фаз развития паразитов может идти за счет нападения на гидробионтов, в которых они не могут развиваться. Бродяжки ихтиофтириуса, по нашим наблюдениям, в массе нападают на личинок миног, проникают под эпителий и погибают в прилежащих к нему слоях кожи. Отмечены случаи дерматита человека среди рыбоводов, вызванного нападением бродяжек этой инфузории. Как известно, церкарии многих трематод нападают на различных водных животных и погибают, если эти животные не являются их хозяевами. Илюшина [1976] указывает, что такими активными элиминаторами церкарий плагиорхид являются некоторые личинки хирономид, например *Chironomus plumosus*, *Glyptotendipes*. В опытах все церкарии, вступавшие в контакт с этими личинками, внедрялись в них и вызывали их гибель, погибая вместе с ними. В литературе описаны случаи нападения на молодь рыб неспецифичных церкарий, особенно из числа трематод, паразитирующих у амфибий и водоплавающих птиц, вызывая так называемые неспецифич-

ные церкариозы. При этом гибнут все напавшие на рыб церкарии. Последние могут нападать даже на человека, находящегося в воде, вызывая различного рода дерматиты. Все эти явления приводят к элиминации паразитов.

Таким образом, элиминация, причем очень значительная и заметно влияющая на численность популяции паразита, может идти на его свободноживущих фазах развития за счет их выедания различными водными животными, а также за счет активного внедрения в тело таких животных, которые не могут служить ему подходящим хозяином. Оценить уровень этой элиминации, выразить ее процесс в каких-то цифрах мы пока что, по-видимому, не можем. В. В. Кашковский, изучающий популяционную биологию *Dactylogyrus amphyobothrium* — паразита ерша — в одном из озер Среднего Урала, подсчитал, что от яйца до постларвы погибает не менее 97—98% паразитов. Лишь 2% потомства оседает на жабрах ерша. Думаю, что это очень высокий процент возврата. В большинстве случаев он несомненно будет гораздо ниже, особенно если мы его будем определять для паразита со сложным циклом развития.

Попадая в окончательного хозяина, далеко не все паразиты достигают в нем зрелости и тем самым участвуют в поддержании численности их популяции. В отношении многих паразитов установлено, что в ряде хозяев, которых рассматривают в качестве окончательных, данный вид паразита вообще не достигает зрелости. Таких хозяев Холмс [Holmes, 1976] называет «ловушками». Например, *Camallanus lacustris* в озерах Западной Сибири довольно часто встречается у озерной пеляди, *Coregonus peled*, но в ней никогда не достигает половой зрелости. Скребень *Pomphorhynchus laevis* встречается в кишечнике многих пресноводных рыб. Так, в р. Эвон он зарегистрирован у 16 видов, но половозрелые самки у плотвы, пескаря, гольца обыкновенного, щуки, угря, хариуса, бычка-подкаменщика и трехиглой колюшки никогда не встречались [Hine, Kennedy, 1974].

Некоторые паразиты, обитающие на поверхности тела рыб, могут поедаться беспозвоночными или другими видами рыб. Интересный пример подобного рода описал Халил [Khalil, 1964]. К отсаженным в аквариуме двоякодышащим рыбам — полиптерусам с огромным количеством *Macrogyrodactylus polyp-teri* на поверхности тела добавляли теляпий. Последние объедали этих моногеней непосредственно с полиптерусов, тем самым снижая их численность. В старой немецкой литературе сообщалось о том, что некоторые рыбы, например окунь, охотно питается пиявками *Piscicola geometra*, и рекомендовалось в карповые пруды с большой численностью пиявок подсаживать некоторое количество мелких окуней.

Определенное, иногда существенное значение в регуляции численности паразитов пресноводных животных играют другие сочлены паразитофауны, населяющие данного хозяина. В отдельных случаях мы можем говорить даже об элиминации одно-

го паразита другим. Давно известен случай несовместимости в мочевом пузыре щуки трематоды *Phyllodistomum folium* и миксоспоридии *Myxidium lieberkuhni*. Р. А. Кротас [1959] обнаружил в кишечнике *Phyllodistomum* споры этой миксоспоридии. Очевидно, трематода, питаясь слизывающимися клетками эпителия мочевого пузыря щуки, заглатывает плазмодии *Myxidium*. Трофические связи этой пары паразитов настолько интенсивны, что обнаружить щуку, зараженную обоими видами, почти невозможно. Ока [Ока, 1973] обнаружил в теле одного экземпляра ихтиофтириуса, снятого с угря, 25 спор *Myxidium sp.*, а в других экземплярах инфузории остатки перевариваемых спор миксоспоридий. Следовательно, ихтиофтириус способен заглатывать не только клетки хозяина, но и одноклеточных паразитов.

Как известно, несовместимость паразитов может быть вызвана другими причинами. О. П. Кулаковская [1976] показала несовместимость в кишечнике карпа двух видов гвоздичников *Caryophyllaeus fimbriceps* и *Khawia sinensis*. Паразитирование кавии, заражение которой может происходить в любое время года, делает хозяина невосприимчивым к последующему заражению кариофиллеусом, поскольку он становится инвазионным в теле олигохет только весной. В этом случае механизм несовместимости может быть объяснен групповым иммунитетом, но настолько сильно выраженным, что за 10—15 лет *C. fimbriceps* оказался полностью вытесненным из прудовых хозяйств УССР, где он до завоза кавии встречался в больших количествах. О несовместимости партенит разных видов трематод в теле моллюсков сообщают многие авторы [Тернопольская, 1976, и др.].

В особую форму отношений компонентов паразитоценоза следует отнести сверхпаразитизм, который, по-видимому, не такое уже редкое явление среди паразитов водных животных. В первую очередь следует указать на неоднократно отмечавшееся паразитирование в трематодах микроспоридий [Воронин, 1974, и др.]. За последние годы внимание специалистов ряда стран привлекло обнаружение в партенитах, церкариях и метцеркариях диплостомид микроспоридий *Nosema strigeoideae*, *N. diplostomi* [Hussey, 1971; Шигина, Гробов, 1972]. Эти гиперпаразиты, обнаруженные не только в прудах, но и в естественных водоемах, вызывают гибель трематод и тем самым влияют на численность их популяций.

Приведенные выше примеры показывают, что сочлены водного биоценоза, как свободноживущие, так и паразитические, играют очень существенную роль в регуляции численности паразитов гидробионтов, элиминируя разными путями, в том числе и трофическими, паразита на всех фазах его развития, начиная от яйца или споры и кончая зрелым организмом. Количественная характеристика такой регуляции пока отсутствует и ее получение является важной задачей современной гидропаразитологии.

Элиминация паразита в теле хозяина за счет различных реакций последнего. В настоящее время мы можем говорить лишь о двух типах реакций гидробионтов на инвазию. Это тканевая, которая известна у всех групп гидробионтов, и иммунобиологическая, которая более или менее известна только у рыб. Но и эта последняя в отношении паразитарных болезней, в том числе гельминтозов, изучена крайне слабо.

Тканевая реакция на присутствие того или иного паразита проявляется в разрастании ткани, обычно эпителиальной, с целью отталкивания и последующего отторжения паразита. Она особенно хорошо выражена при массовом заражении мальков карпа моногенеей *Dactylogyrus vastator* и проявляется в образовании длинного эпителиального выроста, который в дальнейшем отпадает с прикрепившимся к нему паразитом. В этом случае мы можем говорить об элиминации последнего. Однако массовый дактилогироз отмечается, как правило, при искусственном выращивании карпа. В естественных условиях ни у сазана, ни у карася, на которых паразитирует *D. vastator*, подобной картины не описано.

Чаще всего и у рыб, и у водных беспозвоночных наблюдается инкапсуляция паразита, направленная в первую очередь на изоляцию его и его метаболитов с целью предотвращения интоксикации и, казалось бы, на дальнейшую его элиминацию. Однако исследования, выполненные на паразитах теплокровных, показали, что стенки капсулы, образованной хозяином, являются полупроницаемыми и обеспечивают проникновение внутрь капсулы питательных веществ, поддерживающих жизненные процессы паразита. Тем самым инкапсулированный паразит как бы перестает быть чужеродным белком, а хозяин берет на себя функции снабжения его пищей и обеспечивает его длительное существование, определяемое месяцами. В настоящее время такое функционирование отмечено для капсул, образующихся вокруг плероцеркоидов *Triaenophorus nodulosus* [Давыдов, 1979]. Если это справедливо в отношении и других паразитов рыб, то говорить об инкапсуляции как элиминационном процессе было бы неправильно.

За последние годы, хотя и медленно, но накапливается материал по иммунобиологическим реакциям рыб при заражении их паразитами. Так получены новые данные по иммунитету при заражении карпа ихтиофтириусом и *Dactylogyrus vastator* [Pappena, 1963; Hines, Spira, 1974; Владимиров, 1971], показавшие, что в этом механизме принимает участие и антителообразование. Иммунобиологические реакции, правда довольно слабые, обнаружены Харрисом [Harris, 1972] при заражении карповых скребнем *Pomphorhynchus laevis*. Установлен иммунитет при заражении рыб гиродактилусами [Khalil, 1964; Lester, 1972; Lester, Adams, 1974a, 1974b]. Последние два автора описали своеобразный механизм освобождения трехиглой колюшки от массового заражения *Gyrodactylus alexandrei* путем периодиче-

ского сбрасывания слоя слизи с поверхности тела. Уже упомянутый Халил [1964] исследовал *Polypterus senegalus*, отловленного в Ниле (длина 20—25 см) и выдержанного в аквариумах. При отлове исследовано 50 экз.; интенсивность заражения составила не более 6 *Macrogyrodactylus polypteri* на брюшной поверхности, частично на голове. В аквариумах численность *M. polypteri* нарастала в первые 15 суток медленно, после чего она возрастала очень быстро, вся поверхность тела была сплошь покрыта моногенейми. На 17-е сутки начался отход. Погибших 10 рыб отсадили и подсчитали число отвалившихся червей — 7340, 6690, 5031, 4087, 3381, 3530, 2839, 1560, 900, 690. К концу пятой недели паразиты исчезли, но число переживших рыб было невелико. Нового заражения не наступало даже при подсадке свежесловленных из Нила рыб. В опыте с 3 рыбами их заражали 4 раза в течение года, но безрезультатно. Не вдаваясь подробно в сущность иммунобиологических реакций у рыб, отметим, что их проявление приводит к элиминации паразитов, причем к очень существенной. Так, еще в моих опытах с ихтиофтириусом [Бауер, 1959], а также в опытах В. Л. Владимирова [1971] установлено, что напряженность иммунитета может при повторном заражении достигать двадцати и более, что связано с гибелью огромного количества бродяжек и онкомираций.

Однако следует заметить: большинство этих данных свидетельствует о том, что иммунитет у рыб вырабатывается при интенсивном и при том единовременном заражении: это, как правило, происходит при выращивании рыб в искусственных условиях, и как мы ранее отмечали, крайне редко наблюдается в естественных экосистемах. Поэтому прав Кеннеди [1977], отводя реакциям хозяина относительно второстепенную роль в механизме регуляции численности паразитов гидробионтов в пресноводных экосистемах.

Возможность разработки биологических методов борьбы с паразитами водных животных в пресных водоемах. Из всего изложенного можно сделать вывод, что в естественных пресноводных экосистемах существует сложный и пока еще недостаточно изученный механизм, регулирующий численность популяции паразитов и сохраняющий ее определенную стабильность. В результате популяции их хозяева не подвергаются значительному элиминационному воздействию паразитов. Однако при нарушении условий, обычно происходящих под воздействием человека, эта кажущаяся стабильность может быть нарушена с летальными последствиями. Сошлюсь опять-таки на трагический случай со стадом шипа в Аральском море. Однако имеются и более свежие примеры. Посадки пеляди в озера северо-запада, в которых имеются благоприятные условия для массового развития рачка *Ergasilus sieboldi*, приводят не только к массовому эргазилозу пеляди, но и к усилению зараженности этим рачком местных промысловых рыб [Змерзлая, 1972]. Запуск рыболовства на некоторых озерах Псковской области привел к

усилению зараженности леща личинками нематоды *Raphidasca-
ris acus* и к гибели рыб [Бауер, Змерзлая, 1972]. Отмечен слу-
чай рафидаскаридоза и в Польше [Grabda, 1968]. Зарегулиро-
вание рек приводит к резкому усилению зараженности карпо-
вых рыб ремнецами, а окуня и налима плероцеркондами *Triae-
nophorus nodulosus*.

В связи с тем, что вмешательство человека в естественные
экосистемы путем осуществления акклиматизационных и рыбо-
водных мероприятий, путем зарегулирования водоемов, забора
из них воды, сброса теплых вод, а также путем поступления в
них различных токсикантов будет происходить и в будущем,
необходимо рассмотреть возможность предотвращения массовых
инвазионных заболеваний рыб и других водных организмов. При
этом заранее исключается применение каких-либо химических
средств, уничтожающих инвазионное начало. Таким образом
принципы профилактики заболеваний рыб в естественных водо-
емах должны основываться на рациональном ведении хозяйства,
на рыбоводных мероприятиях, учитывающих особенности водо-
ема и складывающуюся в них паразитологическую ситуацию, и
на мерах, обеспечивающих регуляцию численности опасных для
рыб паразитов.

Рациональное ведение хозяйства должно предусматривать
следующее.

1. Систематический облов стад всех промысловых рыб во-
доема. Запуск промысла или неизъятие из водоема каких-либо
видов рыб приводят к ухудшению паразитологической ситуации,
вплоть до возникновения эпизоотий. Хорошим примером этого
могут служить случаи рафидаскаридоза леща, упомянутого вы-
ше, а также тетраонхоз пеляди в нижнем течении Оби [Размаш-
кин, Кашковский, 1977].

2. Создание в водоеме стада хищников, способного снижать
численность малоценных рыб и молоди ценных пород, подвер-
женной паразитозам. Так, создание в водоеме значительного
стада судака обеспечивает заметное снижение зараженности
молоди леща лигулозом.

3. Осуществление мелиоративного лова рыб, подверженных
массовым инвазиям, в тех участках водоема и в те сроки, когда
пораженные паразитами рыбы образуют скопления. Так, давно
известно, что молодь леща и других карповых, зараженная
Digramma interrupta и *Ligula intestinalis*, скопляется в затиш-
ных участках водоема, и изъятие ее в них приводит к оздоров-
лению стада. Для ограничения численности *Ergasilus sieboldi*
целесообразен подледный лов, когда паразит не размножается и
его изъятие с выловленной зимой рыбой способствует снижению
численности паразита.

При планировании рыбоводных мероприятий следует руко-
водствоваться следующими принципами

1. Подбор таких водоемов, которые по своим параметрам не
будут способствовать увеличению численности паразитов, опас-

ных для выращивания рыб. Так, посадки пеляди целесообразно осуществлять в глубокие озера с слабо выраженными мелководными участками. В мелководных, хорошо прогреваемых озерах создаются условия для увеличения численности *Ergasilus sieboldi* — массового паразита пеляди.

2. Зарыбление водоемов здоровым посадочным материалом, незараженным паразитами. Опыт показывает, что зарыбление водоемов молодью рыб, выращенной в неблагополучных по инвазионным болезням питомниках, резко снижает, а иногда и вообще сводит на нет результативность мероприятия. Это особенно часто наблюдается при заражении посадочного материала диплостомозами. Кроме того, в водоем могут быть занесены паразиты, ранее вообще в них отсутствовавшие. Отсутствие к ним иммунитета у местных рыб приводит к тяжелым эпизоотиям. Так, в ряд озер Таджикистана с молодью карпа занесен ихтиофтириус, вызвавший массовую гибель аборигенов. В несколько озер южной части Тюменской области при невыясненных обстоятельствах был занесен *Proteocephalus exiguus* — обычный паразит сиговых северных водоемов Голарктики, нанесящий значительный ущерб выращиваемой в этих озерах пеляди [Альбетова, 1975; Размашкин и др., 1979]. В одной двухлетней рыбе находили до 2 тыс. половозрелых и до 29 тыс. молодых цестод.

3. Подбор для выращивания таких видов рыб, которые не подвержены массовому заражению местными паразитами. Желательно, чтобы они даже способствовали снижению зараженности местных рыб. Так, посадка в оз. Чагыпай (Тувинская АССР) пеляди привел к снижению зараженности местных рыб цестодами *Triaenophorus nodulosus*, *Ligula intestinalis*, *Proteocephalus torulosus* [Гундризер, 1968].

Все это возможно осуществить, лишь зная паразитологическую ситуацию на водоемах, основывающуюся на данных полного паразитологического вскрытия рыб. Поскольку водоемов, особенно малых и средних озер, на территории СССР огромное множество, то, очевидно, следует усилить работы по паразитологической их типизации в отдельных наиболее насыщенных озерными районами [Бауер, 1979].

Многие из вышеперечисленных мероприятий уже сами по себе направлены на регуляцию численности паразитов. Однако возможны и конкретные профилактические мероприятия, вытекающие из биологии самого паразита и из его взаимоотношений с другими сочленами биоценоза. Они могут быть направлены на снижение численности окончательных хозяев (в основном птиц, реже хищных рыб), промежуточных хозяев (особенно моллюсков, олигохет, копепоид) и переносчиков (пиявки, карпоеды) паразитов рыб, а также на подавление численности самих паразитов как на свободноживущих (элиминация за счет других гидробионтов), так и паразитических (элиминация за счет сверхпаразитов) фазах развития.

Имеющийся опыт профилактики массовых инвазионных заболеваний непосредственно на естественных водоемах крайне ограничен. Еще меньше достигнуто положительных результатов. Например, не удалось достигнуть снижения зараженности сига в озерах Канады плероцеркоидами *Triacnophorus crassus* путем подавления численности щуки, его окончательного хозяина. Задача полного уничтожения щуки оказалась недостижимой, а снижение ее численности не сопровождалось снижением численности паразитов. Также безрезультатным оказались попытки отстрела или отпугивания рыбацких птиц, широко рекомендованное ранее мероприятие с целью борьбы с лигулидозами, диспlostомозами и др. В настоящее время говорить о конкретных принципах выбора оптимальной стратегии борьбы с разными видами паразитов пока преждевременно из-за недостатка практического опыта, что подчеркнул К. А. Бреев [1980] в публикуемой посмертной работе. Эта стратегия будет, по-видимому, направлена на ограничение численности паразита до такого уровня, который не может существенно влиять на численность хозяина, т. е. до состояния, обычно обозначаемого как паразитоносительство. Определить его применительно к естественным водоемам можно будет лишь на основе углубленного популяционного исследования паразита.

ЛИТЕРАТУРА

- Альбетова Л. М. О протеоцефалезе сига в озере Кучак Нижне-Тавдинской группы Тюменской области.— Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 93, с. 105—107.
- Бауер О. Н. Экология паразитов пресноводных рыб.— Изв. ГосНИОРХ, 1959, т. 49, с. 5—206.
- Бауер О. Н. Паразиты и болезни рыб и меры профилактики при вселении новых рыб в водоемы.— Изв. ГосНИОРХ, 1964, т. 57, с. 295—300.
- Бауер О. Н. Итоги и перспективы изучения паразитов и болезней рыб в водоемах Ледовитоморской провинции.— В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Томск, 1979, с. 5—14.
- Бауер О. Н., Змерзлая Е. И. Рафидаскаридоз леща в озерах Псковской области и меры борьбы с ним.— Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 80, с. 114—122.
- Бреев К. А. Новые аспекты методологии борьбы с паразитами в связи с проблемой охраны природы.— Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 1980, т. 29, с. 5—13.
- Владимиров В. Л. Иммуитет у рыб при дактилогирозе.— Паразитология, 1971, т. 5, вып. 1, с. 51—58.
- Воронин В. Н. О паразитировании микроспоридий (*Microsporidia*, *Nosematidae*) в партеногенетических поколениях и церкариях трематод из пресноводных моллюсков.— Паразитология, 1974, т. 8, вып. 4, с. 359—364.
- Воронин В. Н. О микроспоридиях низших ракообразных оз. Врево.— В кн.: 2-й. Всесоюз. симпозиум по болезням и паразитам водных беспозвоночных (тезисы докладов). Л., 1976, с. 12—13.
- Гундризер А. Н. Биологический метод борьбы с гельминтозами рыб в оз. Чагытай (Тувинская АССР).— В кн.: 5-е Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных (тезисы докладов). Л., 1968, с. 31—32.
- Давыдов В. Г. Трофические отношения между паразитом и хозяином и реакция его тканей на внедрение плероцеркоидов *Triacnophorus nodulosus* (Pallas, 1781).— В кн.: Биология внутренних водоемов. Информ. бюл. 1979, вып. 44, с. 54—58.

- Догель В. А. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб.— В кн.: Основные проблемы паразитологии рыб. Л., 1958, с. 9—54.
- Змерзлая Е. К., *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832, его развитие, биология и эпизоотологическое значение.— Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 80, с. 132—177.
- Илюшина Т. Л. О роли водных насекомых в элиминации личиночных стадий трематод.— В кн.: 2-й Всесоюз. симпозиум по болезням и паразитам водных беспозвоночных (тезисы докладов). Л., 1976, с. 30—31.
- Кротас Р. А. К вопросу о взаимоотношениях между *Myxidium lieberkühni* Bütschli, 1882 и *Phyllodistomum folium* (Olfers, 1816).— Acta parasitologica lithuanica. 1959, t. 2, с. 13—16.
- Кулаковская О. П. Гвоздичники (*Caryophyllidae, Cestoda*), их происхождение, современное распространение и эпизоотологическое значение.— Изв. ГосНИОРХ, 1976, т. 105, с. 76—83.
- Курочкин Ю. В. Роль паразитов в формировании некоторых внутрипопуляционных группировок рыб.— В кн.: 2-й Всесоюз. симпозиум по паразитам и болезням морских животных (краткие тезисы докладов). Калининград, 1976, с. 39—41.
- Лопухина А. М., Стрелков Ю. А., Чернышева Н. Б., Юнчис О. Н. Метод определения влияния паразитов на численность молоди рыб в озерах.— Паразитология, 1973, т. 7, вып. 3, с. 270—274.
- Михайлов В. К. Экологическое значение еугленид — паразитов веслоногих.— В кн.: Материалы первой закавказской конференции по общей паразитологии. Тбилиси, 1978, с. 58—61.
- Османов С. О. Многолетние изменения паразитофауны рыб Аральского моря.— Паразитология, 1975, т. 9, вып. 6, с. 476—484.
- Размашкин Д. А., Кашковский В. В. *Tetraonchus alaskensis* Price, 1937 и его эпизоотологическое значение.— Паразитология, 1977, т. 11, вып. 3, с. 247—251.
- Размашкин Д. А., Осипов А. С., Ширшов В. Я., Альбетова Л. М. Паразитофауна и болезни пеляди в водоемах Тюменской области.— В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Томск, 1979, с. 94—100.
- Соусь С. М. Многолетние колебания численности некоторых видов *Dactylogyrus* (*Monogenoidea, Dactylogyridae*).— Тр. Биол. ин-та СО АН СССР, 1979, вып. 28, с. 148—156.
- Судариков В. Е., Шигин А. А., Кудинова Т. В. Церкарии как компоненты пресноводных биоценозов.— В кн.: 2-й Всесоюз. симпозиум по болезням и паразитам водных беспозвоночных (тезисы докладов). Л., 1975, с. 64—65.
- Тернопольская Л. Д. К вопросу о возможности использования межвидового антагонизма парентит и личинок трематод в биологической борьбе.— В кн.: 2-й Всесоюз. симпозиум по болезням и паразитам водных беспозвоночных (тезисы докладов). Л., 1976, с. 65.
- Токобаев М. М., Кутикова Л. А., Чибиченко Н. Т. Хищная коловратка *Eosopora ehrenbergi* — биоэлиминатор церкарий в озере Иссык-Куль.— Тр. ГЕЛАН, 1979, т. 29, с. 146—149.
- Шигин А. А. О роли свободноживущих стадий развития трематод в биоценозах.— Паразитология, 1978, т. 12, вып. 3, с. 193—200.
- Шигин А. А. Экспериментальное изучение питания рыб церкариями *Codonoccephalus urniger* (*Strigeidida, Diplostomidae*).— Труды ГЕЛАН, 1979, т. 29, с. 176—181.
- Шигин А. А., Горовая Т. В. Об участии ветвистоусых ракообразных (*Cladocera*) в элиминации церкарий рода *Diplostomum*— Труды ГЕЛАН, 1974, т. 24, с. 232—240.
- Шигин А. А., Шигина Н. Г. О половой продуктивности трематод отряда *Strigeidida* (La Rue, 1926).— В кн.: Гельминты человека, животных и растений и меры борьбы с ними. К 90-летию акад. К. И. Скрябина. М., 1968, с. 352—354.
- Шигина Н. Г., Гробов О. Ф. *Nosema diplostomi* sp. n. (*Microsporidia, Nosematidae*) — гиперпаразит трематод рода *Diplostomum* из глаз рыб.— Паразитология, 1972, т. 6, вып. 5, с. 469—473.

- Шульман С. С., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. М.: Наука, 1974. 108 с.
- Grabda J. Masowa inwazja *Raphidascaris acus* u leszcza.—Gospodar. rybna, 1968, N 9, s. 5—7.
- Harris Y. E. The immune response of a cyprinid fish to infections of the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis*.—Intern. J. Parasitol., 1972, vol. 2, p. 459—469.
- Hine P. M., Kennedy C. R. The population biology of the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis* (Müller) in the river Avon.—J. Fish Biol., 1974, vol. 6, p. 665—679.
- Hines R. S., Spira D. T. *Ichthyophthirius multifiliis* (Fouquet) in the mirror carp, *Cyprinus carpio* L. V. Acquired immunity.—J. Fish Biol., 1974, vol. 6, p. 373—378.
- Holmes J. C. Host selection and its consequences.—In: Ecological aspects of parasitology/Ed. C. R. Kennedy. Amsterdam: Oxford: North Holland Publ. Co., 1976, p. 21—39.
- Holmes J. C., Hobbs R. P., Tak Seng Leong. Populations in perspective community organization and regulation of parasite populations.—In: Regulation of parasite populations/Ed. G. W. Esch, 1977, p. 209—245.
- Hussey K. L. A microsporidian hyperparasite of strigeoid trematodes, *Nosema strigeoidea* sp. n.—J. Protozool., 1971, vol. 18, N 4, p. 676—679.
- Kennedy C. R. Ecological animal parasitology. Oxford; Edinburgh: Blackwell Sci. Publ., 1975. 163 p.
- Kennedy C. R. The regulation of fish parasite populations.—In: Regulation of parasite populations/Ed. G. W. Esch, 1977, p. 63—109.
- Kennedy C. R., Rumpus A. Long term changes in the size of the *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) population in the river Avon.—J. Fish. Biol., 1977, 10, 35—42.
- Khalil L. F. On the biology of *Macrogyrodactylus polypteri* Malmberg 1956, a monogenetic trematode on *Polypterus senegalus* in Sudan.—J. Helminthol., 1964, 38, 219—222.
- Lester R. J. G. Attachment of *Gyrodactylus* to *Gasterosteus* and host response.—J. Parasitol., 1972, 58, 717—722.
- Lester R. J. G., Adams J. R. *Gyrodactylus alexandrei*: reproduction, mortality and effect on its host *Gasterosteus aculeatus*.—Canad. J. Zool., 1974a, 52, 827—833.
- Lester R. J. G., Adams J. R. A simple model of a *Gyrodactylus* population.—Intern. J. Parasitol., 1974b, N 4, 497—506.
- Moravec F. Development of the nematode *Philometra ovata* (Zeder, 1802) in the copepod intermediate host.—Folia parasitol., 1980, vol. 27, N 1, p. 29—37.
- Oka H. P. A note on the sporas of *Myxidium* sp. observed in an «Ich».—Fish Pathol., 1973, vol. 8, N 1, p. 37—40.
- Paperna I. Dynamics of *Dactylogyrus vastator* Nybelin (*Monogenea*) populations on the gills of carp fry in fish ponds.—Barnidgeh. 1963, N 15, p. 31—50.
- Regulation of parasite populations/Ed. G. W. Esch. N. Y. etc.: Acad. Press, 1977. 253 p.
- Smith H. D. Observations on the cestode *Eubothrium salvelini* in juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at Babine Lake, British Columbia.—J. Fish. Res. Board Canada, 1973, vol. 30, p. 947—964.

Некоторые факторы, определяющие численность и структуру популяции дактилогидрид карповых рыб

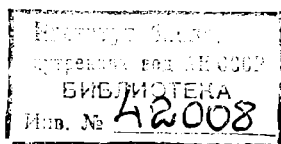
Н. А. Изюмова, Т. И. Жарикова, А. В. Маштаков, М. А. Степанова

Институт биологии внутренних вод АН СССР, Борок, Ярославская обл.

Вопросы популяционной экологии паразитов с каждым годом все больше привлекают внимание исследователей. Однако многие стороны этой сложной проблемы остаются неизученными и требуют своего разрешения. В своем докладе на Первой Закавказской конференции по общей паразитологии К. М. Рыжиков [1978] очень четко сформулировал задачи гельминтологов в разработке проблемы популяций у гельминтов и других паразитических организмов. Это прежде всего вопрос о критериях популяций; какую именно группу особей того или иного вида следует считать популяцией, каковы границы популяций. К этому следует добавить, что особое внимание, видимо, должно быть уделено структуре популяций, факторам, определяющим структуру и численность популяций, четкому представлению о низших категориях популяций-микрораспространениях.

Изучение паразитических организмов на популяционном уровне не просто из-за сложности связей между паразитами и хозяевами (окончательными и промежуточными) и средой обитания. Поэтому, как нам кажется, исследования этого плана должны вестись на первых порах преимущественно с группами паразитов с прямым циклом развития — простейшие, моногенети, паразитические ракообразные.

Рассматривая популяцию паразитов как форму существования вида, мы согласны с В. Н. Беклемишевым [1959] в том, что каждая популяция паразитов проходит закономерные стадии или фазы своего развития — возникновение, существование и гибель микрораспространения. Гибель всей популяции привела бы к гибели — уничтожению вида. Такое в природе, если и случается, то только в экстремальных случаях. Гибель микрораспространения вполне закономерна. Все выше сказанное, по-видимому, следует отнести и к дактилогиродам. В. Н. Беклемишев считает, что для эктопаразитов позвоночных микрораспространением следует считать паразитов, обитающих на отдельных особях хозяина. Гибель микрораспространения часто связывается с гибелью хозяина. В случае с дактилогиродами, паразитирующими на жабрах рыб, их исчезновение не связано, как правило, с гибелью хозяев, а определяется многими факторами. О некоторых факторах, определяющих структуру и численность популяции дактилогиродов карповых рыб, и пойдет речь в этой статье.



Жабры рыб, как комплекс микробиотопов для дактилогирусов

Литература, касающаяся паразитирования гельминтов на жабрах рыб, свидетельствует о том, что жабры представляют собой комплекс экологически разнообразных микробиотопов и с этой точки зрения весьма интересны для исследователей. Сведения о расселении жаберных паразитов, в частности моногеней, на жаберных дугах рыб очень незначительны и принадлежат только зарубежным авторам. Впервые Серфонтен [Serfontaine, 1896] отметил строгую приуроченность моногеней к определенным жаберным дугам. Этот автор, а затем Гробен [Grobe, 1940] установили, что *Diclidophora denticulata* и некоторые представители рода *Dactylogyrus* заселяют главным образом средние участки жабр рыб. Позднее Лавеллин [Llewellyn, 1956, 1972], исследовавший 18 видов моногеней от 17 видов морских рыб, Ханек [1973], Ханек и Фернандо [Hanek, Fernando, 1978] и другие показали, что распределение моногеней на жабрах рыб имеет четко выраженный характер, что связано, видимо, с систематическим положением и биологией хозяев. Так, *Diclidophora merlanqi* в основном приурочена к 1-й жаберной дуге *Gadus merlangus*, а *D. luscae* ко 2 и 3-й жаберным дугам *G. luscae*. У *Scomberomorus commersoni* из пяти видов моногеней *Pseudothoracotyle gigantea* встречается только на 3-й, *Gotocotyla bivaginalis* чаще на 3 и 4-й, а *Gotocotyla secunda* на 1 и 2-й жаберных дугах. Все изученные виды локализуются главным образом в средних участках жаберных дуг. Характерно, что в процессе исследований не обнаружены виды моногеней, предпочитающие правую или левую стороны жабр.

Сведения о распределении моногеней на жабрах карповых рыб в литературе отсутствуют.

Нами изучалось распределение на жабрах некоторых представителей рода *Dactylogyrus* Diesing, 1850, паразитирующих на карповых рыбах: карасе (*Carassius auratus* L.), карпе (*Cyprinus carpio* L.); синце (*Abramis ballerus* L.). Различный образ жизни карасей и карпов (главным образом в стоячих водоемах или в водоемах с низкой проточностью) и синцов (в условиях проточных водоемов), по нашему мнению, должен отражаться на характере заражения рыб и пространственном расселении паразитов на их жабрах. Исследовались годовики карася и карпа, зараженные *D. anchoratus*, и годовики синца, где обитает один вид — *D. chranilowi*. Рыбы добывались в мае-июне, августе-сентябре 1977 и 1978 гг.; синцы — в водохранилище, караси и карпы — в прудах. Жаберные дуги нумеровались от 1 до 4 сверху вниз и делились на равные участки-секторы — дорзальный, медиальный и вентральный. Интенсивность инвазии карасей равнялась 90—100, карпов 110—120, синцов 180—246 паразитов на одной рыбе. Учитывалась численность паразитов на каждой жаберной дуге и распределение их по секторам. Про-

Таблица 1

Распределение *D. anchoratus* на жабрах годовиков карася. Количество рыб — 52, общая численность обнаруженных паразитов — 3276

Численность паразитов	Жабры					
	1-я пара	2-я пара	3-я пара	4-я пара	левая сторона	правая сторона
Общая численность паразитов	830	956,8	833	655,2	1658,8	1617,2
Численность паразитов в среднем на одной рыбе	15,9	18,4	16,0	12,6	31,9	31,1
Численность паразитов, % от общего числа обнаруженных	25,3	29,3	25,4	20,0	50,6	49,4

Таблица 2

Степень достоверности различий (t_{st} -Стьюдента) численности *D. anchoratus* на жаберных дугах годовиков карася

	Пара жабр					
	1—2-я	1—3-я	1—4-я	2—3-я	2—4-я	3—4-я
Критерий Стьюдента	3,13	0,078	4,77	2,8	7,2	4,4

Таблица 3

Распределение *D. anchoratus* на жабрах годовиков карпа. Количество рыб — 57, общая численность обнаруженных паразитов — 5273

Численность паразитов	Пара жабр					
	1-я пара	2-я пара	3-я пара	4-я пара	левая сторона	правая сторона
Общая численность паразитов	1459,2	1356,6	1305,3	1151,4	2650,5	2622,0
Численность паразитов в среднем на одной рыбе	25,6	23,8	22,9	20,2	46,5	46,0
Численность паразитов, % от общего числа обнаруженных	27,7	25,7	24,8	21,8	50,5	49,5

смотрены жабры 169 рыб. Результаты исследования представлены в табл. 1—7. Как видно, у карася (табл. 1, 2) наибольшее количество дактилогирусов сосредоточено на 2-й жаберной дуге, на 1 и 3-й жабрах число червей практически одинаково. Наименьшее количество паразитов на 4-й жабре. У карпа (табл. 3, 4) дактилогирусы располагаются на жаберных дугах в порядке убывания — больше всего на 1-й, меньше — на 2 и 3-й и наименьшее количество червей на 4-й жаберной дуге. У синца (табл. 5, 6) наибольшая численность паразитов отмечена на 2-й, наименьшая — на 3-й.

Таблица 4

Степень достоверности различий (t_{st} = Стьюдента) численности *D. anchoratus* на жаберных дугах годовиков карпа

	Пара жабр					
	1—2-я	1—3-я	1—4-я	2—3-я	2—4-я	3—4-я
Критерий Стьюдента	2,2	2,7	5,7	1,0	4,5	2,7

Таблица 5

Распределение *D. chranilowi* на жабрах годовиков синца. Количество рыб — 20, общая численность обнаруженных паразитов — 908

Численность паразитов	Жабры					
	1-я пара	2-я пара	3-я пара	4-я пара	левая сторона	правая сторона
Общая численность паразитов	226	254	180	246	454	454
Численность паразитов в среднем на одной рыбе	11,3	12,7	9,0	12,3	22,7	22,7
Численность паразитов, % от общего числа обнаруженных	24,9	28,0	19,9	27,2	50,0	50,0

Таблица 6

Степень достоверности различий (t_{st} = Стьюдента) численности *D. chranilowi* на жаберных дугах годовиков синца

	Пара жабр					
	1—2-я	1—3-я	1—4-я	2—3-я	2—4-я	3—4-я
Критерий Стьюдента	1,6	2,6	1,1	4,2	0,6	3,0

Таким образом, полученные материалы свидетельствуют о том, что численность дактилогирусов на жаберных дугах рыб не одинакова. Наибольшее количество червей у карася на 2-й, у карпа на 1-й, у синца на 2-й жаберных дугах.

В ходе исследования было отмечено, что молодые дактилогирусы, не имеющие окончательно сформированных крючьев (срединных и краевых), локализируются у основания жаберных филламентов. Здесь, видимо, минимальное воздействие потоков воды, омывающей жабры. Половозрелые *D. anchoratus* и *D. chranilowi* занимают середину жаберных лепестков.

В распределении дактилогирусов по секторам жаберных дуг у исследованных рыб выявлена одинаковая тенденция (табл. 7).

Таблица 7

Распределение *D. anchoratus* на секторах жаберных дуг карпа и карася

	Сектора		
	дорсальный	медиальный	вентральный
Карп			
Всего обнаружено 1155 паразитов	$\frac{21,5}{18,6\%}$	$\frac{71,0}{61,5\%}$	$\frac{23,0}{19,9\%}$
Карась			
Всего обнаружено 962 паразита	$\frac{16,4}{17,0\%}$	$\frac{62,4}{64,9\%}$	$\frac{17,4}{18,1\%}$
Примечание. Числитель — число паразитов в среднем на одной рыбе; знаменатель — число паразитов, % от общего числа обнаруженных (в среднем на одной рыбе).			

Наибольшая численность паразитов зарегистрирована на медиальном секторе 61,5 у карпа и 64,9% у карася. На дорсальном и вентральном секторах обнаружено соответственно 18,6 и 19,9% у карпа и 17,0 и 18,1% у карася. У годовиков синца обнаружена также закономерность.

Такое неравномерное заселение жаберных дуг паразитами связано с направлением токов воды в жаберной полости. Наши наблюдения показали, что вода, проходящая через жаберную полость годовиков карася, карпа и синца, четко делится на три потока. Наиболее мощные потоки проходят через вентральный и дорсальный сектор, наименьший — через медиальный. В медиальном секторе жаберных дуг, как видно, создаются оптимальные условия для обитания паразитов. Именно здесь поддерживается численность популяции дактилогирусов на том уровне, который необходим для сохранения и процветания вида.

Скорость течения

Вопрос о влиянии скорости течения на зараженность рыб паразитами практически не освещен в литературе. Специальных исследований в этом направлении не проводилось. В то же время совершенно очевидно, что характер течений в водоеме, направление и скорость водных потоков, проходящих через жабры рыб, — это один из важных экологических факторов, определяющих численность и структуру популяции паразитов. Течения непосредственно воздействуют на рыб; вызывают изменения в частоте их дыхательного ритма, интенсивности окислительных процессов в жабрах и т. п. Кроме того, они оказывают существенное влияние на те стадии паразитов, развитие которых проходит во внешней среде.

Нами было изучено влияние различных скоростей течения на

Таблица 8

Численность *D. anchoratus* и особенности их распределения на жабрах карпов при разных скоростях течения

Скорость течения, м/с	Длительность опыта, дни	Число рыб в опыте	Численность дактилогирусов в среднем на одной рыбе		
			дорсальный сектор жабер	медиальный сектор жабер	вентральный сектор жабер
0,11	3	5	25	62	13
	8	5	12	60	8
	14	6	3	54	0
0,14	3	5	14	57	20
	8	5	9	40	15
	14	5	1	47	0
0,17	3	5	10	50	6
	8	5	4	41	8
	14	5	0	28	0

Таблица 9

Численность *D. chraniłowi* у контрольных и опытных рыб

Длительность опыта, дни	Число рыб в опыте и контроле	Численность дактилогирусов в среднем на одной рыбе		Длительность опыта, дни	Число рыб в опыте и контроле	Численность дактилогирусов в среднем на одной рыбе	
		опыт	контроль			опыт	контроль
5	8	920	640	17	6	2370	480
8	6	1100	812	20	6	2500	420
11	6	1940	730	24	8	2630	198
14	6	2050	520				

зараженность рыб дактилогирусами в условиях эксперимента. В специальной реофильной установке, в замкнутой системе, поделенной на отсеки, создавались различные скорости течения и туда помещались рыбы. Для опытов были взяты сеголетки карпа и карася, зараженные *D. anchoratus* и *D. intermedius*, и трехлетки синца, на их жабрах *D. D. chraniłowi*. Выбор величин скоростей течения для опытов был согласован с данными Н. В. Буторина [1971] по течением в водохранилищах волжского каскада. В задачу исследования входило выяснение тех изменений, которые происходят в численности дактилогирусов на жабрах рыб под воздействием различных скоростей течения. Эксперименты проводились с четырьмя скоростями течения 0,11; 0,14; 0,17; 0,18 м/сек.

Исследование, проведенное на сеголетках карася и карпа до опыта, показало, что *D. anchoratus* в условиях аквариума и в прудах (при отсутствии прочности) локализуются главным образом (до 60%) в медиальном секторе жаберных дуг и занимают средние участки жаберных лепестков.

Результаты опыта с карпами представлены в табл. 8. Этот опыт показал, что с увеличением скорости течения интенсивность заражения карпов *D. anchoratus* уменьшается. Характерно, что в первую очередь исчезают неполовозрелые черви. Их прикрепительный аппарат не достаточно сформирован. И они, видимо, легче сносятся с жабр водным потоком. В результате существенно изменяется возрастная структура популяции — на жабрах остаются только половозрелые черви. Как и в предыдущих экспериментах, наибольшая концентрация паразитов наблюдается в медиальном секторе жаберных дуг. Создается впечатление, что с увеличением скорости течения происходит перемещение паразитов с вентрального и дорзального секторов, где они находят «убежище» от потоков воды. При скорости течения, равной 0,18 м/с в течение 24 дней происходит полное освобождение рыб от паразитов.

Аналогичные материалы получены и в опытах с карасями. В опытах с синцами были получены совсем другие результаты. Характерно, что у синцов 3+ нет такого четкого деления токов воды, проходящих через жаберные дуги, как у годовиков карася, карпа и синца. Поэтому, видимо, и не наблюдается четкого распределения паразитов на жабрах у рыб. Дактилогирусы равномерно заселяют всю поверхность жаберных дуг. Опыт проводился с синцами, помещенными в реофильную установку со скоростью течения 0,12 м/с. Результаты опыта приведены в табл. 9. Как видно, у контрольных рыб, которые находились в аквариуме, в течение первых 8 дней интенсивность инвазии возрастала, а затем начинала падать. У опытных рыб наоборот — она увеличивалась почти в 6 раз по сравнению с контролем. Условия постоянной проточности, по всей видимости, благоприятно действуют не только на откладку, но и на развитие яиц *D. chranilowi*.

Полученные данные свидетельствуют о том, что скорость течения в водоеме оказывает существенное влияние на численность и возрастную структуру популяции дактилогирусов.

Миграция онкомирацидиев в вертикальном и горизонтальном направлении

Свободноплавающие личинки дактилогирусов — онкомирацидии — наиболее уязвимое звено в жизненном цикле этих паразитов. Их поведение, способность мигрировать в вертикальном и горизонтальном направлении, их зависимость от различных экологических и абиотических факторов среды в значительной степени определяют численность популяции червей на рыбах. В литературе почти нет данных, касающихся этих вопросов. Мы провели эксперименты по выяснению дальности миграции онкомирацидиев *D. anchoratus* в вертикальном и горизонтальном направлении. Опыты проводились с сеголетками карпов.

Вертикальные миграции

Сетчатые садки, где находились стерильные карпы, помещались на разной высоте в «заразник» — аквариум, в котором до опыта содержались карпы, сильно зараженные *D. anchoratus*. Температура воды в аквариуме была 16—18°. Размеры «заразника»: длина 200 см, ширина 150 см, высота 120 см. Садки устанавливались на высоту 12, 35, 80, 90 см. Вскрытие рыб и подсчет личинок дактилогирусов проводили каждые 3—4 дня после начала опыта. Результаты опытов приведены в табл. 10.

Таблица 10

Зараженность карпа личинками *D. anchoratus* по вертикали

Расстояние от дна, см	Опыт 1		Опыт 2	
	Число рыб	Средняя численность паразитов	Число рыб	Средняя численность паразитов
12	9	$\frac{33,4}{9,8\%}$	5	$\frac{26,4}{9,1\%}$
35	9	$\frac{146,9}{43,1\%}$	5	$\frac{128,8}{44,2\%}$
55	9	$\frac{132,6}{38,9\%}$	5	$\frac{119,6}{41,1\%}$
80	9	$\frac{15,7}{4,6\%}$	5	$\frac{8,6}{3,0\%}$
90	9	$\frac{12,3}{3,6\%}$	5	$\frac{7,6}{2,6\%}$

Примечание: числитель — число паразитов в среднем на одной рыбе; знаменатель — число паразитов, % от общего числа обнаруженных в опыте.

Как видно, наименьшее число паразитов было обнаружено на высоте 90 см. Наибольшее количество личинок было у рыб, находившихся на высоте 35 см от дна аквариума (82,0—85,3%). Небольшое количество личинок (3—4) было обнаружено у рыб, которые находились в садках на расстоянии 110 см от дна. Вероятно, высота 110 см близка к максимальной, на которую могут подниматься личинки. По-видимому, такое распределение личинок дактилогирусов в толще воды свидетельствует о том, что расстояние от дна 35 см наиболее благоприятно для заражения рыб.

Горизонтальные миграции

Изучение способности свободноплавающих личинок *D. anchoratus* преодолевать расстояние по горизонтали проводилось в аквариуме в таких же садках. Длина аквариума была 400 см, ширина 150 см, высота 120 см. У края аквариума помещался садок с карпами, зараженными *D. anchoratus* на срок, достаточ-

ный для откладки яиц и выхода личинок. Через 10 дней садок убирался, а на определенном расстоянии от места его расположения устанавливали другой со стерильными карпами. Садки ставили на расстоянии 64, 154, 204, 244 см. В каждом садке было по 12 рыб. Вскрытие их проводилось через 4 дня от начала опыта. Личинки дактилогирусов были обнаружены на жабрах рыб, находившихся от «заразника» на расстоянии 64, 154, 204 см. Те рыбы, которые были удалены от «заразника» на расстоянии 224 и 244 см, оказались незараженными. Таким образом было установлено, что в условиях эксперимента, при 16—18° максимальное расстояние, которое могут преодолевать онкомирацидии *D. anchoratus* в горизонтальном направлении, — 204 см.

Все эти данные свидетельствуют о том, что миграции онкомирацидий, их способность преодолевать определенные расстояния в вертикальном и горизонтальном направлении в значительной степени определяют численность популяции дактилогирусов на жабрах рыб. Эту особенность в биологии дактилогирусов следует учитывать в первую очередь при организации садковых хозяйств.

Температура

Температура — мощный фактор, влияющий на жизнедеятельность паразитов рыб. Ее воздействие на паразитов проявляется как опосредованно через организм хозяев, так и прямо на те стадии жизненного цикла, которые проходят в воде. Многие исследователи изучали влияние температуры на динамику численности моногеней, в частности дактилогирусов [Изюмова, 1960, 1969; Малахова, 1961; Комарова, 1964; Куперман, Шульман, 1972, 1978; Шульман, 1979]. За последние 8—10 лет паразитологи все чаще начинают говорить о том, что не только температура определяет численность дактилогирид на жабрах карповых рыб. Мы решили вернуться к вопросу о сезонной динамике дактилогирусов, о влиянии температуры на структуру и численность их популяции у леща, плотвы и синца. Регулярные наблюдения проводились в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Ежемесячно в течение четырех лет (1976—1979 гг.) вскрывались по 15 экз. каждого вида рыб. Всего было исследовано около 2200 экз. рыб. Исследовались половозрелые особи примерно одного размера и возраста. Полученные данные сопоставлялись с температурным режимом водоема. На рис. 1—4 приводим результирующие графики, отражающие динамику численности наиболее часто встречающихся видов дактилогирусов. Как видно, экстенсивность и интенсивность заражения рыб паразитами (кроме синца) претерпевают практически одновременные подъемы и падения. Наибольший подъем численности паразитов наблюдается в марте — мае. Это характерно почти для всех видов дактилогирусов леща и плотвы. У синца экстенсивность заражения рыб *D. chranilowi* в течение всего года поддерживается

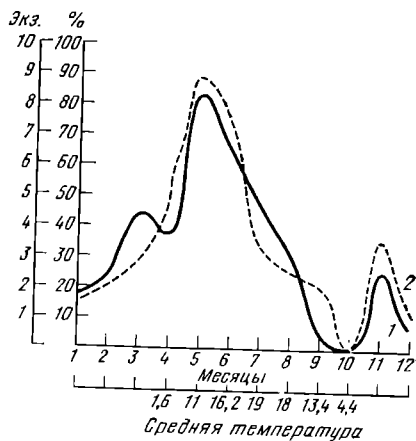
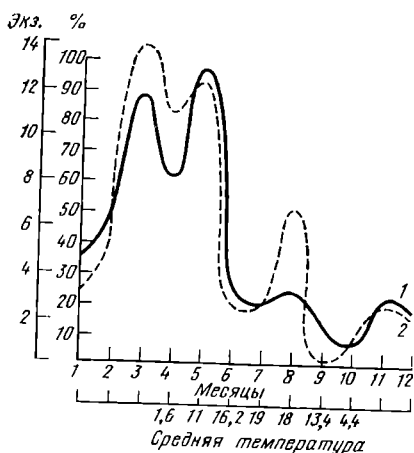


Рис. 1. Динамика зараженности леща *Dactylogyrus auriculatus* (результатирующая за 1976—1979 гг.)

1 — экстенсивность заражения; 2 — интенсивность заражения

Рис. 2. Динамика зараженности леща *Dactylogyrus falcatus* (результатирующая за 1976—1979 гг.)

1 — экстенсивность заражения; 2 — интенсивность заражения

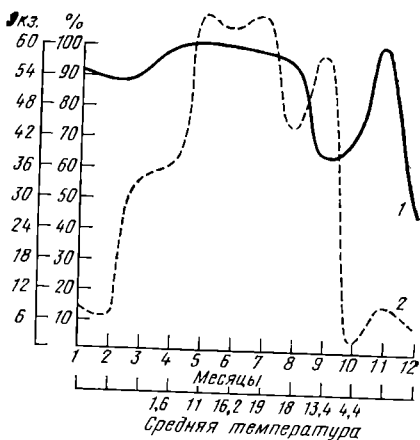
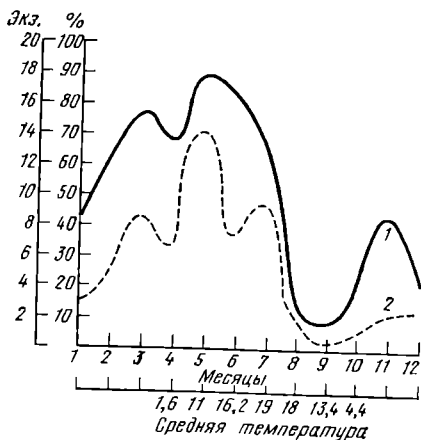


Рис. 3. Динамика зараженности плотвы *Dactylogyrus crucifer* (результатирующая за 1976—1979 гг.)

1 — экстенсивность заражения; 2 — интенсивность заражения

Рис. 4. Динамика зараженности синца *Dactylogyrus chraniłowi* (результатирующая за 1976—1979 гг.)

1 — экстенсивность заражения; 2 — интенсивность заражения

на высоком уровне. Наибольшее количество червей на рыбах встречается в апреле и июле. Значительное увеличение численности паразитов в марте — мае по сравнению с осенними и зимними месяцами мы склонны были отнести за счет повышения температуры воды в водоеме — от нулевых значений зимой до 1,4—11,0° весной. Однако экспериментальные данные [Маштаков, 1980; Изюмова, 1969] по темпу кладки яиц и их развитию у *D. fecatus* и *D. chranilowi* свидетельствуют о том, что эти температуры не достаточны для достижения такого резкого подъема численности паразитов на рыбах в этот период. Ответ на вопрос о том, как влияет температура на численность дактилогирусов на жабрах карповых рыб, не может быть однозначным. По-видимому, здесь имеет место комплекс факторов, а температура оказывает свое влияние на численность дактилогирусов лишь в сочетании с другими факторами. Почти к такому же выводу приходит и Р. Е. Шульман [1979]. Автор этой работы считает, что «именно температуру следует считать основным фактором, регулирующим сезонную динамику паразитофауны рыб. К этому основному фактору несомненно присоединяется и ряд других: физиологическое состояние рыб, ее биология и в первую очередь характер питания, а также свойства самого паразита, чувствительность паразита к фотопериоду, географический, климатический факторы и др.». К сожалению, Р. Е. Шульман не уточняет, что же понимается под физиологическим состоянием хозяина.

Физиологическое состояние хозяина

Физиологическое состояние хозяина, его иммуногормональная система, как нам кажется, является одним из весьма важных факторов, регулирующих сезонную встречаемость дактилогирусов, определяет численность и структуру популяции паразитов на рыбах. Особенно четко это проявляется в период наибольшей гормональной активности у рыб — весной в преднерестовый и нерестовый период.

Т. И. Фалеева [1976] отмечает, что весной, когда начинает повышаться температура воды в водоеме, у рыб увеличивается активность гонадотропных клеток гипофиза по сравнению с тем, что было зимой. При дальнейшем повышении температуры воды происходит снижение секреции гонадотропного гормона. Освещенность в отличие от температуры не является ведущим экологическим фактором. Температурные и гормональные воздействия позволяют в эксперименте сдвигать половой цикл у рыб. Г. Е. Шульман [1972] и В. Р. Микряков [1975] считают, что физиолого-биохимические изменения, происходящие в организме хозяина в преднерестовый и нерестовый период, оказывают определенное воздействие на его паразитов.

О синхронизации жизненных циклов паразитов и хозяев, о воздействии половых гормонов хозяина на паразитов имеется

большая литература [Догель, 1962; Кеннеди, 1978]. Известно, что половой гормон лягушки стимулирует размножение паразитирующих у нее простейших *Opalina ranarum* и *Nictotherus cordiformis*. Наступление половозрелости и откладки яиц у моногеней *Polystomum integerrium* тесно связано с половым созреванием ее хозяина-лягушки [Combes, 1966]. Созревание и продуцирование яиц у гвоздичников *Cariophyllaeus laticeps* происходит под влиянием гормонов хозяина [Кеннеди, 1978]. Сопряженная эволюция дактилогирусов со своими хозяевами — карповыми рыбами, по-видимому, также привела к совпадению их жизненных циклов.

Весенний пик численности дактилогирусов мы склонны отнести не только за счет повышения температуры воды, но и за счет физиолого-биохимических изменений в организме рыб, которые происходят под воздействием гонадотропных гормонов. Весной, когда рыба идет на нерест, под влиянием гонадотропных гормонов хозяина происходит и усиленное размножение червей. Для проверки этого предположения была проведена серия экспериментов. Их целью было изменить физиолого-биохимическое состояние рыбы, вызвать у нее преждевременный нерест и посмотреть, как это скажется на численности дактилогирусов.

В практике современного рыбоводства широкое распространение получил метод инъекции гонадотропными гормонами рыбам-производителям с целью искусственного ускорения сроков нереста. Разработаны и внедрены в практику методы гипофизарных инъекций [Гербильский, 1941, 1947].

Нами в феврале 1978 г., задолго до нереста, из водохранилища были взяты половозрелые синцы. Им были сделаны гипофизарные инъекции. Затем рыбы содержались в аквариумах при разной температуре в течение 14 дней. Результаты этого опыта приведены в табл. 11. Как видно, у всех опытных рыб происходит увеличение численности дактилогирусов по сравнению с контролем. Наибольшая численность паразитов была у рыб, которые содержались при 15°. Наименьшая — при 5°. Синцы (самки), которые содержались при температуре 10—12 и 15°, готовы были выметать икру. При температуре 5° икра была менее готова к вымету. При проведении этого опыта возникло много вопросов, которые мы пытались решить постановкой других экспериментов. При введении в организм рыбы гипофиза вместе с ним попадают и чужеродные белки, которые могут нарушить естественное физиологическое состояние рыбы. Поэтому для этого, чтобы отделить воздействие гонадотропного гормона на хозяина, были поставлены эксперименты с инсулином, вызывающим изменение содержания сахара в крови рыб, гамма-глобулином — неспецифическим белком и физиологическим раствором. В каждом опыте при двух повторностях участвовало по 7 рыб. Опыты проводились в начале апреля. До опыта рыба в течение двух недель выдерживалась в аквариумах при температуре 15°. Затем, все рыбы в том числе и контрольные, на 2 недели были помеще-

Таблица 1:

Зараженность синцов *Dactylogyrus chranilowi* после гипофизарных инъекций

Температура воды	5°		10—12°		15°	
	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль
Число рыб в опыте	7	4	15	5	4	3
Среднее число паразитов	66	40	70,4	46	423	206

Таблица 12

Зараженность синцов *Dactylogyrus chranilowi* после инъекции

Инъекция	Число рыб в опыте	Среднее число паразитов на рыбе ($\bar{X} \pm S_{\bar{X}-t}$)	Инъекция	Число рыб в опыте	Среднее число паразитов на рыбе ($\bar{X} \pm S_{\bar{X}-t}$)
Гипофизарные	14	111 ± 22	Физиологический		
Глобулин	14	170 ± 33	раствор	14	52 ± 7
Инсулин	14	71 ± 27	Контроль	14	45 ± 22

Примечание: \bar{X} — среднее количество паразитов на рыбе; $S_{\bar{X}-t}$ — доверительный интервал.

ны в пруд и содержались при температуре 5°. Результаты опыта представлены в табл. 12. При воздействии гипофиза и гамма-глобулина рыбы выметали икру. В этих же опытах произошло и значительное увеличение численности дактилогирусов на рыбах. При введении инсулина и физиологического раствора икра не была выметана и численность паразитов приближалась к контрольной. Эти опыты показали, что введение гамма-глобулина приводит к такому же резкому увеличению численности паразитов, как и введение гипофиза. В чем же здесь дело? При введении гипофиза и гамма-глобулина в организм рыбы вводятся чужеродные белки. В результате рыба оказывается в стрессовом состоянии, и вся гормональная система ее активизируется. Какие гормоны здесь действуют, сказать трудно. Это требует дальнейшего специального исследования. Но совершенно ясно, что влияние гормональной системы хозяев приводит к ускорению цикла развития паразитов.

По всей видимости, в природе резкое увеличение численности дактилогирусов весной происходит за счет сочетания нескольких благоприятствующих тому факторов: повышения температуры воды, ускорения темпа размножения червей под воздействием гормонов хозяина и снижения общей резистентности организма рыб в преднерестовый и нерестовый период.

Итак, проведение экспериментов мы считаем лишь началом исследований по выяснению влияния гормонов хозяина на био-

логию паразитов. Может быть, таким образом мы сможем подойти к решению многих неясных вопросов: о механизме гормонального воздействия хозяина на репродуктивную систему паразитов, о характере морфологических адаптаций паразитов на разных этапах их развития, о жизненных циклах дактилогирид и других.

Все сказанное выше представляет собой лишь предварительные данные о тех факторах, которые оказывают влияние на численность и структуру популяции и микропопуляции дактилогирусов карповых рыб. Микропопуляции дактилогирусов создаются не только на отдельных особях-хозяев, но и на определенных жаберных дугах рыб, которые представляют собой своеобразные микробиотопы.

Кроме того, как было показано, структура и численность популяции паразитов находятся под постоянным воздействием многих факторов окружающей среды и физиологического состояния организма хозяина.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н. Популяции и микропопуляции паразитов и нидикалов.— Зоол. журн., 1959, т. 38, № 8, с. 1128—1137.
- Буторин Н. В. Гидрологические процессы в водохранилищах волжского каскада.— В кн.: Материалы конф. «Волга-1». Куйбышевск. кн. изд-во, 1971, с. 19—27.
- Гербицкий Н. Л. Метод гипофизарных инъекций и его роль в рыбоводстве.— В кн.: Метод гипофизарных инъекций и его роль в воспроизводстве рыбных запасов. Л., 1941, с. 5—35.
- Гербицкий Н. Л. Гонадотропная функция гипофиза у костистых и осетровых рыб.— Тр. Лаб. основ рыбоводства. Л., 1947, т. 1, с. 25—95.
- Догель В. А. Общая паразитология. Изд-во ЛГУ, 1962, с. 1—463.
- Исюмова Н. А. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища.— Тр. Ин-та биол. водохр., 1960, вып. 3(6), с. 283—299.
- Исюмова Н. А. О биологии и специфичности *Dactylogyrus chranilovi* Bychowsky, 1931.— В кн.: Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, Л., 1969, т. 24, с. 128—134.
- Кеннеди К. Экологическая паразитология М.: Мир, 1978, с. 1—230.
- Комарова Т. И. Сезонная динамика гельминтофауны некоторых видов рыб дельты Днепра.— В кн.: Проблемы паразитологии. Киев, 1964, т. 3, с. 90—105.
- Куперман Б. И., Шульман Р. Е. Опыт экспериментального исследования влияния температуры на некоторых паразитов леща и щуки.— Вестн. ЛГУ, Биология, 1972, т. 3, вып. 1, с. 5—16.
- Куперман Б. И., Шульман Р. Е. Опыт экспериментального изучения факторов, влияющих на размножение и численность дактилогирусов леща.— Паразитология, 1978, т. 12, вып. 2, с. 101—106.
- Малахова Р. П. Сезонные изменения паразитофауны некоторых озер Карелии (Кончезеро).— Тр. Карельск. фил. АН СССР, 1961, т. 30, с. 55—78.
- Маштаков А. В. Гельминты промысловых рыб Горьковского водохранилища и сезонная динамика численности дактилогирид: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 22 с.
- Микряков В. Р. О некоторых особенностях зараженности леща паразитами в период нереста.— Бюл. ВАСХНИЛ, 1975, вып. 20, с. 40—44.
- Рыжиков К. М. Основные итоги и перспективы исследований в области проблем общей гельминтологии.— В кн.: Материалы Первой Закавказской конференции по общей паразитологии. Тбилиси, 1978, с. 27—35.

- Фалеева Т. И. Роль гонадотропной активности гипофиза в опосредовании действия экологических факторов на половой цикл самок ерша.— В кн.: Экологическая физиология рыб, 1976, ч. 2, с. 166—167.
- Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., 1972. 368 с.
- Шульман Р. Е. О закономерностях и факторах обуславливающих Сезонную динамику заражения рыб паразитами.— В кн.: Экологическая и экспериментальная паразитология. Л., 1979, вып. 2, с. 117—136.
- Cerfontaine P. Contribution a l'etude des Octocotylides.— Arch. Biol., 1896, 14 (13), p. 497—560.
- Combes. Recheches experimentales sur la specifite parasitaire des *Polystomes* de *Rana temporaria* L. et de *Pelobates cultripes* (Onv.).— Bull. Soc. zool. France, tome 1966, N 3, p. 439—444.
- Groben G. Beobachtungen über die Entwicklung verschiedener Arten von Fischschmarotzern aus des Gattung *Dactylogyrus*.— Ztschr. Parasitenk., 1940, Bd. 11 (5), S. 611—636.
- Hanek G. Micro-ecology and spatial distribution of the gill parasites infesting *Lepomis gibbosus* (L.) and *Ambloplitis rupestris* (Raf.) in the Bay of Quinte, Ontario: Ph. D. thesis. Univ. Waterloo, 1973.
- Hanek G., Fernando C. H. Spatial distribution of gill parasites of *Lepomis gibbosus* (L.) and *Ambloplites rupestris* (Raf.).— Canad. J. Zool., 1978, vol. 56 (6), p. 1235—1240.
- Llewellyn J. The host-specificity microecology and comparative morphology of some trematode gill parasites.— J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1956, vol. 35, p. 113—127.
- Llewellyn J. Behaviour of monogeneans.— Zool., J. Linnean. Soc., 1972, vol. 51, p. 19—30.

УДК 576.895.10

Воздействие гельминтов на популяции рыб при интенсивном ведении рыбного хозяйства на внутренних водоемах и методы количественной оценки ущерба от гельминтозов

А. М. Лопухина

Государственный научно-исследовательский институт
озерного и речного рыбного хозяйства, Ленинград

В настоящее время увеличение выпуска рыбной продукции в нашей стране невозможно без интенсификации рыбного хозяйства на внутренних водоемах.

Интенсификация рыбоводства предусматривает в первую очередь выращивание большого количества рыбы на малых площадях. В управляемых рыбных хозяйствах (в прудах, садках, лотках, бассейнах) это неизбежно сопровождается переводом выращиваемых рыб почти полностью на искусственные корма. Кроме того, интенсивное ведение рыбного хозяйства нередко сопровождается усиленными перевозками рыб и введением новых объектов выращивания.

На малых озерах интенсификационные мероприятия могут начинаться с интенсивного или тотального промыслового лова местных рыб или с уничтожения их при помощи ихтиоцидов.

Все эти мероприятия в той или иной мере, часто очень грубо, нарушают возникшее в природе в результате длительной эволюции равновесие.

Без вмешательства человека экосистемы развиваются в сторону большей зрелости, стабильности и сложности. Проводя интенсификационные мероприятия, человек создает искусственные экосистемы низкой степени зрелости с резкими колебаниями численности популяций всех входящих в это сообщество видов животных.

Анализ изменений, которые наблюдаются в рыбоводных хозяйствах при проведении интенсификационных мероприятий, показывает, что они происходят в нескольких направлениях.

Проводимые интенсификационные мероприятия сами по себе изменяют популяционные показатели в сообществе рыб: изменяется численность особей каждого вида, распределение на территории, соотношение возрастных групп, соотношение численности особей отдельных видов и т. д. Все эти показатели становятся очень далекими от естественных.

Особое внимание следует обратить на уплотнение посадок, т. е. на увеличение численности рыб и последствия этого явления. В естественных условиях популяции рыб, как и других организмов, поддерживаются на определенном уровне, вернее в определенных пределах. Если численность начинает превышать эти пределы, в популяциях срабатывают механизмы, направленные на ее снижение. Механизмы эти в настоящее время изучены еще очень плохо. Известно, что в переуплотненных популяциях происходит ряд изменений: замедляется рост и развитие особей, уменьшается плодовитость, возрастает смертность, снижается откладка жировых запасов, изменяется поведение, в частности усиливается конкуренция, агрессивность, каннибализм, изменяются некоторые иммунологические реакции, увеличивается разброс в размерах особей в пределах одной возрастной группы. Причем все эти явления наблюдаются и тогда, когда нет недостатка корма, т. е. это не результат недоедания [Лэк, 1957; Кряжева, 1966; Толмачева, 1971; Шварц и др. 1976; Риклефс, 1979]. Согласно исследованиям С. С. Шварца с соавт. [1971], большая роль во всех этих процессах принадлежит метаболитам. Отмечено также, что перенаселенность делает животных более восприимчивыми к болезням, а тесный контакт еще увеличивает вероятность распространения последних [Дажо, 1975]. Отрицательное влияние переуплотненных посадок может усиливаться и другими сопровождающими интенсификацию рыбного хозяйства явлениями: применением не всегда полноценных и доброкачественных искусственных кормов, выращиванием некоторых акклиматизированных рыб в условиях, далеких от их естественных, так что рыбы не всегда могут к ним приспособиться и т. п.

Уничтожение диких рыб в озерах приводит вначале к резкому снижению их численности, затем, как правило, следует вспышка интенсивного размножения за счет оставшихся особей. Посадка новых объектов в озера приводит к перераспределению экологических ниш. Таким образом, проводимые интенсификационные мероприятия сами по себе изменяют структуру сообщества рыб, обитающих в водоеме.

Интенсификационные мероприятия в той или иной мере, в том или ином направлении оказывают также непосредственное влияние и на популяции паразитов.

Увеличивая число рыб в водоеме, мы тем самым увеличиваем и численность их паразитов. Дальнейшему нарастанию числа паразитов способствуют как сами уплотненные посадки рыб (паразитам легче найти хозяина), так и некоторые их последствия, в частности, замедление темпа роста, разброс в размерах в пределах одной возрастной группы, низкая сопротивляемость организма.

В управляемых интенсивных рыбных хозяйствах приходится постоянно проводить профилактические обработки против эктопаразитов. Проводя такие обработки, мы тем самым уничтожаем основную массу возбудителей. Но при этом иногда остается какое-то количество неповрежденных паразитов и начинают срабатывать механизмы, направленные на восстановление их численности. Так, в хозяйствах могут происходить резкие колебания числа паразитов как результат производственного процесса.

Таким образом, проводимые в рыбных хозяйствах интенсификационные мероприятия как непосредственно, так и опосредованно через изменения в популяциях рыб приводят к очень сильным изменениям в численности паразитов.

А все это в свою очередь как проявление обратной связи не может не оказывать влияния на сообщества рыб.

Содержание настоящей статьи и предусматривает анализ в первую очередь тех случаев, когда интенсификационные мероприятия приводят к увеличению численности паразитов и соответственно к их отрицательному влиянию на численность и состояние популяции рыб.

Обсуждая это влияние, следует подчеркнуть, что в управляемых интенсивных рыбных хозяйствах, где вероятность заболеваний в настоящее время самая высокая, мы находим временные, искусственные, созданные человеком сообщества рыб, которые только очень условно можно называть популяциями. Влияние паразитов на такие сообщества рыб могут в какой-то мере преломляться или компенсироваться теми или иными мероприятиями и соответственно проявляться не в полной мере.

Проводимые в рыбных хозяйствах интенсификационные мероприятия и возможные при этом вспышки заболеваний в какой-то мере оказывают влияние и на настоящие естественные популяции рыб. Это влияние может быть обусловлено как нарастанием численности возбудителя в самом естественном водоеме,

так и в результате заболеваний в питомниках и на рыбоводных заводах и соответственно уменьшения пополнения естественных популяций. Такое влияние в настоящее время очень трудно оценить. Несомненно только, что во всех случаях нужно обязательно учитывать, кроме соответствующих результатов паразитологических исследований, данные ихтиологов о численности и распределении рыб в водоеме и об изменении этих показателей.

Влияние паразитов на популяции рыб обусловлено несколькими явлениями: гибелью рыб от паразитов, нарушением воспроизводительной функции хозяев, изменением у них некоторых физиологических и морфологических показателей, изменением поведения зараженных рыб.

В итоге влияние паразитов на популяции рыб может выражаться в изменении у них рождаемости и смертности, соответственно в изменении численности, своеобразных колебаниях этой численности, в изменении соотношения возрастных групп в популяции рыб, а также в распределении рыб в водоеме.

Такое явление паразитов на популяции рыб может приводить к значительному ущербу. Ущерб от гельминтозов обусловлен в первую очередь гибелью сильно зараженных особей; кроме того, снижением темпа роста и уменьшением упитанности, а также потерей рыбой товарного вида.

Не исключено, что усвояемость корма у зараженных рыб ниже, чем у незараженных. Тогда больным рыбам нужно будет больше кормов и таким путем заражение рыб гельминтами может привести к повышению себестоимости рыбной продукции.

При заражении гельминтами рыба может отчасти терять вкусовые качества, но такое явление едва ли можно учитывать.

Ущерб в результате гибели от гельминтозов рыб в управляемых рыбных хозяйствах определяется, исходя из числа погибших рыб и их ценности.

В случае гибели товарных рыб ущерб определяется их стоимостью с вычетом расходов на выращивание.

При гибели молоди в прудовых или садковых хозяйствах ущерб определяется стоимостью недополученного посадочного материала также с вычетом расходов на выращивание. Если посадочного материала не хватает и компенсировать гибель нечем, размер ущерба определяется, надо полагать, стоимостью товарной рыбы, которую можно было бы вырастить из погибшей молоди. Подсчитывать в таких случаях нужно по средним нормативам процента выхода с вычетом затрат на выращивание.

При гибели рыб в питомниках и на рыбоводных заводах, выращивающих молодь для выпуска в естественные водоемы, ущерб определяется ценой возможной компенсации. При невозможности компенсации определение размера ущерба будет очень приблизительным. Его, вероятно, нужно исчислять стоимостью рыбы, которая могла бы вырасти из погибшей молоди с учетом среднего процента промыслового возврата. В случае, если какой-то процент выпущенной молоди достигает половозрелого

возраста и участвует в воспроизводстве, тогда нужно учитывать и стоимость этих производителей. Поскольку рыбоводные заводы выпускают иногда молодь не для того, чтобы получить товарную рыбу, а для восстановления подорванных естественных популяций самых ценных промысловых рыб нашей страны, в таких случаях размер ущерба очень велик и вообще не поддается учету. Но даже и в том случае, если рыбоводный завод выращивает молодь в расчете на промысловый возраст, подсчет ущерба тоже очень приблизительный, поскольку в естественном водоеме незанятую биологическую нишу могут использовать хотя бы отчасти другие рыбы.

При определении ущерба от гибели рыб в малых озерах нужно рассматривать отдельно популяции выращиваемых и местных рыб.

Размер гибели от гельминтозов среди посаженных в озеро рыб можно определить по снижению возврата. Исходя из числа погибших рыб и их ценности, определяется ущерб.

При гибели в озерах местных рыб определение влияния такой гибели на популяции, а также размера ущерба более сложно. В первую очередь трудно определить, сколько рыб погибло. В настоящее время сделаны первые шаги для решения этого вопроса. Кроме того, размер ущерба зависит еще и от того, насколько эксплуатируется популяция рыб — аборигенов. Если она не эксплуатируется или даже подавляется, ущерба от гибели этих рыб не будет вообще. Более того, с гибелью сорных рыб освобождаются ресурсы для выращиваемых.

Если популяция местных рыб эксплуатируется, снижение их численности может быть для нас убыточным. К определению убытка и в этом случае нужно подходить с учетом размера прошедшей гибели и ценности погибших рыб. Но и в этом случае нельзя забывать о том, что в естественных водоемах экологическую нишу погибших рыб могут использовать другие. Кроме того, в таких водоемах гибель отдельных наиболее сильно зараженных особей является одним из механизмов отбора и для паразита, и для хозяина.

При оценке ущерба от гибели рыб — аборигенов — нужно также обязательно учитывать, не являются ли они источником заражения и заболевания выращиваемых рыб.

Ущерб от гельминтозов может быть обусловлен, как уже отмечалось, и воздействием паразитов на воспроизводительную систему рыб. Если больные рыбы дают меньше потомства по сравнению со здоровыми, такое воздействие может выражаться в снижении численности популяции. Ущерб в таком случае следует определять так же, как при гибели молоди в соответствующих хозяйствах с учетом процента выживания потомства у больных и здоровых рыб.

Учет ущерба от гельминтозов в результате воздействия паразитов на темп роста и упитанность рыб весьма сложен, поскольку мы не знаем механизма этого процесса. Возможно, он неодина-

ков в разных системах паразит — хозяин. Снижение темпа роста и упитанности у зараженных рыб может быть как в результате того, что больная рыба потребляет меньше корма, так и в результате низкой его усвояемости. В первом случае не использованный больными рыбами корм будет съеден хотя бы отчасти другими и истинный ущерб может быть не так и ощутим. Во втором случае ущерб будет значительно больше. Для подсчета ущерба от гельминтозов в результате воздействия паразитов на темп роста и упитанность рыб необходимо знать, кроме численности рыб в водоеме, различия между средним весом и коэффициентом упитанности больных и здоровых рыб. Последние легко определяются на достоверных выборках.

И, наконец, ущерб от гельминтозов в результате потерь рыбой товарного вида определить легко, так как мы всегда знаем, какую часть из всех выловленных товарных рыб составляли выбракованные. Исходя из этой величины, а также с учетом различий в цене доброкачественной и выбракованной рыбы можно подсчитать общий убыток.

Заканчивая обсуждение вопроса о влиянии гельминтов на популяции рыб при интенсификации рыбоводства, следует подчеркнуть, что на современном уровне развития паразитологии определить такое влияние, особенно в отношении естественных популяций, еще очень трудно. Для понимания его механизма требуется ряд специальных исследований.

При проведении таких исследований нужно будет помнить, что механизмы, регулирующие численность популяций, очень сходны у свободноживущих форм различных систематических групп, часто весьма отдаленных. Некоторые из этих механизмов могли сохраниться и в популяциях паразитических животных. Можно, например, предположить, что упоминавшиеся уже так называемые «вспышки возрождения» — одно из таких явлений.

С появлением паразитизма возникли новые сложные системы паразит — хозяин со своими закономерностями. По аналогии с данными, касающимися свободноживущих форм, можно предположить, что и для паразитов даже отдаленных систематических групп мы обнаружим много общего в механизмах, регулирующих их численность. Изучение этих закономерностей еще только начинается [Utida, 1955; Bradlay, 1972].

Популяционные исследования гельминтов рыб следует начинать, по-видимому, с простых систем паразит — хозяин (паразит с прямым развитием на одном виде хозяев в небольшом водоеме), с биологии таких паразитов, так как именно на ней базируются популяционные закономерности. Все популяционные исследования паразитов должны быть тесно связаны с данными популяционных исследований хозяев, в первую очередь их численностью, соотношением возрастов и распределением в водоеме.

Основное внимание при популяционных исследованиях паразитов рыб должно быть направлено на выяснение факторов, ли-

митирующих в природе численность опасных паразитов. С этой целью рационально, вероятно, провести параллельное исследование в водоемах, где паразит встречается в большем количестве и где его очень мало, хотя имеются все звенья цикла и подходящие температурные условия.

Заканчивая обсуждение, следует еще раз подчеркнуть, что в настоящее время, когда мы уже не можем обойтись без сверхплотных посадок рыб в рыбных хозяйствах, становится крайне необходимым всестороннее изучение этих искусственных очень неустойчивых сообществ разводимых объектов и их паразитов.

ЛИТЕРАТУРА

- Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 412 с.
- Кряжева К. В. Влияние плотности посадки на рост, изменчивость и выживаемость молоди гибридных карпов.— Изв. ГосНИОРХ, 1966, т. 51, с. 80—101.
- Лэк Д. Д. Численность животных в ее регуляции в природе. М., Изд-во иностр. лит., 1957, с. 403.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979, с. 424.
- Толмачева Н. В. Влияние температуры воздуха, плотности посадки рыб и характера прудов на прирост сеголетков карпа и рыбопродуктивность карповых выростных прудов на северо-западе РСФСР.— Изв. ГосНИОРХ, 1971, т. 74, с. 13—29.
- Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука, 1976. 150 с.
- Bradley D. G. Regulation of parasite populations.— Transact. Roy. Soc. Tropic. Med. Hygiene, 1972, 66 (5), p. 697—708.
- Utida S. Population fluctuation in the system of host-parasite interaction. Memoirs of the College of Agriculture Kyoto University, 1955, 71, p. 1—34.

УДК 576.895.10

Биотехника рыборазведения и ее роль в регуляции численности гельминтов и профилактика гельминтозов рыб

В. А. Мусселиус

Всесоюзный научно-исследовательский институт прудового хозяйства,
пос. Рыбное, Московская обл.

Ю. А. Стрелков

Государственный научно-исследовательский институт
озерного и речного рыбного хозяйства, Ленинград

Численность гельминтов рыб в естественных водоемах, как правило, не бывает очень высокой, и гельминтные заболевания отмечаются относительно редко. Из известных случаев можно отметить недавно выявленное заболевание сиговых в озерах севера Сибири, вызванное паразитированием на пеляди моногеней *Tetraonchus* [Размашкин, Кашковский, 1977]. В некоторых озерах Скандинавии отмечалось сильное заражение сиговых плеро-

церкоидами рода *Diphyllbothrium* [Bylund, 1972]. В одном из озер Псковской области отмечен рафидаскаридоз леща [Бауер, Змерзлая, 1972]. Выработанная в процессе эволюции система паразит — хозяин обычно находится в состоянии равновесия, так как при нарушении этого равновесия неизбежна гибель какого-либо из сочленов и, следовательно, гибель всей системы.

Нарушение таковой эволюционно закрепленной системы паразит — хозяин обычно происходит при каких-то из ряда вон выходящих изменений катастрофического порядка или в результате хозяйственной деятельности человека. Так, например, с образованием водохранилищ на реках Волге, Дону, Днепре во многих из них стали отмечаться случаи лигулеза планктоноядных рыб [Изюмова, 1977]. Протеоцефалез сиговых, вызванный *Proteocephalus exiguus*, отмечен в некоторых озерах Сибири, где проводили выращивание посадочного материала [Кашковский и др., 1974]. Во многих озерных хозяйствах отмечено сильное заражение метацеркариями рода *Diplostomum* [Кашковский и др., 1974]. Подобных примеров можно привести много.

Особенно часто наблюдается нарушение системы паразит — хозяин при искусственном выращивании рыб. В рыбоводных хозяйствах — прудовых, садковых, лотковых и т. п. гельминты часто достигают большой численности и вызывают заболевания. В некоторых случаях, напротив, наблюдается снижение зараженности. Это связано с тем, что условия выращивания рыб в рыбоводных хозяйствах резко отличаются от их условий обитания в естественных водоемах. Основное отличие заключается в том, что при искусственном выращивании в относительно небольших объемах воды содержится большое количество рыб, и поддержание жизнедеятельности этих рыб осуществляется за счет специально изготовленных кормов. Тесный контакт выращивания рыб способствует их перезаражению многими гельминтами, развивающимися без промежуточных хозяев. Кормление искусственными кормами сокращает возможность заражения гельминтами, чьи промежуточные хозяева служат кормом рыб. Кроме того, во многих случаях к указанным отличиям добавляются влияния самых различных, трудно предсказуемых факторов, которые приводят к созданию стрессовых ситуаций, ослабляющих организм рыбы и создающих благоприятные условия для развития некоторых гельминтов. Особенно часто такие стрессовые ситуации наблюдаются в садковых хозяйствах на сбросных теплых водах электростанций при резких изменениях температуры в течение коротких промежутков времени, при сбросах различных вредных для рыб веществ во время промывки котлов и других мероприятий по выполнению текущего обслуживания рабочих агрегатов тепловых электростанций.

В результате установки садков в естественных водоемах происходит значительное увеличение содержания органических веществ в воде, что в некоторых случаях приводит к изменению окружающей обстановки (увеличивается зарастание водной ра-

стительностью, ухудшается газовый режим, увеличивается численность моллюсков и т. п.). В результате все это не может не сказываться на численности гельминтов выращиваемых рыб.

Начиная обсуждение влияния биотехники выращивания рыб в различного типа рыбоводных хозяйствах, следует упомянуть, что среди гельминтов рыб различают паразитов с прямым развитием (моногонеи) и развивающихся с участием промежуточных хозяев (трематоды, цестоды, нематоды, скребни). Это необходимо помнить, так как представители обеих групп в условиях искусственного рыборазведения будут менять свою численность по-разному.

В традиционных прудовых хозяйствах большую опасность для выращиваемых рыб (особенно молоди) представляют моногонеи. Развиваясь без участия промежуточных хозяев, эти паразиты в условиях большой скученности часто получают благоприятные условия и могут резко увеличить численность, в результате чего возникают заболевания [Бауер, Мусселиус, Стрелков, 1977]. Однако потенциальная возможность возникновения заболевания может превратиться в реальное заболевание только при определенных условиях. Обычно это бывает ухудшение состояния выращиваемой рыбы в результате плохого кормления. Так, уже стали классическими примерами случаи возникновения дактилогироза карпов у медленно растущей молоди. Вызывает такой дактилогироз *Dactylogyrus vastator*. Обычно вспышки заболевания отмечаются весной и в начале лета в тех случаях, когда в результате перезарыбления выращенных прудов молодь долго не может достигнуть нормального размера и веса. В отдельных случаях такое заболевание может возникнуть и осенью, если рыбу в течение лета кормили плохо, и она не доросла до стандартной навески. Такие случаи наблюдались в некоторых хозяйствах северо-запада СССР в холодные годы [Бауер, 1959].

За последнее время отмечались случаи гиродактилоза карпа в зимовальных прудах, вызванные, видимо, ослаблением карпа, неблагоприятными условиями зимовки. Случаи гиродактилоза в зимовальных прудах отмечались в некоторых хозяйствах Сибири и Урала. Возбудителем заболевания были *G. katharineri* и *G. sprostonae* [Кашковский и др., 1974].

Эти же гельминты проявляют свою патогенность при выращивании рыбы в садковых хозяйствах. В таких рыбоводных хозяйствах условия выращивания молоди оказываются благоприятными для резкого увеличения численности гиродактилузов. Большие плотности посадки, неблагоприятные условия для рыб, выражающиеся в резких изменениях температур, сильном течении, неполноценные корма ослабляют организм рыбы, что способствует массовому развитию гиродактилузов и возникновению заболевания [Стрелков, 1978].

Случай такого заболевания был отмечен в садковом Волгореченском хозяйстве на сбросных теплых водах Костромской ГРЭС [Соломатова, Лузин, 1977]. В этом хозяйстве зимой при

температуре 5° наблюдалось массовое развитие *G. cyprini* и *G. katharineri* на поверхности тела выращиваемых в хозяйстве годовиков карпа. Число гельминтов на этих рыбах было чрезвычайно велико и достигало 500 экз. на 1 см поверхности тела. Преобладали *G. katharineri*; *G. cyprini* составлял 1% от общего числа гельминтов. В результате такого сильного заражения возникло заболевание, сопровождавшееся отходами. Кроме карпа, для которых специфичны *G. cyprini* и *G. katharineri*, эти гельминты встречались и на совместно выращиваемых белых амурах и пестрых толстолобиках. Такое нарушение специфичности, что очень редко случается у моногеней, было связано с резким ослаблением организма выращиваемых при неблагоприятных условиях в садках. Все больные рыбы были сильно истощены.

Биотехника выращивания оказывает большое влияние на численность гельминтов и со сложным циклом развития.

При анализе влияния условий выращивания на численность гельминтов со сложным циклом развития следует учитывать, что у рыб паразитируют две группы гельминтов. Одна имеет промежуточных хозяев, служащих пищевыми объектами для рыб (преимущественно планктонных, реже бентосных животных). У другой — промежуточные хозяева — моллюски, которые выделяют активно нападающих на рыб личинок гельминтов.

В традиционных прудовых хозяйствах обе группы гельминтов имеют большое эпизоотическое значение. В прудах могут хорошо развиваться как планктонные, так и бентосные организмы, служащие промежуточными хозяевами многих гельминтов.

В связи с этим в прудовых хозяйствах при нарушении биотехники выращивания, кормления и нередко условий профилактики отмечается увеличение численности таких гельминтов, как *Bothryocephalus acheilognati*, *Khawia sinensis*, *Philometroides lusiana*, диплостомид. Смешанные по возрастам посадки, перуплотнение посадок рыб в пруды, неполноценное и недостаточное кормление рыбы, плохое санитарное состояние прудов, наличие сорных рыб, восприимчивых к указанным гельминтам в головных прудах или источниках водоснабжения, особенно опасны. Большое значение имеет расположение прудов на местности. Пруды, расположенные неподалеку от больших водоемов, на которых кормятся рыбацкие птицы или на которых имеются гнездовья этих птиц, находятся под угрозой увеличения зараженности метацеркариями гельминтов, чьи окончательные хозяева — рыбацкие птицы (*Diplostomum*, *Posthodiplostomum*, *Apotemon* и др.).

В садковых, лотковых и бассейновых хозяйствах условия выращивания значительно отличаются от таковых в прудовых хозяйствах, что отражается и на численности гельминтов. Так, например, при выращивании рыбы в садках прекращение контакта со дном водоема, в котором они установлены, приводит к тому, что из состава гельминтофауны выпадают виды, чьи промежуточные хозяева — бентосные животные. К таковым принадлежат

гвоздичники карпа, чьи промежуточные хозяева — трубочники, и *Cyathocephalus truncatus* у форели и других лососевых, которые развиваются с участием бокоплавов [Стрелков, 1978].

Напротив, гельминты, чьи промежуточные хозяева — планктонные организмы, в условиях садковых хозяйств в некоторых случаях получают массовое развитие. Так, отмечались случаи заболевания рыб в результате массового развития *Triaenophorus crassus*, *Proteocephalus* sp. у лососевых *Bothryocephalus*, у карпа [Соломатова, 1979]. Увеличение численности гельминтов связано с тем, что в садки, установленные в естественных водоемах, свободно проникают планктонные организмы, в массе развивающиеся около садков, многие из которых служат промежуточными хозяевами паразитов. Особенно много планктона развивается возле садков, установленных на сбросных каналах и водоемах — охладителях, тепловых электростанций. Высокая температура, повышенная органика из-за проваливающихся сквозь сетку садков кормов создают благоприятные условия для развития планктона.

Особую опасность представляет возможность образования очагов некоторых гельминтов в озерных и в садковых хозяйствах, на естественных водоемах. При завозе рыбы для выращивания в озеро или в садки, установленные на озере, вместе с ней могут быть завезены и некоторые гельминты. При наличии в озере рыб, восприимчивых к гельминту и его промежуточных хозяев, может возникнуть очаг заболевания, за счет которого у выращиваемых рыб будет поддерживаться какая-то определенная численность гельминтов. Положение осложняется еще и тем, что из садков в водоем всегда может проникнуть какая-то часть выращиваемой рыбы при проведении различных рыбоводных работ и в некоторых случаях при авариях и разрушении садков. Среди ушедших рыб могут быть и зараженные гельминтами, и в таком случае в естественном водоеме также может образоваться очаг гельминтоза.

Случаи возникновения подобных ситуаций уже отмечались в разных условиях выращивания. Так, в некоторых водоемах Сибири отмечался протеоцефалез (при выращивании сиговых в озерах Кашковский и др., 1974); триэнофореz, вызванный *Triaenophorus crassus* у лососевых, при выращивании их в садках, установленных на водоеме-охладителе и сбросном канале Волгореченской тепловой электростанции [Соломатова, 1979]. Не исключено, что подобные ситуации могут возникнуть и в других местах.

Учитывая возможность возникновения различных гельминтных заболеваний при искусственном выращивании, следует придерживаться некоторых общих правил, которым необходимо следовать при составлении лечебных и особенно профилактических мероприятий. В первую очередь следует помнить, что залогом благополучия эпизоотического состояния при организации новых и эксплуатации уже существующих хозяйств служит профилактика. Поэтому в первую очередь следует прилагать усилия

на соблюдение всех мер предосторожности, направленных на предотвращение проникновения возбудителей заболеваний в рыбоводное хозяйство. В каждом конкретном случае эти меры будут различаться в зависимости от типа хозяйства и объектов рыбоводства.

Однако в настоящее время при выращивании рыб мы, как правило, уже имеем дело с существующей определенной численностью гельминтов, поэтому на практике приходится сочетать профилактику с оздоровительными мероприятиями.

В традиционных прудовых хозяйствах основу борьбы с гельминтозами будет составлять выполнение всех рыбоводных норм и санитарно-ветеринарных правил. Особое внимание необходимо обращать на соблюдение всех рыбоводных норм, так как выращенные в хороших условиях рыбы легче могут противостоять различным заболеваниям в том числе и гельминтозам. Большое значение при этом будет иметь дезинфекция и мелиорация ложа прудов после спуска. Наличие в прудах неспускных участков, ям, бочагов приводит к тому, что оставшаяся в них больная рыба в дальнейшем послужит источником инвазионного начала для вновь посаженных в пруд рыб. Одной из действенных мер профилактики и оздоровления прудов служит их регулярное летоование. Во многом облегчит профилактику гельминтозов заводской способ получения потомства, когда благодаря отсутствию контакта между молодью и производителями предотвращается заражение потомства.

В озерных, садковых, лотковых и бассейновых хозяйствах основу профилактики должно составлять получение здорового рыбопосадочного материала. Это в значительной мере предохраняет от возникновения заболевания.

Большое значение имеет также подбор водоемов под выращивание или под установку садков. При выборе водоема следует учитывать вид и возраст рыб, расположение водоема на местности, его размеры, наличие на нем или в ближайшем окружении гнездовый рыбоядных птиц.

В садковых хозяйствах большое значение имеет выбор места под установку садков. Расположение садков возле берега, заросшего высшей водной растительностью на мелком месте, неизбежно приведет к возникновению гельминтозов, чьими промежуточными хозяевами служат моллюски.

Большое значение будет иметь эпизоотическое состояние дикой рыбы, обитающей в водоеме, на котором установлены садки. Особенно важно провести всесторонний анализ эпизоотической обстановки при организации рыбоводных хозяйств на естественных водоемах, так как естественные водоемы нельзя спустить, продезинфицировать и промелиорировать. Помещая рыбу для выращивания в естественный водоем, мы практически теряем возможность контроля за эпизоотическим процессом в случае возникновения заболевания. Лечение же рыб в таких условиях невозможно.

При организации лечебно-профилактической работы в хозяйствах разного типа следует хорошо помнить, что успех в значительной степени зависит от правильной постановки диагноза. Следует прежде всего четко разграничивать паразитоносительство и заболевание. Однако при этом нужно помнить, что при определенных условиях паразитоносительство легко может перейти в заболевание. Здесь следует учитывать и вид гельминта, и характер водоема, где происходит выращивание, и географическую широту, где он расположен, и еще целый ряд других факторов, влияющих на заражение тем или иным гельминтом. Для каждого конкретного водоема эти условия могут оказаться особыми, и анализ должен проводиться в соответствии с конкретной эпизоотической обстановкой выращиваемых рыб и способа выращивания.

ЛИТЕРАТУРА

- Бауер О. Н. Экология паразитов пресноводных рыб.— Изв. ГосНИОРХ, Л., 1959, т. 49, с. 5—212.
- Бауер О. Н., Змерзлая Е. И. Рафидаскаридоз леща в озерах Псковской области и меры борьбы с ним.— Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 80, с. 114—122.
- Бауер О. Н., Мусселиус В. А., Николаева В. М., Стрелков Ю. А. Ихтиопатология. М., 1977. 430 с.
- Измодова Н. А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л., 1977. 284 с.
- Кашковский В. В., Размашкин Д. А., Скрипченко Э. Г. Болезни и паразиты рыб рыбоводных хозяйств Сибири и Урала. Свердловск, 1974. 159 с.
- Размашкин Д. А., Кашковский В. В. *Tetraonchus alaskensis* Price, 1937 и его эпизоотическое значение.— Паразитология, 1977, т. 11, вып. 3, с. 247—251.
- Соломатова В. П. Триенофороз лососевых при индустриальных методах выращивания: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. Л., 1979, с. 103—104.
- Соломатова В. П., Лузин А. В. Гиродактилоз карпов в садках хозяйств на сбросных водах Каспийской ГРЭС и некоторые вопросы биологии *Gyrodactylus katharineri*.— В кн.: Исследования моногеней в СССР. Материалы Всесоюз. симпозиума по моногенам. Л., 1977, с. 153—158.
- Стрелков Ю. А. Особенности заболеваний рыб при выращивании в индустриальных хозяйствах и их профилактика: Тез. докл. совещания по проблеме «Научные основы и перспективы рыбоводства в садках и бассейнах». Тула, 1978, с. 64—65.
- Bylund G. Paogenetic effects of a diphilobothriid plerocercoid on its host fishes.— Commentationes biological 1972, N 58, p. 3—11.

Популяционные исследования гельминтов и их значения для решения практических задач рыбоводства на внутренних водоемах

В. А. Ройтман

Лаборатория гельминтологии АН СССР, Москва

Изучение популяционной биологии гельминтов в естественных водных биоценозах включает комплекс проблем, решение которых тесно связано с практическими задачами рыбоводства на внутренних водоемах. Наиболее реально в настоящее время говорить о задачах популяционной биологии гельминтов применительно к озерным биоценозам или экосистемам, поскольку в большинстве случаев собранные по этим вопросам фактические материалы и сделанные на основании их анализа обобщения касаются водоемов озерного типа.

Круг задач популяционных исследований очень широк, и решение их необходимо для дальнейшего совершенствования методов борьбы с гельминтозами рыб.

В задачи популяционных исследований входит изучение групповых особенностей особей, т. е. адаптивных норм той или иной группировки индивидуумов как ответа на воздействие внешней среды и давления естественного отбора. Свойства группы, хотя и являются интегрированным выражением индивидуальных свойств особей, но не сводятся к таковым, так же как они не могут отражать полностью свойства вида в целом. Известно, что популяция обладает рядом признаков — плотностью (численностью), рождаемостью, смертностью, размерно-возрастной структурой, ареалом, темпом размножения и роста и др. Именно эти показатели внутривидовых группировок и должны составлять предмет исследований популяционной биологии организмов, в частности гельминтов. Кроме того, популяции паразитов и их внутрипопуляционные группировки в природных условиях находятся во взаимодействии с популяциями хозяев разных категорий и других гидробионтов. Характер этих связей важен для поддержания структуры и численности популяции паразитов. Это тоже один из основных предметов популяционных исследований.

Для паразитологов четкое представление о границах популяции, ее структуре, связях отдельных внутрипопуляционных группировок особей имеют немаловажное значение. Развитие теоретической базы популяционной биологии паразитов — одна из основ дальнейшего прогресса паразитологии. К тому же изучение популяций — не абстрактная теоретическая задача, так как

разработка четких позиций в отношении трактовки понятия популяции у паразитов неразрывно связано с изучением динамики ее численности, познанием закономерностей количественных изменений популяции во времени и пространстве. А это уже надежная основа для выявления особенностей эпизоотологии паразитарных заболеваний, реальной оценки паразитологической ситуации водоемов или территорий, т. е. прогнозирования этих процессов.

В паразитологической литературе и публикациях по свободноживущим организмам в понятие популяции вкладывается разное содержание в зависимости от группы организмов, с которой имеет дело тот или иной исследователь, методики и целей исследования внутривидовых группировок. Мацко [Мацко, 1977] привел большой перечень значений термина «популяция», насчитывающий около 70 смысловых понятий, употребляемых в биологической литературе. Понятно, что при таком многообразии и разное трактовки этого термина оперировать им при конкретных исследованиях невозможно. Прав Мацко, призывая вернуться к первоначальной трактовке понятия популяция «как элементарной единицы эволюции», предложенной Четверяковым. Эта идея не нова, именно так рассматривают популяцию большинство биологов-эволюционистов. Популяция является носителем генофонда вида, особи, ее составляющие должны обладать той или иной степенью панмиксии, достаточно долгое время населять определенное пространство. Популяция обладает определенной плотностью (численностью), рождаемостью, смертностью, биологическим потенциалом, темпом роста и другими признаками.

Трудности трактовки понятия популяции у гельминтов и других паразитических животных естественны, поскольку паразиты принадлежат к разным систематическим группам, обладают разными типами размножения, морфофизиологической организацией (одно- или многоклеточные), структурой и численностью внутривидовых сообществ особей, распределением в популяциях хозяев и пространственным размещением в биоценозах.

Современные представления о популяции у паразитических организмов основаны на признании наличия сложной иерархической системы различных группировок особей, функционально не однозначных для поддержания гомеостаза популяции, способности особей скрещиваться (панмиксия) существовать самостоятельно неограниченно долгое время, обладать численностью, занимать определенную территорию. Так же как популяции у свободноживущих животных, популяции паразитов — элементарные единицы существования вида, «плацдарм» эволюционных изменений. Такую трактовку популяции у паразитов принимают немало специалистов. В наиболее интегрированном виде определение популяции у гельминтов дана Мацко [1979]: «Популяция гельминтов — элементарная эволюционная структура сообщества одного вида, которое обладает специфичным интегрированным генетическим пулом и которая эволюирует в совместных

симфизиологических связях с популяцией хозяина или более или менее симпатрическими популяциями различных видов дефинитивных, промежуточных, паратенических или других категорий хозяев в сравнительно постоянных условиях, обеспечивающих особям популяции возможность скрещивания и размножения, которые могут совершаться или в хозяине, или во внешней среде, а также последовательную реализацию всеми стадиями развития непрерывного успешного прохождения жизненного цикла». В основе этого определения лежат взгляды на популяцию у паразитов В. Н. Беклемишева [1951, 1959, 1960], которые использовались и другими исследователями при разработке понятия популяции у паразитов [Бауер, Лопухина, 1973, 1977; Ромашов, 1973, 1977; Кеннеди, 1978; Бауер, 1980; Бреев, 1980; Kennedy, 1975; Маско, 1979, и др.].

Кеннеди [1978] уточняет, что популяция паразита — это совокупность всех особей того или иного вида паразита, находящаяся на определенной территории, независимо от того, ведут ли некоторые особи в данный момент свободный образ жизни или находятся в (на) организме хозяина. Это добавление весьма существенно, так как нередко под популяцией гельминтов понимается совокупность особей в организме хозяев без учета особей червей, находящихся во внешней среде (включая яйцепroduкцию). Отсюда возникали трудности с определением границ популяции, ее структуры, оценки одного из ее важнейших признаков — численности и характеризующих ее показателей (рождаемости, смертности, плодовитости). Это также служит препятствием для понимания механизмов динамики численности популяций, не позволяя точно определить воздействие ценотических связей на эти процессы.

За последние годы сделано много попыток разработать схемы структуры популяции паразитов, вокруг этого вопроса развернулась довольно оживленная дискуссия. Основным момент этой дискуссии, принимать ли за популяцию группу особей паразита, находящихся в одном индивидууме хозяина какого-нибудь вида, или особей паразита во всех особях хозяев, или же все возрастные группировки особей (включая яйца) паразита, находящиеся как в хозяевах разной категории, так и во внешней среде. В ходе дискуссии возникла и терминологическая путаница.

В. Н. Беклемишев [1951] внутри популяций видов паразитов предложил различать субпопуляции, микропопуляции, гемипопуляции. К субпопуляциям В. Н. Беклемишев относил многочисленные сообщества особей, ареал которых занимает большую территорию или акваторию и в пределах которых они распространены неравномерно. Однако некоторые авторы [например, Esch et al., 1975, 1977] употребляют этот термин в смысле имажинальной эндомикропопуляции. Под микропопуляцией В. Н. Беклемишев подразумевал сообщества особей одного вида, населяющих существующие короткое время (эфемерные) микробиотопы, способных размножаться в них и погибающих при исчез-

новении микробиотопа. В. Н. Беклемишев предложил термин микропопуляция для характеристики внутрипопуляционных группировок у паразитических членистоногих (вши, пухоеды, клещи и т. п.), в течение всей жизни неотрывно находящихся на своих хозяевах, при этом последние обладают небольшой по площади территорией обитания (нора, гнездо и пр.). При этом в подобных биотопах обмен особями паразитов данного вида между хозяевами незначительный. Такая группа особей способна размножаться, поддерживать численность микропопуляции на определенном уровне в течение времени, пока существует биотоп.

У подавляющего большинства гельминтов, особенно со сложным циклом развития [фазовые паразиты, по Беклемишеву, 1951, 1959] — отдельные фазы жизненного цикла полностью или в различной степени разобщены друг от друга в пространстве и во времени (за немногим исключением, например, острицы, некоторые филярии); одни из них протекают в хозяевах, другие — в открытой внешней среде. Различна также и их продолжительность. На одних из них происходит размножение половым путем, на других имеет место партеногенез.

Среди паразитов, в том числе и гельминтов, имеются формы, обладающие типичным половым размножением (гамогенией), и формы, в размножении которых имеет место партеногенез. В первом случае при копуляции раздельнополых особей, например нематоды, мужская и женская половые клетки сливаются, образуя зиготу. Таким образом, раздельнополые паразиты могут свободно скрещиваться, образуя панмиктические популяции (менделевские), т. е. у составляющих популяцию особей отсутствуют препятствия к обмену генами. На такие организмы будет действовать движущая форма естественного отбора, направленная на отбор генов.

У самооплодотворяющихся форм гельминтов или иных групп паразитов, являющихся симультанными гермафродитами (большинство трематод, цестод), в онтогенезе которых участвуют партеногенетические поколения, потомство от одной особи обладает одинаковым генотипом. Эти особи будут составлять сообщество, каждый сочлен которого обладает адекватной наследственной основой. В этом случае популяция не является менделевской, особи ее изогенны и, как раньше представлялось, в этом случае отсутствует основа для действия естественного отбора. Однако было показано, что в такой популяции при отсутствии панмиксии могут проходить внутрипопуляционные процессы отбора и конкуренция между особями, в частности проявляться различные формы изменчивости признаков под давлением мутаций и являющихся материалом для действия естественного отбора [Тимофеев-Ресовский и др., 1973]. Известно, что у трематод, цестод, моногеней под влиянием организма хозяина возникают изменения морфологических и других признаков, и они, очевидно, и служат основой для действия той или иной формы естественного отбора. Полянский [Poljansky, 1978] отмечает, что адаптив-

ные и длительные модификации у паразитических простейших — форм с облигатным бесполом размножением — являются источником полиморфизма многих из них. У гельминтов, по-видимому, происходит то же самое, на что указывают данные Л. В. Анисеевой [1979] — по *Proteocephalus exiguus*, наши данные — по азиям [1977], Broek, De Jong [1979] — по *Asymphyloglora tincae* и др. Подвижность хозяев гельминтов способствует обмену особями паразитов, способствуя гетеротропности самих гельминтов. Все сказанное не позволяет признать наличие микропуляций как структурного элемента, в понимании В. Н. Беклемишева, в популяциях большинства видов гельминтов.

Вопрос о структуре популяции у гельминтов важен с методологической точки зрения [Ройтман, Казаков, 1977], так как от того или иного его решения зависит понимание предмета и приемов популяционных исследований гельминтов. Популяции любого вида, в том числе и паразитических животных, представляют собой не просто конгломерат отдельных особей на разных стадиях онтогенетического развития, а единую целостную иерархически сложную систему взаимосвязанных и взаимодействующих групп индивидуумов. Не признание какого-либо структурного звена в популяции, в первую очередь свободноживущих стадий паразитов, значит нарушить соподчиненность связей внутрипопуляционных элементов, расчленив частное и целое. Только совокупность признаков группы особей на различных стадиях их онтогенеза, независимо от того, протекают ли они в организме хозяина или во внешней среде, может дать истинное представление о структурных особенностях популяции, динамике ее численности, симфизиологических связях, а главное, исчерпывающе удовлетворить требованиям, характеризующим популяцию как элементарную эволюционную единицу.

Внутри популяций гельминтов в хозяевах или во внешней среде В. Н. Беклемишев выделил ряд группировок особей: гемипопуляции эмбрионов, личинок и имагинальных форм. Для внутрипопуляционных группировок особей сейчас предложено довольно много названий [Masko, 1979].

Esch, Gibbous, Bourque [1975], Esch, Hazen, Aho [1977] предложили считать все индивидуумы одного вида паразита внутри отдельной особи хозяина как инфрапопуляцию, а все особи данного вида паразита на всех стадиях развития во всех хозяевах как суперпопуляцию. Kisielewska [1970] обозначала такие группировки особей соответственно идиогостальной и сингостальной популяцией. Содержания многих работ последних лет указывают на то, что имагинальные гемипопуляции гельминтов принимаются как популяции в целом, а это вряд ли правомочно.

Очень важен принцип, лежащий в основе деления популяции на внутрипопуляционные группировки. Как правило, им является возрастная структура популяции. С. С. Шварц [1980] в книге «Экологические закономерности эволюции» писал: «Поддержание оптимальной возрастной структуры популяций — один из ос-

новых механизмов приспособления животных к конкурентным условиям среды их обитания». Поэтому наиболее естественны выделяемые возрастные группировки особей внутри популяций паразитов. Структура популяции — это интегрированное отражение типа онтогенеза, отдельные ее элементы должны обладать определенной функциональной ролью в поддержании гомеостаза популяции и вида в целом. Речь идет о нормах групповых адаптивных реакций, выработанных в процессе эволюции особями гельминтов на той или иной стадии их развития под влиянием воздействия факторов биотической и абиотической среды.

В последние годы с развитием интенсивного рыбоводства в естественных и искусственных водоемах с особой остротой стал вопрос об определении такого стандартного показателя инвазии рыб, который позволял бы достаточно надежно прогнозировать невозможность вспышки эпизоотии при отсутствии клинического проявления патологического воздействия паразитов на хозяина. С точки зрения популяционной биологии это означает прежде всего определение такого уровня численности паразита, которая не оказывала бы заметного влияния на численность популяции хозяина, и система паразит—хозяин находилась бы в состоянии сбалансированного равновесия.

Попытки подойти к решению этого вопроса путем сравнительного анализа абсолютных значений показателей экстенсивности и интенсивности инвазии приводят к субъективным оценкам зараженности рыб. При этом возникают разногласия в количественной оценке таких характеристик. Фактические материалы по экологии гельминтов и взаимоотношениях в системе паразит—хозяин указывает, что решение данного вопроса возможно при изучении популяционной биологии паразитов, в первую очередь, динамики их численности [Федоров, Ласкин, 1980].

К. А. Бреев [1972, 1976, 1980], много сделавший для популяризации популяционного подхода в изучении паразитов и разработки количественных методов как инструмента познания уровней и динамики численности популяций паразитических организмов, неоднократно подчеркивал, что биологические методы борьбы с паразитами должны основываться на результатах работ, характеризующих динамику численности возбудителей на фоне сложных воздействий факторов среды. К. А. Бреев усматривает перспективы развития методов биологической борьбы в изыскании средств регулирования численности популяций паразитов на заданном оптимальном в экономическом отношении уровне при минимальном внедрении в ценотические взаимоотношения компонентов биоценозов, т. е. при исключении резких неблагоприятных сдвигов природной среды.

К сожалению, еще весьма мало сделано в отношении изучения динамики численности популяции гельминтов и других паразитических организмов, инвазирующих рыб пресных естественных и искусственных водоемов.

Работ, в которых анализируются причины колебаний показателей экстенсивности и интенсивности инвазии рыб в зависимости от какого-либо фактора среды, достаточно много, они нужны и важны для понимания механизмов и причин закономерностей колебаний численности паразитов, но далеко не исчерпывают истинных задач изучения динамики численности популяций.

В 1973 г. О. Н. Бауер, А. М. Лопухина в кратком виде изложили некоторые теоретические аспекты этой проблемы в отношении гельминтов. В уже упоминавшихся работах К. А. Бреева приведены методические приемы определения численности популяций некоторых видов гельминтов, в частности характер распределения плероцеркоидов *Digamma interrupta* в популяции серебряного карася одного байкальского озера. С. А. Безуглов [1978] приводит данные о динамике инвазии *Bithynia inflata* церкариями трематод, главным образом *Opisthorchis felineus* в Западной Сибири. Е. И. Иешко [1979] изучил структуру популяции и динамику численности моногеней *D. sagittata* и *Diplozoon homoiom*, Пронин и др. [1979а, б] — гемипопуляции плероцеркоидов *Diphyllobotrium dendriticum*.

Значительно полнее, методически разностороннее разрабатываются вопросы динамики численности гельминтов зарубежными специалистами, среди которых выделяются работы английских паразитологов [Paling, 1965; Kennedy, 1968, 1970, 1971; Kennedy Hine, 1969; Chubb, 1971; Pennycuik, 1971a, b; Anderson, 1974a, b, 1976a, b, 1978a, b, c, 1980; Anderson Whitfield, 1975; Kennedy et al., 1976; Anderson, Whitfield, Mills, 1977; Anderson, May, 1978; Anderson, Whitfield, Dobson, 1978]. В этих работах затрагиваются разные аспекты популяционной биологии гельминтов, но одним из главных их направлений является разработка теоретических проблем динамики численности, причем ее изучение ведется на обширном специально собранном материале, а обработка полученных данных с применением сложных математических методов и моделирования.

Численность или плотность — один из важнейших свойств популяции как свободноживущих, так и паразитических организмов. Оценка численности популяции представляет сложную теоретическую задачу, но от ее решения зависит правильное понимание течения эпизоотологического процесса при гельминтозах, определения «безопасного» уровня инвазии, составление долгосрочных прогнозов эпизоотической ситуации в водоемах. Численность популяции гельминтов, так же как и ее структура, не остаются постоянными во времени. Ее изменения зависят от воздействия комплекса абиотических и биотических факторов. Характер этих изменений может быть различным, в одних случаях они могут носить временный, случайный характер, в других — стабильный, закономерно повторяющийся на протяжении достаточно долгого периода времени. Эту вторую категорию изменений будут характеризовать непрерывный процесс смены поколений во времени, т. е. они будут отражать собственно дина-

мику численности популяции вида. Плодовитость, рождаемость, смертность, темп роста, распределение в популяции хозяев — те основные параметры, которые обуславливают динамику численности популяции гельминтов. Эти связанные между собой сложными зависимостями параметры определяются видовыми особенностями гельминтов. Именно изучение на спонтанном и экспериментальном материалах данных свойств популяции, их значения в отдельности для поддержания численности и механизмов взаимосвязи между ними составляют содержание исследований по динамике численности гельминтов.

В естественных озерных биоценозах редко регистрируются эпизоотии гельминтозов рыб. О. Н. Бауер, Е. И. Змерзлая [1972] сообщают о массовой гибели леща в озерах Псковской области от рафидаскариоза, Д. А. Размашкин и др. [1975] — о тетраонхозе сиговых в сорах р. Оби. Значительный отход вызывают гельминты и другие паразиты среди молоди рыб, иногда до 50% [Лонухина и др., 1973; Kozicka, 1959; Grabda, Kozicka, 1961]. В теоретическом плане эпизоотии можно рассматривать как следствие взаимодействия между популяциями паразитов и таковыми хозяев, при которых численность возбудителя достигает такого уровня, что его популяция способна подавить или преодолеть защитные адаптации популяции партнера по системе, т. е. изменить регулирующие механизмы. Превышение порового уровня численности и дальнейший рост популяции паразита приводит к нарушению первоначально устойчивого состояния системы. Но поскольку такая система оказывается неустойчивой, различные факторы будут воздействовать на численность популяции гельминта, стремясь вернуть систему к исходному динамическому равновесию. Одним из таких факторов служит смертность среди особей популяции хозяина, которая по понятным причинам приведет к резкому снижению численности гельминтов.

Исследования May [1979], May, Anderson [1979] по теории динамики паразитарных заболеваний на основе построения моделей показали, что при заболеваниях, вызываемых паразитами со сложным циклом развития, необходимо учитывать структуру популяций хозяев всех категорий, участвующих в жизненном цикле, разнокачественность особей в популяции хозяев по зараженности, восприимчивость и степень иммунности. Интересен вывод авторов о том, что, если численность хозяев находится ниже порового уровня, то болезнь не возникает.

Работы в этом направлении сулят вполне определенные перспективы для получения тестов «благополучия» или «неблагополучия» водоемов по гельминтным заболеваниям.

Одной из причин, тормозящих углубленное изучение динамики численности гельминтов, как мне кажется, является чрезвычайно скудные сведения о плодовитости гельминтов, методах ее изучения. Нет ясности в терминологии, используемой при характеристике плодовитости.

Кеннеди [1978] отмечает, что точные оценки плодовитости паразитов получить трудно. Приводимые им примеры характеризуют плодовитость гельминтов наземных животных, а для водных животных аналогичные сведения Кеннеди не приводит. Никое-какие данные по плодовитости, а вернее яйцепroduкции гельминтов рыб в литературе имеются. Так, известно, что одна стро-била *Triaenophorus nodulosus* способна продуцировать около 1,7 млн. яиц, *Bunodera lucioperca* в среднем содержит 500 яиц [Ляйман, 1940; Черткова, 1965], *Ph. angullatum* — от 800 до 1,5 яиц [Маштаков, 1979; наши наблюдения]. Продуктивность может колебаться в зависимости от разных причин, но в среднем ее показатели должны быть близкими у особей в пределах одной популяции. Очевидно, темп и сроки откладки яиц или выделения личинок во внешнюю среду при равных температурных и прочих условиях также должны быть схожими. Lester, Adams [1974] показали, что у 20 генераций *Gyrodactylus alexanderi* первая дочерняя особь отраждалась через 1,6 дня без перекрестного оплодотворения (максимальная продолжительность жизни при 15° — 28 дней, при 7° — 71 день). Данные о плодовитости, темпе и сроках откладки яиц и эмиссии личинок другими видами гельминтов свидетельствуют, что продуктивность есть стабильный признак популяции. Плодовитость — приспособительный ответ вида на смертность.

П. Г. Ошмарин [1979] считает, что под плодовитостью гельминта следует понимать число инвазионных элементов, производимых гельминтом в течение всей жизни. Интенсивность выделения инвазионных элементов — число яиц или личинок, производимых гельминтами независимо от способа размножения в единицу времени. Hairstone [1965], Херстон, Яховски [1968] указывали на необходимость получения количественных оценок воспроизводства и выживаемости паразита на всех стадиях их жизненного цикла, что ими весьма доказательно было сделано при анализе динамики численности популяций шистосом и вухерерий. Исходя из полевых и экспериментальных наблюдений, Hairstone [1965] вычислил таблицы выживаемости шистосом, паразитирующих у человека. Подобная работа в отношении гельминтов рыб не проделана, а нужда в ней, конечно, большая. От числового фактора заражения, по терминологии П. Г. Ошмарина [1979], «число инвазионных элементов гельминтов в открытой внешней среде или в предыдущем хозяине, определяющее возможность и степень заражения ими последующего хозяина», зависит от интенсивности процесса инвазии хозяев.

Известно, что заражение хозяев подчиняется стохастическим, вероятностным закономерностям, но в то же время в онтогенетическом плане инвазия хозяина обязательна. Теоретически это означает, что каждый инвазионный элемент паразита сохраняет равные шансы попасть в хозяина и в то же время каждая особь в популяции хозяина обладает одинаковой возможностью инвазироваться паразитом. Отражением вероятностного характера

процесса инвазии служат экстенсивность и интенсивность инвазии. индекс обилия (математическое ожидание) — показатели, которым широко пользуются как для оценки численности популяции гельминтов, так и определения эпизоотической значимости возбудителя и даже эффективности антигельминтных мероприятий. Эти показатели сильно зависят от размеров выборки, используемой в конкретном исследовании. Неправильно взятая выборка может существенно исказить истинные значения полученных количественных данных.

Osslander, Wedermeyer [1973] провели расчеты по определению необходимого числа рыб (объем выборки) с определенной экстенсивностью инвазии, позволяющего обнаружить хотя бы один зараженный экземпляр в популяции рыб. Чтобы обнаружить не менее одного зараженного экземпляра в естественной популяции рыб, численность которой более 1 млн. особей при инвазированности особей в выборке 10%, нужно исследовать не менее 30 рыб, при уровне инвазии 2% — не менее 150, при 0,5% — не менее 600 рыб. Эти цифры отражают лишь возможность зарегистрировать факт наличия инвазии каким-либо паразитом в данной популяции или группировке рыб. Но эти данные недостаточны для вычисления процента зараженности. Osslander, Wedermeyer установили очень низкую точность процента заражения рыб при обследовании выборки из 15 экз. Если один экземпляр хозяина из такой выборки оказался инвазированным, то это составит 6,6% от числа обследованных рыб, и значение удвоенной ошибки при уровне достоверности 0,95 достигнет $\pm 12,8\%$. Другими словами, при экстраполяции полученных данных на всю популяцию ее действительная зараженность при том же пороге достоверности составит $6,6 \pm 12,8\%$, т. е. будет колебаться от 0 до 19,4%. В случае 9 зараженных рыб из 15 обследованных значение двойной ошибки составит $\pm 25,2\%$, т. е. экстенсивность инвазии будет колебаться от 34,8 до 85,2%. Математические методы позволяют установить то количество рыб, обследование которых обеспечивало бы высокую точность значений экстенсивности инвазии, т. е. значения удвоенной ошибки были бы низкими. Такой выборкой (приблизительно) является 10 тыс. экз. ($M = \pm 0,9—1,6\%$). В практической работе получить такую выборку рыб вряд ли возможно. Более или менее пригодной для целей популяционной биологии можно признать выборку в 100 экз., при которой диапазон удвоенной ошибки колеблется от ± 2 до $\pm 10\%$.

К. А. Бреев [1976] акцентировал внимание на необходимости правильного определения размеров выборки при определении количественных показателей инвазии популяции хозяина и динамике численности самих гельминтов. Методы, предлагаемые им для определения размеров выборки, основаны на ряде допущений, в первую очередь, что выборочные сведения независимо от типа распределения в исходных генеральных совокупностях всегда будут распределены нормально, т. е. подчиняются зако-

номерностям нормального распределения. Однако в природных условиях распределение гельминтов в хозяине или в хозяевах имеет в большинстве случаев перерасеянный характер, т. е. в небольшом числе особей хозяина сосредотачивается наибольшее число особей паразита. Бреев указывает, что это обстоятельство наряду с другими затрудняет определение минимальных объемов выборки вследствие недостаточной разработки математических методов определения выборки при перерасеянных дискретных распределениях.

Anderson [1977] при построении теоретической модели зараженной популяции хозяев, основанной на функциональных взаимоотношениях между естественным коэффициентом роста популяции хозяина и паразитарным давлением на эту популяцию, показал, что свёрхрасеянное число паразитов по хозяевам наряду с нелинейной взаимосвязью между коэффициентом смертности хозяев и паразитарным давлением, увеличивает регуляторную роль паразитов и вызывает стабилизацию популяционных взаимодействий.

Следовательно, для оценки численности популяции паразитов помимо обычно приводимых показателей необходимо отражать характер распределения частных значений численности, т. е. совокупности вероятностей появления каждого их частного значения. Для практических целей безусловно важно знать роль группы особей популяции хозяина, содержащих большое число особей паразита, в поддержании численности популяции паразита и ее влияние на интенсивность процесса инвазии. Такие данные представляют интерес и для определения размерно-возрастных групп рыб, содержащих наибольшее число паразитов, при селективных отловах, проводимых в профилактических целях. Очевидно, что это должно повысить эффективность этого мероприятия, сберечь часть облавливаемой популяции рыб.

Высказанные в сообщении положения не исчерпывают всех аспектов изучения популяционной биологии гельминтов в водных биоценозах и реализации их результатов для решения актуальных задач борьбы с инвазионными заболеваниями рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Аникеева Л. В. Модификационная изменчивость цестод *Proteocephalus exigentus*.— В кн.: VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. Ленинград, сент. 1979 г.: Тез. докл. Л.: Наука, 1979, с. 10—11.
- Бауер О. Н. Популяционная экология паразитов рыб, состояние и перспективы.— Паразитол. сб., 1980, т. 29, Л.: Наука, с. 24—34.
- Бауер О. Н., Змерзлая Е. И. Рафидаскариоз леща в озерах Псковской области и меры борьбы с ними.— Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 80, с. 114—122.
- Бауер О. Н., Лопухина А. М. Популяция и динамика ее численности у гельминтов.— В кн.: 11-е совещ. по паразитол. проблемам, 12—15 дек. 1973 г. Тез. докл. Л., 1973, с. 55—59.
- Бауер О. Н., Лопухина А. М. Популяция и динамика ее численности у гельминтов.— Паразитол. сб., Л.: Наука, 1977, т. 27, с. 169—180.
- Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1951, т. 56, вып. 5, с. 3—30.

- Беклемишев В. Н. Популяция и микропопуляция паразитов и нидиколов.— Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 8, с. 1128—1137.
- Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций.— Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960, т. 65, вып. 2, с. 41—50.
- Безр С. А. Взаимоотношения паразит — хозяин в системе моллюск — трематода.— Успехи соврем. биологии, 1978, т. 86, вып. 1(4), с. 143—153.
- Бресв К. А. Применение негативного биноминального распределения для изучения популяционной экологии паразитов.— В кн.: Методы паразитологических исследований. Л., 1972. 70 с.
- Бресв К. А. Применение математических методов в паразитологии.— Изв. ГосНИОРХ, 1976, т. 105, с. 109—125.
- Бресв К. А. Новые аспекты методологии борьбы с паразитами в связи с проблемой охраны среды.— Паразитол. сб. Л.: Наука, 1980, с. 5—13.
- Иешко Е. П. Популяционные особенности биологии моногеней родов *Discocotyle* и *Diplozoon* в озерах Северной Карелии.— В кн.: VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. Ленинград, сент. 1979 г.: Тез. докл. Л.: Наука, 1979, с. 42—43.
- Иешко Е. П. О популяционном подходе к изучению моногеней (*Discocotyle*, *Diplozoon*, *Discocotylidae*).— Зоол. журн., 1980, т. 59, № 4, с. 617—620.
- Кеннеди К. Экологическая паразитология. М.: Мир. 1978. 230 с.
- Лопухина А. М., Стрелков Ю. А., Чернышева Н. Б., Юнчис О. Н. Метод определения влияния паразитов на численность молоди рыб в озерах.— Паразитология, 1973, т. 3, вып. 3, с. 270—274.
- Ляйман Э. М. Новые данные по жизненному циклу сосальщиков *Bunodera liscipercae* (O. F. Muller).— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1940, № 3—4, с. 173—180.
- Маштаков А. В. Гельминты промысловых рыб Горьковского водохранилища и сезонная динамика численности дактилогирид: Дис. канд. биол. наук. М.: МГУ, 1979.
- Ошмарин П. Г. Числовой и экологический факторы заражения животных гельминтами.— Экологическая и экспериментальная паразитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1979, вып. 2, с. 154—165.
- Пронин Н. М., Некрасов А. В., Егоров В. Г., Пронина С. В. Вопросы популяционной экологии лентеца чаек в Чивыркуйском заливе оз. Байкал.— Пробл. экол. Прибайкалья (Тезисы докл. к республик. совещанию). IV Популяционные аспекты экологии. Иркутск, 1979а, с. 91—92.
- Пронин Н. М., Пронина С. В., Тельнов В. П., Тугарина П. Я. Особенности эндопопуляции плероцеркоидов *Diphyllobothrium dendriticum* и взаимоотношения их с тканями рыб оз. Хубсугул.— Пробл. экол. Прибайкалья (Тез. докл. к республик. совещанию). Секция I. Иркутск, 1979б, с. 221—223.
- Размашкин Д. А., Кашковский В. В., Осипов А. С. и др. О тетраонхозе сиговых рыб в бассейне р. Оби.— Тр. Уральск. отд. Сиб. НИИ и проектно-конструкт. ин-та рыб. хоз-ва, 1975, т. 9, ч. 2, с. 36—37.
- Ройтман В. А., Казаков Б. Е. Некоторые аспекты изучения морфологической изменчивости гельминтов (на примере трематод рода *Azygia*).— В кн.: Цестоды и трематоды. Морфология, систематика и экология. М.: Наука, 1977, с. 110—129.
- Ромашов В. А. Популяции гельминтов на примере специфичных гельминтов речных бобров.— В кн.: Рациональное использование запасов речного бобра в СССР (Тез. докл. 5-го Всесоюз. совещ. по бобру). Воронеж, 1973, с. 113—116.
- Ромашов В. А. О внутривидовых единицах у гельминтов.— В кн.: Экология гельминтов. Ярославль, 1977, вып. 1, с. 79—85.
- Ромашов В. А. О внутривидовой структуре вида. I Всесоюз. съезд паразитологов (Полтава, сент. 1978): Тез. докладов. Киев: Наукова думка, 1978, ч. 2, с. 58—59.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Готов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
- Федоров К. П., Ласкин Б. Ф. Автоматизированная обработка гельминтологических материалов. Новосибирск: Наука, 1980, с. 68—71.

- Херстон М., Яховский Л. Анализ популяции *Wuchereria bancrofti* у жителей Восточный Самоа.— Бюл. Всемирн. орг. здравоохран., 1969, т. 38, № с. 30—59.
- Черткова Л. П. Распространение трематоды *Bunodera luciopercae* у рыб по московских водоемов.— В кн.: Материалы к науч. конф. ВОГ. М., 196 ч. 1, с. 271—274.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277
- Anderson R. M. Mathematical models of host-helminth interactions.— In: Ecological stability/Ed. M. B. Usher, M. H. Williamson. L.: Chapman and Ha 1974a, p. 43—70.
- Anderson R. M. Population dynamics of the esstode *Caryophyllaeus latice*, (Pallas, 1781) in the bream (*Abramis brama* L.).— J. Anim. Ecol., 1974 vol. 43, p. 305—321.
- Anderson R. M. Dynamic aspects of parasite population ecology.— In: Ecologic aspects of parasitology/Ed. C. R. Kennedy. Amsterdam; Oxford: Elsevier Press, 1976a, p. 431—462.
- Anderson R. M. 1976. Seasonal variation in the population dynamics of *Caryophyllaeus laticeps*.— Parasitology, 1976b, vol. 72, p. 281—305.
- Anderson R. M. Population dynamics of snail infection by miracidia.— Parasitology, 1978a, vol. 77, N 2, p. 201—224.
- Anderson R. M. The influence of parasitic infection on the dynamics of host population growth.— In: Pop. Dyn. 20th Symp. Brit. Ecol. Soc. London, 1978 Oxford etc., 1978b, p. 245—281.
- Anderson R. M. The regulation of host population growth by parasitic species.— Parasitology, 1978c, vol. 76, N 2, p. 119—157.
- Anderson R. M. Depression of host population abundance by direct life cycle macroparasites.— J. Theor. Biol., 1980, vol. 82, N 2, p. 281—311.
- Anderson R. M., May R. M. Regulation and stability of host parasite population interactions. I. Regulatory processes.— J. Anim. Ecol., 1978, vol. 47, N 1 p. 239—247.
- Anderson R. M., Whitfield P. J. Survival characteristics of the free-living cercarial population of the ectoparasite digenean *Transversotrema patialense* (Soporker, 1924).— Parasitology, 1975, vol. 70, p. 295—310.
- Anderson R. M., Whitfield P. S., Dobson A. P. Experimental studies of infection dynamics: Infection of the definitive host by the cercariae of *Transversotrema patialense*.— Parasitology, 1978, vol. 77, p. 189—200.
- Anderson R. M., Whitfield P. J., Mills C. A. An experimental study of the population dynamics of an ectoparasitic digenean, *Transversotrema patialense*: The cercarial and adult stages.— J. Anim. Ecol., 1977, vol. 46, N 2, p. 555—580.
- Anderson R. M., Whitfield P. J., Dobson A. P., Keymer A. E. Concomitant predation and infection processes: An experimental study.— J. Anim. Ecol., 1978, vol. 47, N 9, p. 891—911.
- Broek E. van den, Jong N. de. Studies on the life cycle of *Asymphylogora tincae* (Modeer, 1790) (Trematoda: Monorchidae) in a small lake near Amsterdam. Pt I. The morphology of various stages.— J. Helminthol., 1979, vol. 53, N 1, p. 79—89.
- Chubb I. C. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Pt 1. Monogenea.— Adv. Parasitol., 1971, vol. 15, p. 133—199.
- Esch G. W., Gibbons J. W., Bourque J. E. An analysis of the relationship between stress and parasitism.— Amer. Midl. Natur., 1975, vol. 93, p. 339—353.
- Esch G. W., Hazen T. C., Aho J. M. Regulation of Parasite populations/Ed. G. W. Esch. N. Y. etc.: Acad. Press, 1977, p. 9—62.
- Grabda E., Kozička J. Parasitological problems of Polish fishery.— Wiad. parazytol., 1961, vol. 7, f. 4/6, s. 795—801.
- Hairstone N. G. On the mathematical analyses of schistosome populations.— Bull. WHO, 1965, vol. 33, p. 45—62.
- Kennedy C. R. Population biology of the cestode *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas, 1781) in Lake, *Leuciscus leuciscus* L. of the river Avon.— J. Parasitol., 1968, vol. 54, p. 538—543.

- Kennedy C. R. The population biology of helminths of British freshwater fish.— In: Aspects of fish parasitology: 8th Symp. Brit. Soc. Parasitol., London, 1969. Nov. 7/Ed. A. E. Taylor, R. Muller. Oxford: Blackwell Sci Publ., 1970, p. 145—159.
- Kennedy C. R. The effect of temperature upon the establishment and survival of the cestode *Caryophyllaeus laticeps* in orfe, *Leuciscus idus*.— Parasitology, 1971, vol. 63, p. 59—66.
- Kennedy C. R., 1972. Parasite communities in freshwater ecosystems.— In: Clarke R. B., Wootton E. G. Essays in Hydrobiology U. K.: Univ. Exeter Press, 1972, p. 53—68.
- Kennedy C. R. The effect of temperature and other factors upon the establishment and survival of *Pomphorhynchus laevis* (*Acanthocephala*) in Goldfish *Carassius auratus*.— Parasitology, 1972, vol. 65, p. 283—294.
- Kennedy C. R. Ecological animal parasitology. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1975, vol. IX, p. 163.
- Kennedy C. R. The natural history of Slapton Ley nature reserve. VIII. The parasites of fish, with special reference to their use as a source of information about the aquatic community.— Field Stud., 1978b, vol. 4, N 2, p. 177—189.
- Kennedy C. R. Reproduction and dispersal.— In: Ecological aspects of parasitology/Ed. C. R. Kennedy. Amsterdam: North Holland Publ. Co., 1976, p. 143—160.
- Kennedy C. R. The regulation of fish parasite populations.— In: Regulation of parasite populations. N. Y. etc., 1977, p. 63—109.
- Kennedy C. R., Burroughs R. The population biology of two species of eyefluke *Diplostomus gasterostei* and *Tylodelphys clavata*, in perch.— J. Fish Biol., 1977, vol. 11, N 6, p. 619—633.
- Kennedy C. R., Broughton P. F., Hine P. M. The sites occupied by the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis* in the alimentary canal of fish.— Parasitology, 1976, vol. 72, p. 195—206.
- Kennedy C. R., Hine P. M. Population biology of the cestode *Proteocephalus torulosus* (Bath) in dace *Leuciscus leuciscus* (L.) of the river Avon.— J. Fish Biol., 1969, vol. 1, p. 209—219.
- Kisielewska K. On the theoretical foundations of parasitology.— Bull. Acad. pol. sci., serie des sciences biologiques, 1970, vol. XVIII, N 2, p. 103—106.
- Kozicka J. Diseases of fishes of Druzno lake.— Acta parasitol. pol., 1959, vol. 7, p. 1—72.
- Lester R. J., Adams J. R. *Gyrodactylus alexanderi*: reproduction, mortality and effect on its host *Gasterosteus aculeatus*.— Canad. J. Zool., 1974, vol. 52, N 7, p. 827—833.
- Macko J. K. Expression used in relation to the concept population. Appendix to the paper: III. Some problems of species.— Biologia (CSSR), 1977, sv. 32, N 11, s. 905—910.
- Macko J. K. Population and classification of interpopulation units of helminths.— Folia parasitol., 1979, vol. 26, N 3, p. 201—219.
- May R. M. Dynamical aspects of host—parasite associations: Crofton's model revisited.— Parasitology, 1977, vol. 75, N 3, p. 259—276.
- May R. M., Anderson R. M. Population biology of infectious diseases Pt II.— Nature, 1979, vol. 280, N 2262, p. 455—461.
- Ossiander F. J., Wedermeyer G. Computer program for sample sizes required to determine disease incidence in fish populations.— J. Fish. Res. Board Canada, 1973, vol. 30, p. 1383—1384.
- Paling J. The population dynamics of the monogenean gill parasite *Discocotyle saghihafa* leuckart on Windermere front *Salmo trutta* L.— Parasitology, 1965, vol. 55, p. 667—694.
- Pennycuik L. Frequency distribution of parasites in a population of three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L. of different sex age and size with particular reference to the negative binomial.— Parasitology, 1971a, vol. 63, p. 389—406.

Pennycuik L. Quantitative effects of three species of parasites on a population of three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*.— J. Zool., London 1971b, vol. 165, p. 143—162.

Poljansky G. I. Genetical aspects of the species problem in parasitic *Protozoa*. In: 4th Intern. Congr. Parasitol. Warszawa, 1978, Short commun. S. A. S. 1., 1978, p. 83—84.

УДК 576.896

Инвазионные и инфекционные процессы у рыб при токсическом воздействии

Б. А. Флеров, В. Р. Микряков, Б. И. Куперман

Институт биологии внутренних вод АН СССР, Борок, Ярославская обл.

Токсический фактор стал неотъемлемым фактором внешней среды. Выявление неблагоприятных воздействий токсических веществ на гидробионтов — одна из задач водной токсикологии. Несмотря на достигнутые успехи в этом отношении, некоторые стороны вредного действия токсикантов у водных животных и сих пор практически не изучаются. Это касается важного вопроса — влияния токсикантов на течение инфекционных, инвазионных процессов, на восприимчивость рыб к инфекции и инвазии. Известные патологи рыб [Liebmann, 1966; Snieszko, 1974] лишь предполагают, что токсические вещества, тормозя иммунологические или другие защитные механизмы, способствуют возникновению и более тяжелому протеканию болезней. В трех работах показано отрицательное влияние токсикантов. Фенол в сублетальной концентрации 12,5 мг/л, применяемый в течение двух месяцев, угнетал антителообразование у карпов [Гончаров, Микряков, 1970]. При концентрации метил-ртути, меди, их смеси, 10 раз меньшей 96-часовой LC_{50} , отмечалось заметное уменьшение антителообразования у гурами (*Trichogaster trichopterus*) антигену вирусной природы, а антителообразования к бактериальному антигену вовсе не происходило [Roales, Perlmutt, 1977]. У креветок, содержавшихся в течение месяца в 3—5 мкг Ароклора, в гепатопанкреасе обнаружен бакуловирол и сопутствующие ему многогранные, видимые в световом микроскопе включения в значительно большем количестве, чем у контрольных особей.

Несколько работ посвящены влиянию зараженности паразитами на устойчивость рыб к токсическим веществам [Перевощенко, Давыдов, 1974; Pascoe, Cram, 1977; Guth, Blankespoor, Cairns, 1977]. В условиях непрерывного протока растворов кадмия (0,5—5,0 мг Cd л⁻¹) определялся медианный период времени выживания трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, инвазированной и неинвазированной плероцеркоидами цестод *Schistocephalus solidus*. Время выживания первой было значительно короче [Pascoe, Cram, 1977]. Изучалось влияние искусственно заражения *Schistosomatium douthitti* и *Trichobilharzia* sp. 1

окислорезистентность *Lymnaea stagnalis* к цинку. Устойчивость в растворах токсиканта 24 и 75 мг/л, определяемая через 12 и 23 дня после заражения, снижалась более сильно при инвазии *Trichobilharzia* sp. Этот эффект проявлялся сильнее через 23 дня, чем через 12, и при большей концентрации цинка [Guth, Blankespoor, Cairns, 1977].

Сопротивляемость к цинку у неполовозрелых особей *Oncochynchus nerka*, зараженных *Eubothrium salvelini*, падает. Время гибели 50% интактных и инвазированных рыб в растворе 1 мг/л соответственно составляло 52,8 и 39,4 м [Boyce, Jamada, 1977].

Цель настоящей работы продемонстрировать экспериментальные данные, полученные в Лаборатории физиологии и паразитологии пресноводных животных ИБВВ АН СССР по влиянию токсических веществ (прежде всего пестицидов) на восприимчивость и течение инвазионных и инфекционных процессов у рыб.

Материал и методы

Изучалось влияние токсикантов на восприимчивость карпов — сеголеток и половозрелых гуппи — к ихтиофтириозу, годовиков карасей и карпов к дактилогирозу и окуней-сеголеток к заражению ленточными червями *Triaenophorus nodulosus*. В качестве инфекционного процесса была выбрана широко распространенная болезнь — аэромоноз. Подопытные объекты — сеголетки карпа.

В опытах с *Ichthyophthirius multifiliis* рыбы подвергались заражению в литровом аквариуме при температуре 20—22°. Доза инвазионного начала составляла 2000 бродяжек паразита на отдельную рыбу, время экспозиции 12 ч. После заражения рыбы помещались в большие аквариумы с той же температурой и показатели зараженности регистрировались через 5—7 дней. Заражение паразитами рода *Dactylogyrus* осуществлялось путем помещения рыб на 14 дней в аквариум с инвазированными *D. anchoratus*, *D. intermedius* и *D. achmerowi*, после чего производилось вскрытие. С целью заражения сеголеткам окуней скормили циклопов (*Cyclops vicinus*), которые в 100% содержали троперкоиды *Triaenophorus nodulosus*, причем как на подопытных (после воздействия токсикантов), так и контрольных рыб приходилось одинаковое количество циклопов.

Моделью инфекционного процесса служила широко распространенная болезнь — острая форма краснухи, или аэромоноз. Рыбы инфицировались вирулентной культурой *Aeromonas punctata*, выделенной из больных карпов Курчанского рыбхоза Краснодарского края.

Результаты

Восприимчивость карпов к *Ichthyophthirius multifiliis*, выживших примерно в 50% после острого отравления полихлорпиненом (ПХП) в концентрации 1,5 мг/л при 48-часовой экспозиции, была

Таблица 1

Восприимчивость карпов-сеголеток к ихтиофтириозу после воздействия фенолом и полихлорпиненом в сублетальных концентрациях

Токсикант	Число рыб	Средняя интенсивность заражения		Отношение зараженности между контролем и опытом
		опыт	контроль	
Фенол, 5 мг/л, 20 суток	30	103	5	1 : 21
ПХП, 0,2 мг/л, 20 суток	28	135	3	1 : 46

Таблица 2

Восприимчивость к ихтиофтириозу группы, устойчивых в результате отбора к фенолу

Поколение	Число рыб, подвергнутых действию токсиканта	Устойчивость рыб к фенолу в концентрации 37,5 мг/л		Число зараженных рыб	Средняя интенсивность заражения ихтиофтириозом
		гибель, %	среднее время гибели, сутки		
Исходное поколение	168	90	2,4	—	—
1-е поколение подопытных рыб	60	44	8,3	15	24
1-е поколение контрольных рыб	76	86	3,0	18	5

Таблица 3

Восприимчивость к ихтиофтириозу группы, устойчивых после отбора к полихлорпинену

Поколение	Число рыб, подвергнутых действию токсиканта	Устойчивость рыб к полихлорпинену в концентрации 0,5 мг/л		Число зараженных рыб	Интенсивность заражения
		гибель, %	среднее время гибели, сутки		
Исходное поколение	50	95	5,4	—	—
1-е поколение подопытных рыб	48	90	14,0	20	37
1-е поколение контрольных рыб	74	98	6,1	20	6

через неделю после заражения в 2 раза, а через месяц в 15 раз большей по сравнению с контрольными (неподвергавшимися токсическому воздействию) [Владимиров, Флеров, 1974]. При хроническом отравлении фенолом и ПХП, не вызывавшем гибели рыб, также наблюдалось резкое усиление восприимчивости карпов к ихтиофтириозу (табл. 1).

Два варианта опыта на группе были поставлены с целью определения восприимчивости к ихтиофтириозу у более устойчивых к токсическим веществам рыб, полученным в результате отбора

Таблица 4

Зараженность рыб видами рода *Dactylogyrus* после 5-дневного воздействия хлорофосом в концентрации 10 мг/л

Температура	Виды рыб	Число рыб	Группа рыб	Интенсивность заражения	Гибель рыб, %
5—7	Карп	40	Опытная	94	0
			Контрольная	85	0
5—7	Карась	40	Опытная	112	0
			Контрольная	106	0
15	»	60	Опытная	223	13
			Контрольная	118	0
19	Карп	70	Опытная	310	23
			Контрольная	140	0
19	Карась	40	Опытная	270	30
			Контрольная	120	0

В первом опыте из гетерогенной популяции группы было взято в опыт на отбор 168 особей и 20 — для контроля. Подопытные особи помещались в нормальные аквариальные условия для получения от них потомства. Одновременно контрольные самцы и самки помещались в аналогичные условия для получения потомства. Спустя несколько месяцев, когда потомство (или 1-е поколение) подопытных и контрольных рыб достигало половозрелости и размера родительских особей, производилось определение их устойчивости к фенолу, а также восприимчивости к ихтиофтириозу. Оказалось (табл. 2), что потомство отобранных на устойчивость к фенолу рыб, которое не имело непосредственного контакта с токсикантом, обладало примерно в 5 раз большей восприимчивостью к инвазии (ихтиофтириозу), чем контрольное.

Во втором аналогичном варианте экспериментов, но уже с ПХП, у более устойчивых к ПХП группы также наблюдалась повышенная восприимчивость к ихтиофтириозу (табл. 3).

Повторение результатов говорит о том, что повышенная восприимчивость к ихтиофтириозу у группы отобралась не случайным образом. По всей вероятности, одновременно с генотипами, обеспечивающими повышенную устойчивость к токсикантам, произошел отбор и генотипов, обуславливающих меньшую устойчивость к ихтиофтириозу. Из этого следует, что механизмы устойчивости к инвазионным возбудителям и токсикантам различны и сбалансированы в организме так, что с усилением одних другие ослабевают.

Полученные результаты приведенных двух вариантов опытов свидетельствуют, что популяции рыб, более приспособленные к обитанию в токсической среде, в большей степени подвержены действию инвазионного возбудителя.

Опыты по влиянию хлорофоса (10 мг/л) показали [Жарикова, Флеров, 1981], что интенсивность заражения подопытных рыб паразитами р. *Dactylogyrus* при температурах 15 и 19° была примерно в 2 раза выше по сравнению с контролем. Кроме повышения восприимчивости к инвазии среди подопытных рыб наблюдалась гибель, вызванная совместным действием паразитов хлорофоса (табл. 4). При низкой температуре 5—7° различия не обнаружено; при повышении концентрации токсиканта (50 мг/л) интенсивность инвазии возрастала.

Известно, что хлорофос применяется в прудовом хозяйстве как эффективное лечебное средство при дактилогирозе. Приведенные выше результаты показали, что токсикант повышает восприимчивость рыб к этим эктопаразитам. В связи с этим были поставлены два специальных опыта с целью выявления восприимчивости рыб к повторному заражению после обработки их раствором хлорофоса (0,25%), рекомендованного для освобождения рыб от паразитов рода *Dactylogyrus*.

В экспериментах использованы 80 годовиков карася, свободных от дактилогирозов. Половину их (подопытные) подвергали заражению паразитами, для чего помещали в аквариум после удаления из него зараженных рыб, но в котором оставались яйца и свободноплавающие личинки червей. Затем подопытных рыб освобождали от паразитов, проводя их через раствор хлорофоса (2,5 г/л или 0,25%, температуре 18°, экспозиция 15—20 м) и сутки выдерживали в чистой воде. После этого подопытных и контрольных рыб (неподвергавшихся заражению и последующей обработке хлорофосом) на 14 дней помещали в зараженный аквариум. Оказалось, что интенсивность заражения у подопытных рыб была примерно в 3 раза большей (табл. 5). Таким образом, обработка зараженных рыб хлорофосом с целью освобождения паразитов рода *Dactylogyrus* снижает их устойчивость к повторному заражению. Поэтому при выборе химических средств борьбы с дактилогирозом следует учитывать их отрицательное действие на организм хозяина.

Опыты по влиянию хлорофоса на развитие яиц цестод *Triephorus nodulosus* при концентрациях 12,5—100 мг/л с экспозицией 72 ч выявили значительные нарушения процесса вылупления корацидиев. В растворах с этими концентрациями, за исключением первой, вылупление полностью отсутствует или очень незначительно, при 12,5 мг/л интенсивность вылупления сравнима с контролем.

Действие хлорофоса (0,002—100 мг/л) при экспозиции 6 ч на последние этапы эмбриогенеза в яйцах не обнаруживается. Активность вылупления и сроки жизни корацидиев при этом не отличаются от контроля.

Определение инвазионности корацидиев *T. nodulosus*, вылупившихся из яиц и подвергшихся влиянию различных концентраций хлорофоса, проводились в трех сериях опытов. Результаты экспериментов свидетельствуют о снижении инвазионности и

Таблица 5

Восприимчивость карасей к повторному заражению видами рода *Pasttylogyrus* после их обработки 0,25%-ным раствором хлорофоса (экспозиция — 15 м)

№ опыта	Число рыб в опыте	Интенсивность заражения	
		опытных рыб	контрольных рыб
1	40	145	55
2	40	87	33

Таблица 6

Инвазионность корацидиев *Triaenophorus nodulosus*, вылупившихся из яиц, после воздействия хлорофоса

Концентрация хлорофоса, мг/л	Конт-роль	0,002	0,008	0,032	0,25	0,5	1	10
Средняя интенсивность заражения циклопов процеркондами	8	7	5	5	2	3	2	2

Таблица 7

Влияние хлорофоса в различных концентрациях на интенсивность заражения окуней-сеголеток процеркондами *Triaenophorus nodulosus* (экспозиция — 48 ч)

Концентрация хлорофоса, мг/л	Число рыб	Средняя интенсивность заражения	p
Контроль	15	$4,2 \pm 0,7$	
0,125	15	$4,3 \pm 0,5$	$> 0,1$
0,25	15	$6,1 \pm 0,9$	$> 0,1$
0,5	15	$7,8 \pm 1,3$	$< 0,05$

уменьшении интенсивности заражения циклопов корацидиями в растворах с высокими концентрациями токсиканта (табл. 6). Корацидии, вылупившиеся после опытов с низкими концентрациями хлорофоса (0,002—0,032 мг/л), сохраняют свою инвазионность.

Опыты с другим токсикантом — полихлорпином (1—10 мг/л) — при экспозиции 24 ч показали, что он губителен для корацидиев. В концентрациях 0,001—0,1 мг/л корацидии выживают в течение суток.

Хлорофос в острой концентрации, примерно соответствующий 48-часовой LC_{50} , у окуней-сеголеток вызывал повышенную восприимчивость к заражению процеркондами *T. nodulosus* (табл. 7).

Таблица 8

Многолетние изменения зараженности щуки и налима плероцеркоидами лентеца широкого в разных плесах Рыбинского водохранилища

Год	Волжский плес		Шекснинский плес		
	заражен- ность, %	средняя интенсив- ность за- ражения, экз.	заражен- ность, %	средняя интенсив- ность за- ражения	Авторы
Щука					
1942	73,3	43,0	—	—	В. П. Столяров
1949—1954	50,0	29,1	15	13,0	В. П. Столяров
1956—1957	33,3	1—4	50,0	1,1	Н. А. Изюмова
1966—1974	54,0	2,6	78,1	7,8	Б. И. Куперман
Налим					
1942	80,0	32,5	—	—	В. П. Столяров
1949—1954	36,7	22,1	10,0	23,5	
1956—1957	38,7	1,0	30,0	2,5	Н. А. Изюмова
1966—1974	63,0	3,5	74,0	5,0	Б. И. Куперман

Влияние антропогенного фактора четко прослеживается при анализе изменения зараженности рыб Рыбинского водохранилища личинками лентеца широкого за длительный промежуток времени [Куперман, 1978, 1979]. Характер изменений различен в каждом из плесов водохранилища (табл. 8). Усиление зараженности рыб Волжского плеса *Diphyllbothrium latum* в 1942 г. произошло в результате перестройки фауны водохранилища и увеличения источника заражения за счет притока большого числа людей, работавших при сооружении плотины. Резкое снижение инвазии рыб в 1945—1948 гг. в этом плесе наблюдалось по окончании строительства плотины и перенесении населенных пунктов после затопления от береговой зоны.

В период 1945—1954 гг. степень заражения рыб в Волжском плесе сохранялась весьма высокой, хотя и не достигла уровня 1942 г. Однако интенсивность инвазии заметно снизилась. В последующие годы инвазированность рыб в этом плесе держалась примерно на одном уровне.

Иная картина наблюдается в Шекснинском плесе, где зараженность щуки и налима плероцеркоидами *D. latum* значительно возросла: с 10—15% в 1949—1954 гг. до 74—78% в 1966—1976 гг. Инвазированность окуня и ерша в водохранилище за последнее десятилетие заметно снизилась.

Таким образом, к настоящему времени в Волжском плесе экстенсивность инвазии рыб личинками лентеца широкого существенно не изменилась, но заметно снизилась интенсивность заражения. В Шекснинском плесе она значительно возросла. Пере-

Таблица 9

Устойчивость карпов к бактериальной форме краснухи при воздействии полнхлорпинена, хлорофоса и детергента «Лотос-71»

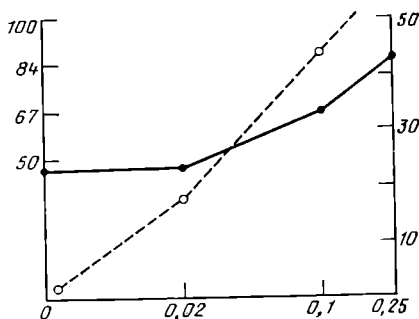
Токсикант	Концентрация, мг/л	Экспозиция, сутки	Число рыб в опыте	Доза инфекционного агента, млн. бактерий на 1 г живого веса рыб	% гибели рыб	
					опыт	контроль
Полнхлорпинен	0,05	10	270	50	81*	57
	0,1	7	116	50	71*	57
	0,3	2	93	50	80	79
	0,4	2	74	25	56	51
	0,5	2	50	25	44	40
Хлорофос	10	7	160	50	68	56
	10	7	30	25	10	8
	10	7	60	10	0	0
	10	10	45	50	70	62
	50	2	160	50	85*	56
	50	2	30	40	55	33
	50	2	30	25	50*	8
	50	4	24	50	100	83
	50	7	60	10	26*	0
	100	2	34	50	100 ¹	100
	100	2	17	40	100*	44
Лотос	10	7	30	50	92	95
	10	10	119	50	93	94
	50	7	80	50	90	95
	50	10	56	50	100	100

* Различия между опытом и контролем достоверно.

¹ Среднее время выживания у опытных рыб составило 1,4 суток, у контрольных — 4,1.

мещение центра зараженности рыб лентцом широким с Волжского в Шекснинский плес следует рассматривать как результат воздействия антропогенного фактора. Рост такого крупного промышленного центра, как Череповец, с большой плотностью населения на берегах этого плеса привел к интенсивному поступлению яиц *D. latum* в водоем и способствует поддержанию крупного очага дифиллоботриоза в этой части водохранилища. Интенсивность заражения рыб другими видами цестод значительно выше, чем в других плесах водохранилища, что может быть связано с ослаблением резистентности организма под воздействием антропогенных факторов.

Полученные данные по влиянию хлорофоса, ПХП и детергента «Лотос-71» показали, что устойчивость карпов к аэромонозу зависит от природы токсиканта, его концентрации и времени действия. Так, существенное снижение выживаемости рыб от аэромоноза получено при действии низких концентраций ПХП 0,05—0,1 мг/л при экспозиции 7—10 дней. Высокие концентрации ток-



Зависимость гибели рыб, вызванной аэромонозом, от содержания в них остаточного количества полихлорпинена

Абсцисса — концентрация растворов полихлорпинена, в которых выдерживались карпы; ордината левая — гибель рыб от аэромоноза, %; правая — накопление ПХП (мкг/г) в тканях рыб

сиканта 0,3—0,5 мг/л не оказывали влияния на течение инфекции. Хлорофос в концентрации 10 мг/л (7—10 суток воздействия) также не изменял выживаемость рыб, а в высоких концентрациях (50, 100 мг/л) подавлял сопротивляемость карпов к аэромонозу. «Лотос-71» в сублетальных концентрациях не изменял выживаемости карпов при инфицировании *Aeromonas punctata* (табл. 9).

В специальном опыте выяснялась гибель от аэромоноза сеголеток карпа при различных уровнях накопления ПХП в организме рыб. Карпы в течение 15 дней выдерживались в различных концентрациях ПХП. У одной половины рыб определялись остаточные количества ПХП в гомогенате из целой рыбы, другая заражалась вирулентной культурой *Aeromonas punctata*. Гибель рыб от инфекции достоверно повышалась, когда остаточные количества ПХП в рыбе достигали 45 мкг/г (рисунок).

В целом экспериментальные данные, полученные более чем на 1 тыс. сеголеток карпа, свидетельствуют о неблагоприятном воздействии пестицидов на исход инфекционного процесса при аэромонозе.

ЛИТЕРАТУРА

- Владимиров В. Л., Флеров Б. А. Восприимчивость к ихтиофтириозу у рыб после отравления фенолом и полихлорпиненом.— Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1974, № 25, с. 35—37.
- Гончаров Г. Д., Микряков В. Р. Влияние малых концентраций фенола на антителообразование у карпов.— В кн.: Вопросы водной токсикологии. М.: Наука, 1970, с. 171—175.
- Жарикова Т. И., Флеров Б. А. Влияние хлорофоса на восприимчивость рыб к инвазии дактилогиреями.— Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1981, № 49, с. 43—46.
- Куперман Б. И. Зараженность рыб Рыбинского водохранилища плероцеркидами лентеца широкого.— Гидробиол. журн., 1978, т. 14, вып. 6, с. 64—69.
- Куперман Б. И. Экологический анализ цестод рыб водоемов Волго-Балтийской системы (Рыбинское, Шекснинское водохранилища, Белое, Онежское, Ладожское озера).— В кн. Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979, с. 133—159.
- Перевозченко И. И., Давыдов О. Н. ДДТ и его метаболиты у некоторых цестод рыб.— Гидробиол. журн., 1974, т. 10 вып. 6, с. 86—90.

- Boyce N. P., Jamada S. B. Effects of a Parasite, *Eubothrium salvelini* (Cestoda: Pseudophyllidae), on the resistance of juvenile sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, to zinc.—J. Fish. Board Canada, 1977, vol. 34, N 5, p. 706—709.
- Couch J. A. An enzootic nuclear polyhedrosis virus of pink shrimp ultrastructure, prevalence, enhancement.—J. Invert. Pathol., 1974, vol. 24, p. 311—331.
- Guth D. J., Blankespoor H. D., Cairns J. Jr. Potentiation of zinc stress caused by parasitic infection of snails.—Hydrobiologia, 1977, vol. 55, N 3, p. 225—229.
- Liebmann H. Fish as an indicator of water pollution.—Bull. Office Intern. Epizooties, 1966, N 5/6, p. 565—569.
- Pascoe D., Cram P. The effect of parasitism on the toxicity of cadmium to the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L.—Fish Biol., 1977, vol. 10, N 5, p. 467—472.
- Rodas R. R., Perlmutter A. The effects of sublethal doses of methylmercury and copper, applied singly and jointly, on the immune response of the blue gourami (*Trichogaster trichopterus*) to viral and bacterial antigens.—Arch. Environ., Contam. and Toxicol., 1977, p. 325—331.
- Shieszko S. F. The effects of environmental stress on outbreaks of infections of fishes.—J. Fish. Biol., 1974, vol. 6, N 2, p. 197—208.

РАБОТЫ ПО ЭКОЛОГИИ ГЕЛЬМИНТОВ

УДК 576.895.1

Распределение цестоды *Proteocephalus exiguus* в зависимости от возраста и пола хозяина

Л. В. Аникиева, Р. П. Малахова

Институт биологии Карельского филиала АН СССР, Петрозаводск

Распределение гельминтов в зависимости от возраста и пола хозяина является составной частью общей проблемы паразитозов и взаимоотношений. Изучение этого вопроса поможет понять механизм регуляции и устойчивости системы паразит — хозяин, распределение паразитов в ее пределах, изменение численности и др. Отечественными паразитологами накоплен большой материал и выяснены основные закономерности в изменении паразитофауны рыб в зависимости от их возраста [Горбунова, 1936; Догель, 1936; Дубинин, 1936; Полянский, Шульман, 1956; Юнчис, 1972, и др.]. Работ по влиянию пола на зараженность рыб пока еще недостаточно. Известно, что у самок по сравнению с самцами паразиты встречаются чаще и в большем количестве [Иванов, Марков, 1968; Thomas, 1965; Paling, 1965; Börgström, Halvorsen, 1968; Bylung, 1972]. Имеющиеся данные базируются в основном на таких показателях, как экстенсивность и интенсивность заражения хозяина. Изучение же популяционной экологии паразитов, особенно в системах, где окончательными хозяевами служат рыбы, только начинается [Кеннеди, 1978; Бауер, 1980].

В данной работе сделана попытка определения влияния возраста и пола окончательного хозяина на численность паразита сиговых рыб цестоды *Proteocephalus exiguus*. Материал собирали на одном из малых водоемов Карелии — оз. Урос, где из сиговых обитает единственный представитель — ряпушка *Coregonus albula*. Ряпушка — типичный планктофаг. Для нее характерен короткий жизненный цикл, созревание на втором году жизни и простая возрастная структура стада из 4—5 возрастных групп. Основу численности составляют рыбы в возрасте 1+—3+. Доля двухлетних особей в отдельные годы колеблется от 6,3 до 72,3%, трехлетних — от 12,9 до 70%. Половой диморфизм не выражен. Хотя отмечено, что самки по размерам несколько крупнее самцов [Потапова, 1956]. С 1964 по 1971 гг. было вскрыто 936 экз. рыб в возрасте 0+—6+. Межгодовые колебания в зараженности рыб были незначительны. Это позволило объединить многолет-

Таблица 1

Зараженность разновозрастных групп ряпушки *P. exiguus*

Возраст рыбы	Экстенсивность заражения	Интенсивность заражения	
		пределы	средняя
0+	97,0±2,5	1—210	32,0±5,9
1+ (1+)	96,5±1,0	3—822	69,9±3,7
2+ (2+)	98,5±0,7	1—3000	73,0±4,2
3+ (3+)	99,0±0,7	2—1625	81,8±5,6
4+ (4+—6+)	98,1±1,8	1—2463	52,7±8,8

ные данные и обработать их статистически [Петрушевский, Петрушевская, 1960].

Зараженность ряпушки *P. exiguus* определяется ее преимущественным питанием зоопланктоном в течение всей жизни и у всех возрастных групп она имеет высокие показатели (табл. 1). Самая низкая численность гельминта отмечена у сеголеток, что связано с их минимальными размерами и меньшим объемом потребляемой пищи. Ряпушка — быстрорастущая рыба. В течение первого года жизни соответственно наиболее высокому линейному и весовому приросту рыб интенсивность инвазии быстро увеличивается и уже у годовиков сходна со взрослыми рыбами. Максимально заражены двух-четырёхлетки, питающиеся исключительно зоопланктоном и имеющие наибольшую накормленность [Бушман, 1974]. У рыб предельного возраста интенсивность инвазии несколько снижается (табл. 1). При распределении встречаемости паразитов в хозяевах разного возраста оказалось, что сеголетки и старовозрастные рыбы заражены преимущественно с интенсивностью 1—30 экз. С возрастом (1+—3+) увеличивается доля паразитов класса 31—60 экз., причем у четырехлеток эта группа становится ведущей (рис. 1). Высокозараженные рыбы встречаются редко и составляют $3,5 \pm 0,2\%$ от числа вскрытых. Впервые такие рыбы появляются у годовиков, но чаще встречаются у четырехлеток.

В ряпушке цестоды находятся на разных стадиях развития. По состоянию половой системы мы выделили условно три возрастные группы *P. exiguus*: неполовозрелые, половозрелые с сформированной репродуктивной системой и зрелые с яйцами. Анализ структуры популяции паразита показал, что соотношение и численность отдельных групп с возрастом хозяев изменяется. Сеголетки заражены в основном неполовозрелыми особями. У рыб старшего возраста увеличивается количество половозрелых и зрелых гельминтов (рис. 2). Сопоставление изучаемых нами параметров распределения популяции и возрастной структуры *P. exiguus* в рыбах разного возраста с численностью хозяев, позволяет оценить роль отдельных групп рыб как возможных

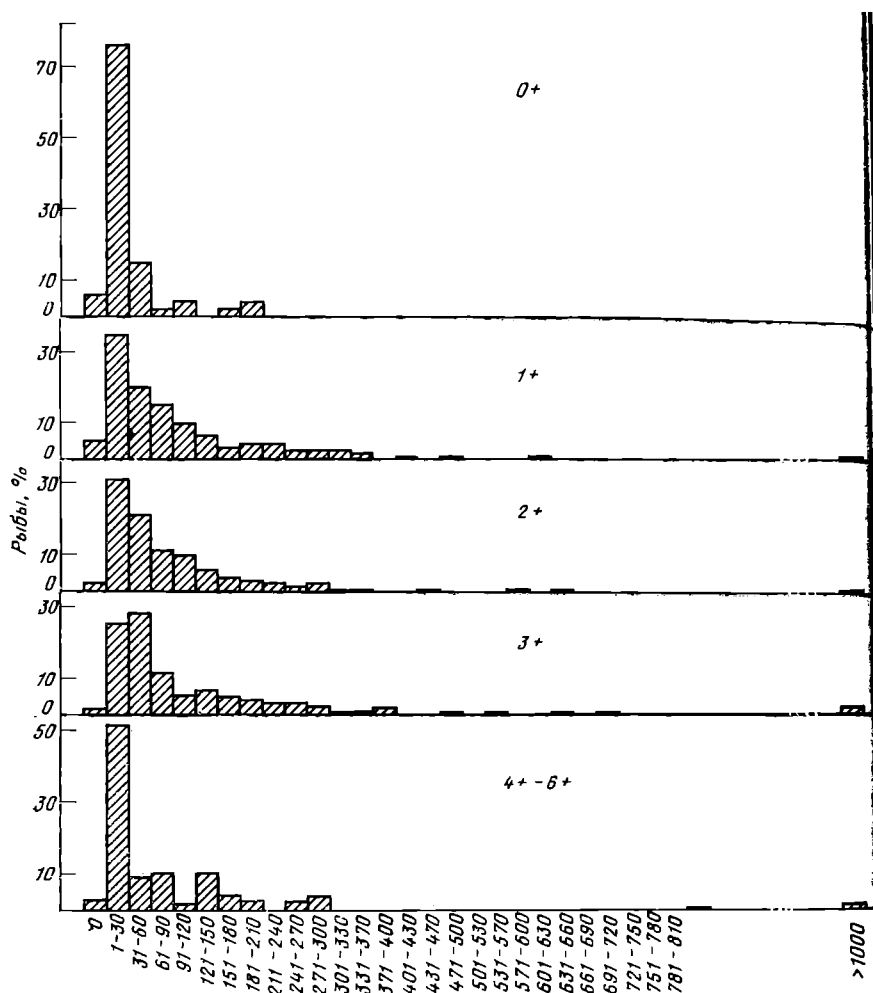


Рис. 1. Встречаемость *P. exiguus* в хозяевах разного возраста
1—810; >1000 — число паразитов

регуляторов численности вида паразита. Основное ядро популяции *P. exiguus* сосредоточено в двух—четырёхлетках, наиболее высоко зараженных гельминтами и составляющих основу численности стада ряпушки. Существенное значение для популяции паразита имеют рыбы старшей возрастной группы (3+), в которых преобладают взрослые гельминты. Низкая численность старовозрастных рыб, составляющих не более 4% стада ряпушки, несмотря на их сравнительно высокое инвазирование паразитом, не позволяет включить их в состав основных носителей *P. exiguus*. Видимо, незначительна роль и максимально заражен-

Т а б л и ц а 2

Сезонные изменения интенсивности заражения *P. exiguus* самцов и самок ряпушки ($M \pm m$, экз.)

Возраст ряпушки	Весна (май)		Лето (август)		Осень (октябрь)	
	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы
0+	—	—	23,0±1,2	36,4±8,2	65,2±12,4	73,4±13,3
1+	88,0±15,5	78,3±11,2	70,4±6,9	55,5±4,6	120,9±13,2	88,5±15,3
2+	72,8±6,7	61,4±7,4	68,1±5,1	25,2±0,4	*8,3	57,3±6,7
3+	103,8±18,0	138,0±6,9	58,7±11,0	51,2±32,2	—	72,65±10,9

* Критерий Стьюдента (*t*) приведен при достоверных различиях.

Т а б л и ц а 3

Возрастная структура *P. exiguus* в зависимости от пола хозяина (возраст рыбы—2+)

Стадия развития	Самки		Самцы	
	Экстенсивность, %	Интенсивность заражения		Экстенсивность, %
		пределы	средняя ($M \pm m$)	
Неполовозрелые	96,2	5—264	81,0±14,1	100
Половозрелые	96,2	6—274	82,8±13,2	100
Зрелые	96,2	1—129	45,8±7,8	100
Всего	100	10—602	212,4±26,2	100
			5—315	65,4±13,8
			1—72	20,4±4,1
			2—55	20,2±2,9
			32—320	112,2±14,3
				0,8
				4,6
				3,1
				3,4

ных рыб в поддержании численности паразита, так как высокая инвазированность рыб обусловлена неполовозрелыми особями (плероцеркоидами), большинство из которых в дальнейшем при развитии элиминируют.

Определенное значение для численности *P. exiguus* имеет переломный возраст, который может влиять на паразита как непосредственно через физиологические особенности хозяина, определяя его каче-

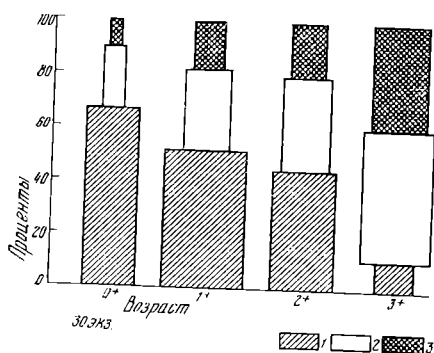


Рис. 2. Численность и соотношение разных стадий развития *P. exiguus* в зависимости от возраста хозяина
1 — неполовозрелые; 2 — половозрелые; 3 — зрелые гельминты

ственное состояние (размер плодовитость, запасы питательных веществ и др.), так опосредованно в результате отличий в экологии хозяина. В этом возрасте рыбы нагулваются в одних и тех же участках и не отличаются по биологическим показателям (темпы роста, упитанности). Разница обнаружена в сезонной зараженности впервые и повторно переступающих рыб. В конце нагульного периода (август-сентябрь) и во время нереста (октябрь) выявлена тенденция

к более высокой инвазированности самок. У трехлетних рыб эти различия достоверны (табл. 2). Самцы первыми приходят к нересту и имеют возможность кормиться крупными и менее подвижными кладоцерами. Самки, приходящие на нерест позднее, вынуждены докармливаться копеподами, среди которых имеются и зараженные личинками *P. exiguus*. У самок чаще, чем у самцов, встречаются и сильно зараженные особи ($7,9 \pm 0,2\%$). Качественное состояние паразитов зависит от условий, которые им предоставит хозяин. Установлена разница в зараженности самок и самцов взрослыми гельминтами (табл. 3). Можно предположить, что в более упитанных и жирных самках [Лизенко 1973] гельминты находят более благоприятные условия.

Таким образом, динамика численности *P. exiguus* в рыбах разного возраста имеет сходный характер и представлена одной вершинной кривой, смещенной влево. В популяции хозяев преобладают рыбы с низкой интенсивностью заражения — 1—30 экз. В поддержании и регуляции численности *P. exiguus* хозяева разного возраста и пола несут неодинаковую нагрузку.

ЛИТЕРАТУРА

- Бауер О. Н. Популяционная экология паразитов рыб, состояние и перспективы. — Паразитол. сб. Л.: Наука, 1980, 29, с. 24—34.
Бушман Л. Г. Кормовые ресурсы крупной ряпушки и их использование.

- В кн.: 9-я сессия Учен. Совета по проблеме ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Еврп. Севера. Петрозаводск, 1974, с. 97—99.
- Горбунова М. Н. Возрастные изменения паразитофауны щуки и плотвы.— Учен. зап. ЛГУ. Серия биол. 1936, т. 7 (3), с. 5—30.
- Догель В. А. Возрастные изменения паразитофауны угря в связи с вопросом о его миграциях.— Учен. зап. ЛГУ. Серия биол., 1936, т. 7 (3), с. 114—122.
- Дубинин В. Б. Исследование паразитофауны хариуса в различные периоды его жизни.— Учен. зап. ЛГУ. Серия биол., 1936, т. 7 (3), с. 31—48.
- Яванов В. П., Марков Г. С. Половые различия в зараженности осетровых рыб некоторыми паразитами.— В кн.: Материалы 22-й науч. конф. Волгоградск. под ил-та. Волгоград, 1968, с. 124—127.
- Кеннеди К. Экологическая паразитология. М., 1978. 230 с.
- Лизенко Е. И. Содержание липидов в органах крупной ряпушки *Coregonus albula* L. в зависимости от некоторых экологических и физиологических факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1973. 27 с.
- Петрушевский Г. К., Петрушевская М. Г. Достоверность количественных показателей при изучении паразитофауны рыб.— Паразитол. сб. (ЗИН). Л., 1960, с. 333—343.
- Полянский Ю. И., Шульман С. С. Возрастные изменения паразитофауны рыб.— Тр. Карело-Финского фил. АН СССР, IV, Петрозаводск, 1956, т. 4, с. 3—26.
- Потапова О. И. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. Л., 1956. 132 с.
- Юнис О. Н. Влияние погодных условий разных лет на зараженность молоди плотвы оз. Врево отдельными паразитами.— Изв. ГосНИОРХ, Л., 1972, т. 80, с. 75—80.
- Börgerström R., Halvorsen O. Studies of the helminth fauna of Norway. XI. *Caryophylloides fennica* (Scheider) (Cestoda: Caryophyllidae) in lake Bogslad.— Nytt. mag. zool., 1968, bd. 16, N 1, s. 20—23.
- Bylung G. Pathogenic effects of a diphylobothriid plerocercoid on its host fishes.— Comment. biol. Soc. sci. fenn., 1972, N 58, p. 1—11.
- Paling J. E. The population dynamics of the monogenean gill parasite *Disco-coyle sagittata* Leuckart on Windermere trout *Salmo trutta* L.— Parasitology, 1965, N 55, p. 667—694.
- Thomas J. A comparison between the helminth burdens of male and female brown trout *Salmo trutta* L., from a natural population in the River Teify, West Wales.— J. Parasitol., 1964, vol. 54, N 2, p. 263—272.

УДК 985.596.122

Экспериментальное изучение элиминации церкарий пресноводным рачком *Cyclops vicinus* (отряд *Cyclopoida*)

А. И. Булаев

Лаборатория гельминтологии АИ СССР, Москва

Значительная часть гельминтов входит в состав водных биоцепозов. Они вступают в разнообразные и сложные взаимоотношения с гидробионтами, регулируя численность некоторых из них и сами находятся под контролем численности со стороны многих водных организмов. Одной из форм взаимоотношения гидробионтов с гельминтами является их участие в процессах элиминации церкарий трематод. Проведенные в Лаборатории

гельминтологии АН СССР исследования показали, что в элиминации церкарий могут участвовать представители почти всех рядов пресноводных ракообразных [Шигин, Горовая, 1974; Горовая, 1975].

В задачу наших исследований входило изучение роли пресноводного рачка *Cyclops vicinus* в элиминации церкарий трематодных родов *Diplostomum* (сем. *Diplostomatidae*) и *Echinostoma* (сем. *Echinostomatidae*).

Материалом для данного сообщения послужили результаты четырех серий опытов, проведенных в августе и сентябре 1979 г. в Игналинском районе Литовской ССР.

Церкарии для опытов получали от обыкновенных прудовиков *Lymnaea stagnalis*, собранных в головном пруду Игналинского рыбопроизводного завода. В опытах использовались церкарии более трехчасовой давности после их выделения из моллюсков. Рачки для опытов отлавливались в оз. Лаумякис. До начала опыта циклопы в течение трех суток выдерживались в сосуде с озерной водой и не кормились. Для опытов отбирались только активные рачки из толщи воды.

Схема проведения всех экспериментов была одинаковой. В стеклянный сосуд помещалось определенное число рачков и церкарий. Через определенные промежутки времени из сосуда бралась проба воды объемом 3 мл, в которой проводился подсчет церкарий и пересчетом на весь объем воды определялось общее количество их в сосуде. Для каждого опыта ставился контроль, в котором рачки отсутствовали. При характеристике опытных данных о численности церкарий в контрольных сосудах мы приводим, так как существенных изменений их численности в протяжении опытов замечено не было.

Результаты экспериментов

Первая серия опытов. Цель данных опытов — изучение элиминации рачками *Cyclops vicinus* церкарий рода *Diplostomum* при одинаковой плотности рачков (200 рачков на один литр) различной плотности церкарий.

Условия опытов. В семь сосудов с 500 мл воды помещено по 100 рачков 1,7—1,9 мм длины и добавлено в I—12, II—14,6; III—8,2; IV—16,6; V—16,6; VI—16,6; VII—28,5 тысяч церкарий рода *Diplostomum*. Все опыты начинались в 18 ч и заканчивались утром следующего дня. Температура воды в сосудах 18—20°. Результаты опытов в табл. 1. Опыты данной серии показали, что во всех сосудах с рачками наблюдался процесс резкого снижения численности церкарий.

В опытах 1 и 3, в которых на одного рачка в среднем приходилось соответственно по 82 и 128 церкарий, за первые три часа численность церкарий сократилась в среднем на 20,2%, а концу опыта, т. е. за 14 ч, — практически до нуля. Еще более интенсивное снижение численности церкарий имело место в

Результаты элиминации церкарий рода *Diplostomum* раками *Cyclops vicinus* (200 раков на 1 л воды)

№ опытов	I		II		III		IV		V		VI		VII	
	Число	%	Число	%	Число	%	Число	%	Число	%	Число	%	Число	%
Время учета церкарий, час	Элиминировано церкарий /тыс/													
18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	—	—	6,3	43,0	—	—	6,5	39,1	8,3	50,0	6,6	39,7	—	—
21	3,3	25,8	—	—	1,2	14,6	—	—	—	—	—	—	—	—
22	—	—	—	—	—	—	9,6	57,6	12,5	75,3	75,0	45,2	—	—
24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	11,2	87,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19,9	69,8
5	—	—	13,0	89,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	12,5	97,7	—	—	8,0	97,6	—	—	16,5	99,4	16,3	98,2	—	—
9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24,7	86,7

Т а б л и ц а 2

Результаты элиминации церкарий рода *Diplostomum* раками *Cyclops vicinus* (при плотности 600 раков на 1 л воды)

№ опытов	I		II		III		IV		V		Всего	
	Число	%	Число	%	Число	%	Число	%	Число	%	Число	%
Время учета церкарий, час	Элиминировано церкарий /тыс/											
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	15,0	50,0	13,5	45,0	14,0	36,0	9,5	32,0	9,0	30,0	58,0	38,7
19	18,0	60,0	14,5	48,3	12,5	41,7	14,5	48,3	11,5	38,3	71,0	47,3
1	25,0	83,3	28,5	95,0	26,5	88,3	27,5	91,7	25,5	85,0	133,0	88,7
10	29,0	96,7	30,0	100,0	29,5	98,3	30,0	100,0	29,0	96,7	147,5	93,3
												1,1

Таблица 3

Результаты элиминации церкарий рода *Diplostomum* рачками *Cyclops vicinus*

№ опытов	I		II		III		IV	
	Элиминировано церкарий (тыо)							
	Число	%	Число	%	Число	%	Число	%
18	0	0	0	0	0	0	0	0
20	—	—	3,2	44,5	—	—	—	—
21	2,4	19,2	—	—	9,5	48,7	—	—
24	—	—	—	—	—	—	8,2	62,7
4	10,9	87,2	—	—	—	—	—	—
5	—	—	6,7	93,1	—	—	—	—
8	12,2	97,7	—	—	16,0	82,1	—	—
10	—	—	—	—	—	—	11,7	88,0

втором, четвертом, пятом и шестом опытах. В них за первые два часа численность церкарий в среднем сократилась на 43,0%. В последующие часы в этих сосудах темп снижения численности церкарий несколько уменьшился, но, несмотря на это, через 15 с начала опытов церкарии в трех последних сосудах практически полностью исчезали (99,0%). В седьмом опыте процесс элиминации церкарий был более растянут и до конца не был доведен. За 16 ч численность церкарий в нем уменьшилась с 28 500 до 3 800, т. е. сократилась на 86,7%.

Вторая серия опытов. Цель этой серии опытов аналогична таковой первой серии, но в несколько иных условиях: при постоянной исходной концентрации церкарий в воде и втрое большей плотности рачков *Cyclops vicinus*.

Условия опытов. 9 сентября 1979 г. в пять сосудов объемом 500 мл посажено по 300 рачков и по 30 000 церкарий рода *Diplostomum*. Рачки до опытов содержались в лаборатории в течение 18 суток. Результаты данной серии опытов представлены в табл. 2.

Во всех опытах данной серии мы опять наблюдаем ярко выраженное снижение численности церкарий рода *Diplostomum*, причем выражено оно в более резкой форме, чем в опытах предыдущей серии. Так, в первом сосуде за первый час численность церкарий снизилась на 50%, в других сосудах — в среднем на 36,5%. В дальнейшем численность церкарий постепенно снижается и к концу опытов, т. е. спустя 17 ч после их начала во втором и четвертом сосудах церкарии исчезли полностью, а в остальных трех — их число не превышало 4,0% от исходного.

Третья серия опытов. Ее цель — изучение элиминации рачками *Cyclops vicinus* церкарий рода *Echinostoma*.

Таблица 4

Избирательное потребление рачками *Cyclops vicinus* церкарий родов *Diplostomum* и *Echinostomum*

№ опытов	I		II		III		IV	
	Элиминировано церкарий (тыс)							
Время учета церкарий (час)	Число	%	Число	%	Число	%	Число	%
18	0	0	0	0	0	0	0	0
20	—	—	$\frac{5,0}{11,0}$	$\frac{38,5}{16,6}$	—	—	—	—
21	$\frac{3,8}{2,5}$	$\frac{30,2}{25,0}$	—	—	$\frac{7,5}{9,0}$	$\frac{50,0}{40,9}$	—	—
24	—	—	—	—	—	—	$\frac{7,2}{8,0}$	$\frac{50,3}{59,3}$
4	$\frac{1,0}{6,5}$	$\frac{79,4}{65,0}$	—	—	—	—	—	—
5	—	—	$\frac{11,0}{5,3}$	$\frac{84,6}{80,3}$	—	—	—	—
6	—	—	—	—	—	—	$\frac{13,7}{8,4}$	$\frac{95,8}{62,2}$
8	$\frac{12,3}{7,9}$	$\frac{97,6}{79,0}$	—	—	$\frac{14,5}{17,0}$	$\frac{96,7}{77,3}$	—	—

Условия опытов: в четыре сосуда объемом 500 мл помещено по 100 рачков 1,7—1,9 мм длины. Было добавлено в I—12,5; II—7,2; III—19,5; IV—13,3 тысяч церкарий рода *Echinostoma*. Опыты начинались в 18 ч и заканчивались утром на следующий день. Результаты опытов в табл. 3.

Данная серия опытов показала, что численность церкарий рода *Echinostoma* при совместном содержании их с рачками *Cyclops vicinus* резко снижается. Наиболее интенсивно это снижение происходит в первые 2—3 ч, а затем этот процесс замедляется. Так, за три часа количество церкарий в третьем опыте снизилось на 48,7%, а в первом — в 2,5 раза меньше. В последующие часы продолжается снижение численности церкарий и во втором сосуде они исчезают за 11 ч почти полностью.

Четвертая серия опытов. Цель этой серии опытов — изучение избирательного потребления рачками *Cyclops vicinus* церкарий разных видов.

Условия опытов: в четыре сосуда с 500 мл воды посажено по 100 рачков и добавлена смешанная культура церкарий родов *Diplostomum* и *Echinostoma* в разных количественных сочетаниях в 1—12,6/10,0; 2—13,0/6,6; 3—15,0/22,0; 4—14,3/13,5 тысяч. Количество церкарий подсчитывалось сразу после добавления культуры, а затем через определенные промежутки времени. Результаты опытов сведены в табл. 4.

При совместном содержании рачков с церкариями двух раковых видов имело место снижение численности церкарий обоих родов. Однако в разных опытах этот процесс протекал по-разному. При более низкой общей плотности церкарий (опыты 1, 2, 3) численность церкарий рода *Diplostomum* в среднем снизилась на 34,3%, а церкарий рода *Echinostoma* — на 20,8%.

При более высоких концентрациях церкарий в воде (опыты 4, 5) сроки полного исчезновения живых церкарий удлинялись, а процент элиминированных церкарий за первые три часа увеличился с 50,0 до 96,7% по роду *Diplostomum* и с 40,9% до 77,3% по роду *Echinostoma*. Как видно из таблицы, численность церкарий рода *Diplostomum* почти во всех опытных сосудах снижалась быстрее, чем церкарий, рода *Echinostoma*.

Так, в опытах 1 и 3 за 14 ч численность церкарий рода *Diplostomum* в среднем сократилась на 97,1%, а рода *Echinostoma* — на 77,8%, т. е. в 1,2 раза меньше.

Обсуждение результатов

Проведенные опыты показали, что при совместном содержании рачков *Cyclops vicinus* с церкариями родов *Diplostomum* и *Echinostoma* численность последних закономерно и быстро снижалась, тогда как в контрольных сосудах, где рачки отсутствовали, их количество оставалось практически неизменным. Такое снижение численности церкарий может быть вызвано внедрением их в рачков или уничтожением церкарий рачками. В первом случае в воде опытных сосудов должны оставаться хвосты церкарий, которые обычно отбрасываются ими при внедрении в хозяина, а в теле хозяина — внедрившиеся паразиты. Мы не обнаружили ни отброшенных хвостов в опытных сосудах, ни внедрившихся в рачков церкарий. Это позволяет связать исчезновение церкарий из опытных сосудов с активной деятельностью рачков.

По своим размерам и особенностям поведения церкарии очень напоминают мелкие планктонные организмы, которые могут служить пищей для ракообразных, в том числе и для *Cyclops vicinus*. Визуальные наблюдения за поведением рачков в опытных сосудах показали, что рачки активно охотятся за церкариями и нападают на них. Они, как и ветвистоусые рачки, используют церкарий в качестве пищевых объектов, т. е. питаются ими. Таким образом, наблюдаемая нами в опытных сосудах элиминация церкарий рачками обусловлена пищевой активностью *Cyclops vicinus*.

Для количественной оценки элиминационных способностей этих рачков мы использовали индекс элиминации, т. е. среднее число церкарий, элиминируемых одним рачком за один час [Шигин, Горовая, 1974]. В условиях наших экспериментов показатель индекса элиминации не был постоянным, он колебался

в пределах от 4,0 до 41,5 для церкарий рода *Diplostomum* и от 6,1 до 31,6 для церкарий рода *Echinostoma*.

На элиминационные способности рачков оказывают влияние различные факторы, а именно: продолжительность опыта, концентрации церкарий в опытных сосудах, физиологическое состояние рачков и избирательная активность рачков по отношению к церкариям разных групп трематод.

Наиболее очевидным фактором, влияющим на процесс элиминации церкарий является продолжительность опыта, т. е. длительность совместного пребывания церкарий и рачков. Чем длительнее контакт рачков с церкариями, тем большее число церкарий они элиминируют. Эта закономерность четко прослеживается нами во всех опытах, она непременно выявлялась и другими исследователями, изучавшими процессы элиминации церкарий гидробионтами [Шигин, Горовая, 1974; Горовая, 1975; Судариков, Шигин, Кудинова, 1976; Токобаев, Кутикова, Чибиченко, 1979].

Не менее важным фактором, влияющим на процесс элиминации церкарий рачками, является концентрация церкарий в воде. Результаты всех проведенных нами опытов показывают, что основное количество церкарий рачки элиминируют в первые часы опытов, когда их концентрация в опытных сосудах наибольшая. К концу опытов, когда концентрация церкарий в опытных сосудах достигает минимальных величин, минимальными оказываются и индексы элиминации. Наиболее наглядно это видно на примере опытов второй серии. В них средний индекс элиминации упал с 38,7 за первый час, при исходной плотности 60 000 церкарий на 1 л, до 1,1 за последние 9 ч при средней плотности 1000 церкарий на 1 л. Аналогичная картина наблюдалась нами и во всех остальных опытах. Например, средний индекс элиминации в опытах первой серии за 15 ч равен 11,0, а в опытах второй серии показатель индекса элиминации за 17 ч в среднем составил 5,8. В опытах с церкариями рода *Echinostoma* (табл. 3) при концентрации 12 500 на 1 л церкарий показатель индекса элиминации равен 8,0, а при увеличении концентрации церкарий в 1,5 раза индекс элиминации резко возрастает до 31,5.

Фактором, сильно влияющим на процесс элиминации, следует признать активность рачков или физиологическое состояние рачков, определяющееся сроком их содержания в лабораторных условиях до момента использования в опытах. Как уже отмечалось, рачки до начала опытов в течение трех суток содержались в лабораторных условиях без корма, а затем в ходе экспериментов ежедневно подкармливались церкариями. Результаты опытов показали, что они характеризуются довольно высокими показателями индекса элиминации с первого дня опытов (20/08/1979). В первых сосудах (табл. 1, 3) при одинаковой численности церкарий за первые три часа индексы элиминации родов: *Diplostomum* — 11,0; *Echinostoma* — 8,0. Однако по мере

удлинения нахождения рачков в лаборатории соответственно увеличивались и индексы элиминации церкарий до 41,5 по роду *Diplostomum* и до 31,6 по роду *Echinostoma*. Таким образом происходила адаптация рачков к данному виду корма.

На процесс элиминации церкарий рачками *Cyclops vicinus* существенное влияние оказывают и особенности поведения церкарий. Опытами по содержанию рачков на смешанных культурах церкарий родов *Diplostomum* и *Echinostoma* было показано, что церкарий рода *Diplostomum* рачки элиминируют более интенсивно, чем церкарий рода *Echinostoma*: средний индекс элиминации первых в 1,2 раза выше, чем вторых. Во-первых эти различия, видимо, обусловлены размерами церкарий. В опытах самые мелкие используемые нами церкарии были рода *Diplostomum*. Размеры их тела $0,19-0,23 \times 0,05-0,07$ мм, хвоста $0,18-0,23 \times 0,02$ мм. Церкарии рода *Echinostoma* крупнее: размеры тела их $0,32 \times 0,26$, хвоста 0,35 мм. Известно, что хищные рачки (каковыми является *Cyclops vicinus*) могут заглатывать пищевые объекты 150—200 мкм целиком, а частицы свыше 200 мкм предварительно разрываются и заглатываются по частям [Монаков, 1978]. Возможно, поэтому интенсивности потребления ими более мелких церкарий рода *Diplostomum* выше, чем более крупных церкарий рода *Echinostoma*.

Во-вторых, отмеченная избирательность в элиминации церкарий разных видов, возможно, обусловлена особенностями распределения рачков и церкарий в воде. Церкарии рода *Diplostomum* распределяются в толще воды и менее подвижны, чем церкарии рода *Echinostoma*, которые концентрируются преимущественно в придонных слоях сосуда. Рачки предпочитают держаться в толще воды, т. е. в зоне более высокой концентрации церкарий рода *Diplostomum* и низкой концентрации рода *Echinostoma*.

Нами определен также процент отношения биомассы элиминированных церкарий рода *Diplostomum* от собственной массы рачка *Cyclops vicinus* за единицу времени. При этом мы исходили из следующих расчетов: средняя масса одного циклопа составляет 0,15 мг [Мордухай-Болтовской, 1954]. Средняя масса одной церкарии *Diplostomum spathaceum* равна 0,0005 мг [Шигин, 1978]. Исходя из этих данных и зная число церкарий, потребляемых одним рачком за единицу времени, мы можем вычислить суммарную биомассу элиминированных церкарий за это время. Так, масса элиминированных церкарий в третьем сосуде равнялась 4,0 мг, а в седьмом 12,4 мг (табл. 1). Расчеты показали, что за час один рачок *Cyclops vicinus* в весовом отношении элиминирует биомассу церкарий рода *Diplostomum*, составляющую от 1,6 до 5,1% собственной массы.

Резюмируя вышеизложенное, мы приходим к следующим предварительным выводам.

1. В условиях эксперимента рачки *Cyclops vicinus* активно элиминируют церкарии рода *Diplostomum* и рода *Echinostoma*.

используя их в качестве кормовых объектов. Индексы элиминации церкарий этими рачками колебались для церкарий рода *Diplostomum* от 4,0 до 41,5; для церкарий рода *Echinostoma* от 6,1 до 31,6.

2. Элиминационные способности рачков *Cyclops vicinus* по отношению к церкариям рода *Diplostomum* выше, чем к церкариям рода *Echinostoma*.

3. Установлено, что рачки *C. vicinus* способны за час потреблять биомассу церкарий рода *Diplostomum*, достигающую 5,1% собственной массы.

4. Основные факторы, влияющие на процесс элиминации церкарий рачками *Cyclops vicinus*, — длительность совместного пребывания рачков и церкарий, концентрация церкарий в воде, активность или физиологическое состояние рачков.

ЛИТЕРАТУРА

- Горова Т. В. Экспериментальное изучение роли листоногих рачков (Phyllozoa) в элиминации церкарий рода *Diplostomum* (Strigeidida; Diplostomatidae). — Тр. ГЕЛАН, 1975, т. 25, с. 17—26.
- Монаков А. В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепоид. Л.: Наука, 1975. 170 с.
- Мордохай-Болтовской Ф. Д. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона. — Тр. проблем и темат. совещ. Проблемы гидробиологии внутренних вод. Изд-во АН СССР, 1954, т. 2, с. 223—241.
- Судариков В. Е., Шигин А. А., Кудинова Т. В. Церкарии как компоненты пресноводных биоценозов. — В кн.: Всесоюз. симпозиум по болезням и паразитам водных беспозвоночных: Тез. докл. Л., 28—30 янв. 1976 г. Л.: Наука, 1976, с. 64—65.
- Токобаев М. М., Кутикова Л. А., Чибиченко М. М. Хищная коловратка *Eosiphora ehrenbergi* — биоэлиминатор церкарий озера Иссык-Куль. — Тр. ГЕЛАН, 1979, т. 29, с. 146—149.
- Шигин А. А. О роли свободноживущих стадий развития трематод в биоценозах. — Паразитология, 1978, т. 12, вып. 3, с. 193—199.
- Шигин А. А., Горова Т. В. Об участии ветвистоусых ракообразных (Cladocera) в элиминации церкарий рода *Diplostomum* (Strigeidida; Diplostomatidae). — Тр. ГЕЛАН, 1974, т. 24, с. 232—240.

УДК 576.895.10

Образование кадаверина у некоторых представителей гельминтов рыб, в печени и кишечнике их хозяев

Е. А. Дрюченко

Лаборатория гельминтологии АН СССР, Москва

В настоящее время уделяется большое внимание изучению комплекса биохимических факторов, определяющих взаимоотношения между паразитом и хозяином. Особый интерес представляют вопросы, связанные с токсичностью гельминтов. Экскреция гельминтами алифатических аминов может быть от-

иссена к этим факторам. Ряд исследователей [Weinstein, Haskins, 1955; Haskins, Weinstein, 1957a, b; Haskins, Oliver, 1957; Lopes-Gerge et al., 1969; Castro et al., 1973] показали, что гельминты и их личинки экскретируют в среду алифатические амины с короткой углеродной цепью. Причем авторы убедительно показали, что амины, выделяемые в среду инкубации, не бактериального происхождения. Выделение аминов было показано на нематодах *Ascaris lumbricoides*, *Trichinella spiralis*, *Nippostrongylus muris* и цестодах *Moniezia expansa*, *Taenia taeniaeformis*. Физиологическая роль выделения аминов в среду не ясна. Выдвигается гипотеза о том, что выброс аминов является компенсаторным механизмом гельминтов в ответ на воспалительную реакцию хозяина, сопровождающуюся закислением среды [Castro et al., 1973]. Среди аминов с короткой углеродной цепью в среде инкубации был найден кадаверин. Выделение в среду паразитирования кадаверина наряду с другими факторами может определять токсичность гельминтов. Так, Кавье и Савель [Cavier, Savel, 1954] пишут, что введение *per os* гистамина безвредно для морских свинок, но становится токсичным, если гистамин давать вместе с кадаверином, также известно, что амины способствуют возникновению жировой дистрофии печени [Такатори, 1955, цит. по Домарадскому, 1962], могут конкурентно ингибировать протеолитические ферменты [Мосолов, 1971]. При значительном превышении физиологических норм алифатические амины могут оказывать воздействие на центральную нервную систему, вызывать нарушения функций почек, изменения в крови (сжигать количество эритроцитов, гемоглобина). Также необходимо отметить, что кадаверин был найден в больших количествах в рожках спорыньи, мухомора, беладонны, дурмане, а также может служить предшественником ряда алкалоидов [Строганов, Шевякова, 1961]. Кадаверин является продуктом декарбоксилирования лизина. На сегодня обмен лизина и кадаверина в тканях гельминтов остается вопросом мало изученным. Наличие декарбоксилазы лизина было показано только у *A. suum*, *A. lumbricoides*, *M. expansa* [Cavier, Savel, 1954; Lopez-George et al., 1969].

Методы и результаты исследования

Нами было проведено изучение активности процесса образования кадаверина в тканях гельминтов, паразитирующих у рыб: *Triaenophorus nodulosus*, *Caryophyllaeus* sp., *Terranova decipiens* (личинки), *Pyramicosephalus phocarum* (плероцеркоид). Также сравнительные исследования проводились на тканях кишечника, печени щук и леща. (В литературе отсутствуют данные по этому вопросу.) Сбор гельминтов *T. nodulosus* и *Caryophyllaeus* sp. проводился в 1978—1980 гг. на Рыбинском водохранилище, на Белом море были собраны личиночные формы от трески *Pyramicosephalus phocarum* и *Terranova decipiens* от

беломорского бычка-керчака. Гельминтов извлекали, промывали в физиологическом растворе и замораживали. Замороженные ткани гельминтов, а также ткани печени и кишечника рыб гомогенизировали и из гомогенатов готовили ацетоновые порошки. Фермент лизиндекарбоксилазу извлекали из ацетоновых порошков 0,8% NaCl. Активность лизиндекарбоксилазы определяли модифицированным методом Дикермана и Картера [Dicerman, Carter, 1962]. Метод основан на образовании флуоресцирующего соединения первичных и вторичных аминов с 2,4-динитрофторбензолом и с последующей экстракцией образовавшегося соединения хлороформом.

Инкубационная смесь состояла из 1 мл 0,1 М фосфатно-цитратного буфера, 5,4 мкМ лизина и 40 мкг пиридоксальфосфата, 0,5 мл экстракта тканей. Активность фермента выражали в количестве нМ на мг белка, образовавшегося за 30 мин инкубации. Белок определяли методом Лоури [Lowry et al., 1951]. Наши исследования показали, что в тканях *T. nodulosus* идет процесс образования кадаверина. Активность лизиндекарбоксилазы — фермента, катализирующего реакцию декарбоксилирования лизина (4.1.1.18), составляет 136 ± 31 нМ/мг белка.

Ткани *Caryophyllaeus* также обладают способностью осуществлять декарбоксилирование лизина и активность фермента равна 182 ± 51 нМ/мг белка. Имеет место образование кадаверина и у личиночных форм *T. decipiens* и *P. phocarium* активность фермента соответственно равна 96 ± 31 и 197 ± 17 нМ/мг белка.

Паряду с определением активности процесса образования кадаверина у вышеперечисленных гельминтов нами было проведено сравнительное исследование активности этого процесса у двух из хозяев.

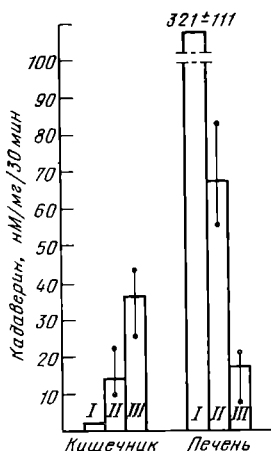
Для исследования активности лизиндекарбоксилазы были выбраны ткани кишечника и печени щуки и леща.

Активность фермента, выделенного из кишечника леща, составляла 106 ± 32 нМ/мг белка и печени 90 ± 18 нМ/мг белка. Вес лещей, взятых в опыт, составляет от 300 до 900 (все лещи были заражены). Если их разбить на группы по весу, то активность фермента в среднем будет следующей: вес 700—900 г — 130 ± 25 нМ/мг белка, 300—400 г — 47 ± 3 нМ/мг белка.

На рисунке приведены данные изменения активности лизиндекарбоксилазы кишечника и печени щук в зависимости от их веса. Щуки были разбиты на три весовых категории: I — вес щук 120—200 г; II — 300—400 г; III — 1000—1500 г. Возраст рыб, включенных в I весовую группу не был определен. Во вторую группу были включены щуки в возрасте от 1,5 до 2 лет и в третью группу — от 3 до 4 лет. Как видно из рисунка, у щук различных групп наблюдаются резкие различия в активности процесса образования кадаверина как в печени, так и в кишечнике. Необходимо отметить, что щуки были выловлены в преднерестовый период и большинство из них оказались заражен-

ными. У щук, выловленных в июле и освободившихся от гельминтов, активность лизиндекарбоксилазы была очень низкой.

Данные, приведенные на рисунке, показывают, что максимальная активность процесса образования кадаверина наблюдается в кишечнике у щук весом от 1 до 1,5 кг (возраст 3—4 года) и практически отсутствует у экземпляров весом 100—200 г.



Активность лизиндекарбоксилазы, выделенной из гомогенатов кишечника и печени щук разных весовых групп

I — у щуки весом 120—200 г; II — у щуки весом 300—500 г; III — у щуки весом 1000—1500 г

Исследуя декарбоксилирование лизина в печени, мы обнаружили обратную картину, минимальная активность фермента у щук III группы и максимальная у рыб I группы.

Если сравнивать активность фермента, выделенного из гомогената *T. nodulosus* и активность фермента кишечника хозяина, то видно, что гельминт способен синтезировать значительно большее количество кадаверина в расчете на 1 мг белка по сравнению с хозяином. Таким образом, в результате наших исследований мы можем констатировать, что в тканях *T. nodulosus*, *Caryophyllaeus* sp. у личиночных форм, *Terranova dicipiens* и *Pyramicocephalus phocarum* идет процесс декарбоксилирования лизина; ткани кишечника и печени щук и леща также обладают значительной активностью лизиндекарбоксилазы, причем активность фермента у щук зависит от веса и возраста.

Активность процесса образования кадаверина у *T. nodulosus* значительно превышает активность процесса, протекающего в тканях кишечника хозяина всех весовых групп, также активнее идет процесс образования кадаверина у цестод *Caryophyllaeus* sp. по сравнению с активностью кишечника и печени леща. Поскольку известно, что гельминты выделяют в среду алифатические амины, в том числе и кадаверин, мы можем предполагать, что исследованные нами гельминты выделяют значительное количество кадаверина в среду паразитирования. Выделение кадаверина в среду обитания, безусловно, будет сказываться на обменных процессах в ткани хозяина и может определять их токсичность.

Выражаю благодарность за помощь в выполнении этой работы сотрудникам Института биологии внутренних вод АН СССР В. Р. Микрякову и Б. И. Куперману.

- Домирадский И. В. Гипотеза «токсин — фермент» и роль ферментов бактерий в патогенезе инфекций.— Успехи соврем. биологии, 1962, т. 54, с. 57—70.
- Мосолов В. В. Протеолитические ферменты. М.: Наука, 1971. 63 с.
- Строгонов Б. П., Шевякова Н. И. Диамины в азотистом обмене растений.— Успехи соврем. биологии, 1962, т. 54, с. 44—56.
- Castro G. A., Ferguson J. D., Gorden C. W. Amine excretion in excysted larval and adults of *Trichinella spiralis*.— Comp. Biochem. and Physiol., 1973, vol. 45 A, p. 819—828.
- Cavier R., Savel J. Etude de Quelques Aspects du metabolisme intermediaire des Acides amines chez l'ascaris du pore (*Ascaris lumbricoides* Linne 1778).— Bull. Soc. chem. biol., 1954, vol. 36, N 11/12, p. 1631—1641.
- Dickerman H. W., Carter M. H. A spectrophotometric methos for the determination of lysine utilizing bacterial lysindecaboxylase.— Anal. Biochem., 1962, vol. 3, N 3, p. 195—205.
- Haskins W. T., Oliver L. Nitrogenous excretory product of *Taenia taeniaeformis* larvae.— J. Parasitol., 1958, N 44, p. 569—573.
- Haskins W. T., Weinstein P. P. The amino excretory product of *Ascaris lumbricoides* and *Trichinella spiralis* larva.— J. Parasitol., 1957a, N 1, p. 28—32.
- Haskins W. T., Weinstein P. P. Nitrogenous excretory products of *Trichinella spiralis* Larvae.— J. Parasitol., 1957b, N 43, p. 19—24.
- Lopez-Gerge J., Monteoliva M., Mayor F. Actividad lisina-d Descarboxilasa en *Ascaris lumbricoides* y *Moniezia expansa*.— Rev. iber. parasitol., 1969, vol. 29, N 2/3, p. 219—227.
- Lowry O. H., Rosenbrouhg N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent.— J. Biol. Chem., 1951, vol. 193, N 1, p. 265—267.
- Weinstein P. P., Haskins W. T. Chemical Evidence of an Excretory Function for the So-Colled excretory system of the Filariform Larva on *Nippostrongylus muris*.— Exp. Parasitol., 1955, vol. 4, N 3, p. 226—243.

УДК 576.895.121

Исследование свойств фермента аргиназы у взрослых и личиночных форм цестод — паразитов пресноводных рыб

А. Я. Дубовская

Лаборатория гельминтологии АН СССР, Москва

Как известно, аргиназа (L-аргинин уреогидролаза Е. С. 3.5.3.1) относится к числу ферментов, участвующих в синтезе мочевины (цикл Кребса-Хензеляйта).

В настоящее время можно считать доказанным, что цикл Кребса-Хензеляйта не функционирует у кишечных гельминтов [Janssens, Bryant, 1969; Paltridge, Janssens, 1971].

Однако отдельные ферменты этого цикла имеются у многих паразитических червей. Аргиназа обнаружена у большого числа гельминтов, принадлежащих к разным систематическим группам и паразитирующих у различных классов позвоночных (рыбы, птицы, млекопитающие).

В этой связи были проведены работы по выяснению роли аргиназы в обмене паразитических червей [Шишова-Касаточкина Леутская, 1979; Kurelec, 1975].

Учитывая существенную роль аргиназы в обмене паразитических червей, а также тот факт, что свойства этого фермента исследованы еще крайне недостаточно, нами было предпринято изучение влияния температуры и различных активаторов и ингибиторов на активность фермента аргиназы взрослых и личиночных форм цестод, паразитирующих у пресноводных рыб.

Материалы и методы

Объектами служили личиночные и взрослые формы цестод *Cyathocephalus truncatus*, *Triaenophorus nodulosus*, *Dipyllobothrium latum*. Исследования проводили в условиях экспедиции в Медвежьегорском районе Карельской АССР во время весенне-летнего сезона 1979—1980 гг. Гельминтов извлекали из спонтанно зараженных рыб и гамарусов промывали физиологическим раствором, высушивали на фильтровальной бумаге, замораживали при -4° , затем гомогенизировали в стеклянном гомогенизаторе с глициновым буфером (рН 9,4).

Активность аргиназы определяли в гомогенатах по методу Храмова и Галаева [1971]. Количество образовавшейся в результате реакции мочевины определяли с помощью тиосемикарбазидной модификации реакции Фирона, предложенной авторами.

Пробы калориметрировали против контроля на ФЭК-М с зеленым светофильтром (длина волны 540 нм). Активность аргиназы выражали в мгк мочевины на мг белка/30 м. Концентрацию белка определяли по методу Лоури [Lowry et al., 1951].

Результаты и их обсуждение

Влияние температуры на активность аргиназы цестод. Влияние температуры на активность аргиназы цестод изучали следующим образом. Пробы, содержащие гомогенат гельминтов, глициновый буфер (рН=9,4), субстрат-аргинин (25 mM), $MnCl_2$ (5 mM) инкубировали 30 м при разных температурах, в случае плероцеркоидов — от 17 до 57°, в случае взрослых форм — от 0 до 47°. Реакцию останавливали добавлением 10% сульфасалициловой кислоты, затем проводили определение концентрации мочевины, образовавшейся в результате реакции. В таблице представлены средние данные из 7—8 опытов.

Как видно из табл. 1, температурным оптимумом для плероцеркоидов является 27°. При 37° активность аргиназы названных плероцеркоидов начинает снижаться. Эти результаты указывают на то, что уже при 37°, видимо, появляются частичные изменения фермента. Хочапка и Сомеро [1977] отмечают, что данная температура не вызывает полной денатурации «экто-

Таблица 1

Влияние температуры на активность аргиназы некоторых плероцеркоидов

Вид гельминтов	17°	27°	37°
<i>T. nodulosus</i>	53,6±3,92	76,8±11,9	52,02±13,7
<i>C. truncatus</i>	136±14,8	196,2±44,2	154±41,4
<i>D. latum</i>	88,6±6,88	127,5±7,08	188,91±15,3

Вид гельминтов	47°	57°	67°
<i>T. nodulosus</i>	23,0±5,88	—	—
<i>C. truncatus</i>	50,9±7,3	—	—
<i>D. latum</i>	156,95±24,2	297,84±39,6	10,38±32,8

Таблица 2

Влияние температуры на активность аргиназы взрослых форм цестод

Вид гельминтов	0°	7°	17°
<i>T. nodulosus</i>	66,6±17,6	114,4±18	212,6±29,8
<i>C. truncatus</i>	93,5±10	162,9±19,4	242±19,2

Вид гельминтов	27°	37°	47°
<i>T. nodulosus</i>	276±27,4	166,2±32	26,2±11,6
<i>C. truncatus</i>	288±13,6	161±35,4	35±92

термных» ферментов, однако их третичная и четвертичная структура, возможно, несколько изменяется, что отражается на функциях фермента, зависящих от специфической геометрии белковых молекул. В случае *D. latum* мы наблюдали нарастающие активности фермента от 17 до 57°.

Таким образом, несмотря на то, что исследованные плероцеркоиды обитают в одних температурных условиях, температура по-разному влияет на активность их фермента аргиназы. Так, мы обнаружили, что температурный оптимум аргиназы плероцеркоидов *T. nodulosus*, *C. truncatus* (дефинитивный хозяин — рыбы) сдвинут в сторону низких температур, тогда как у плероцеркоидов *D. latum* (дефинитивный хозяин — млекопи-

тающие) — в сторону высоких температур. Исходя из полученных нами результатов можно сделать вывод о том, что свойства фермента аргиназы (температурный оптимум, термостабильность) уже на стадии плероцеркоида преадаптированы к температурному режиму дефинитивного хозяина. Пока трудно сказать, за счет каких механизмов осуществляется преадаптация ферментных систем гельминтов к температуре. С одной стороны, возможно, имеют место различия в структуре молекул фермента изученных плероцеркоидов, определяющие различную температурную зависимость. С другой стороны, плероцеркоиды *D. latum* могут содержать смешанный набор изоферментов аргиназы, включающий варианты, специфически приспособленные для работы в различных диапазонах температур.

У взрослых форм цестод, паразитирующих у рыб, мы обнаружили температурный оптимум аргиназы также при 27°. Интересные результаты нами были получены в области низких температур. Показано, что значительная активность аргиназы цестод *C. truncatus* и *T. nodulosus* имеет место при 0—7° (табл. 2). Для сравнения можно привести неопубликованные нами данные по изучению влияния температуры на активность аргиназы взрослых форм цестод *D. latum* и *D. ditremum*, паразитирующих у млекопитающих и птиц. В этих случаях мы не обнаружили активности аргиназы при низких температурах. Полученные нами данные согласуются с результатами работы Низами [Nizami et al., 1971], показавшими, что активность щелочной фосфатазы *Isoparorchis hypselobagri* от сома проявляется в более широких пределах температур (от 10 до 40°) по сравнению с трематодами от млекопитающих.

Таким образом, цестоды от холоднокровных проявляют значительно большую активность при низких температурах по сравнению с цестодами от теплокровных животных и имеют температурный оптимум при 27°. Плероцеркоиды *D. latum* имеют температурный оптимум в области 57°, что указывает на преадаптацию на стадии плероцеркоида свойств (термостабильность, температурный оптимум) фермента к температурному режиму окончательного хозяина.

Изучение влияния активаторов и ингибиторов на активность аргиназы цестод. Изучали влияние на активность аргиназы плероцеркоидов и взрослых форм цестод следующих соединений: $MnCl_2$, $CoCl_2$, $ZnSO_4$, а также лизина и ЭДТА. Концентрации веществ были выбраны согласно результатам работ Фаруки [Faroqui et al., 1978]; Берютер [Berüter et al., 1978]. Как видно из табл. 3, ионы Mn^{2+} оказывают во всех исследованных случаях активизирующее действие. Причем оно более выражено в случае аргиназы плероцеркоидов. Эти различия, вероятно, можно объяснить разной локализацией личиночных и взрослых форм. Ионы Co^{2+} не оказывают значительного влияния на активность фермента, а ионы Zn^{2+} , лизин и ЭДТА заметно инги-

Таблица 3

Влияние различных химических соединений на активность аргиназы цестод

Вид	MnCl ₂ 5 mM	CoCl ₂ 10 mM	ZnSO ₄ 10 mM	Лизин 50 mM	EDTA 1 mM
<i>T. nodulosus</i>					
Личиночная форма	+188	+59	-53,8	-77,0	-49,2
Взрослая форма	+50,6	+19	-86,4	-84,7	-50,3
<i>D. latum</i>					
Личиночная форма	+139	+29	-24,15	-62,5	-13,4
<i>S. truncatus</i>					
Личиночная форма	+135	-30,4	-73,7	-68,8	-69,1
Взрослая форма	+100	-21,9	-92,1	-91,3	-90

бируют активность аргиназы исследованных цестод. Эти данные согласуются с результатами, полученными при исследовании аргиназы других животных, что указывает на общие свойства этих ферментов. В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Уже на стадии плероцеркоида имеются различия в свойствах фермента аргиназы (температурный оптимум, термостабильность) у цестод, дефинитивными хозяевами которых являются теплокровные и холоднокровные животные.

2. У цестод от холоднокровных животных значительная активность аргиназы проявляется в зоне низких температур (0—7°), что указывает на адаптацию их ферментов к низким температурам.

3. Аргиназа исследованных цестод значительно активируется ионами Mn^{2+} и ингибируется Zn^{2+} , лизином и ЭДТА, ионы Co^{2+} не оказывают выраженного действия на активность аргиназы исследованных цестод.

ЛИТЕРАТУРА

- Хочачка П., Сомеро Д. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977. 398 с.
- Храмов В. А., Галаев Ю. В. Тиосемикарбазидная реакция фирона и ее использование для количественного определения мочевины.— Вopr. мед. химии, 1971, т. 15, вып. 4, с. 435—439.
- Шишова-Касаточкина О. А., Леутская З. К. Биохимические аспекты взаимоотношений гельминта и хозяина. М.: Наука, 1979. 278 с.
- Berüter J., Colombo J. P., Bachman C. Purification and properties of arginase from human liver and erythrocytes.— Biochem. J., 1978, N 175, p. 449—454.
- Farooqui J. Z., Saxena K. C. Purification, properties of guinea Pig liver arginase.— Indian J. Biochem. and Biophys., 1978, N 15, p. 200—205.
- Janssens P. A., Bryant C. The ornithine-urea cycle in some parasitic helminths.— Comp. Biochem. and Physiol., 1969, vol. 30, N 2, p. 261—272.

- Kurelec B. Catabolic path of arginine and NAD regeneration in the parasite *Fasciola hepatica*.— Comp. Biochem. and Physiol., 1975, vol. 51, B, p. 151—156.
- Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Polin phenol reagent.— J. Biol. Chem., 1951, N 1, p. 265—267.
- Paltridge R. W., Janssens P. A. A reinvestigation of the status of the ornithine-urea cycle in adult *Ascaris lumbricoides*.— Comp. Biochem. and Physiol., 1971, B, vol. 40, N 2, p. 503—513.

УДК 576.895.122

Церкарии трематод — кормовые объекты ручейников

Т. Л. Илюшина

Лаборатория гельминтологии АН СССР, Москва

Способность к элиминации церкарий трематод, как уже известно, проявляют личинки стрекоз, поденок, жуков, клопов, двукрылых и вислкрылок [Илюшина, 1976, 1977, 1981]. Для этих насекомых были выявлены две основные формы элиминации.

Первая из них — следствие способности церкарий семейства *Plagiorchidae* внедряться в тело насекомых при поиске дополнительного хозяина. При этом основной фактор, обуславливающий интенсивность элиминации, — облигатность хозяина (насекомого) по отношению к задаваемым церкариям.

Вторая форма элиминации — использование насекомыми церкарий трематод семейства *Echinostomatidae* и *Diplostomatidae* в качестве кормовых объектов. Ведущими факторами при такой элиминации являлись размеры насекомого и доступность церкарий для насекомых.

В задачу настоящих исследований входило изучение роли ручейников в элиминации церкарий трематод семейства *Diplostomatidae* и *Echinostomatidae*. В связи с тем, что ручейники в циклах развития вышеупомянутых трематод участия не принимают, элиминация церкарий могла быть следствием использования этими насекомыми церкарий в питании.

Экспериментальные исследования проводились в Литовской ССР на оз. Дрингис в период с июня по сентябрь в 1979 и 1980 гг.

Материал и методика исследований

В выборе ручейников как возможных элиминаторов церкарий трематод мы исходили в первую очередь из массовости выбираемых видов в исследуемых водоемах, а также особенностей их питания.

Основываясь на трех основных группах ручейников по типу питания (хищники, растительноядные и ручейники со смешан-

ным типом питания) нами выбирались представители от каждой такой группы с учетом их доминантности в водоеме. В основном использовались хищные формы, у которых в естественных условиях в питании преобладают мелкие ракообразные, близкие по размерам и поведению с церкариями трематод. Из группы хищных ручейников в экспериментах использованы представители семейства *Polycentropidae* — *Polycentropus flavomaculatus*. Из группы ручейников со смешанным типом питания — *Molanna angustata* (семейство *Molannidae*) и из растительноядных — четыре вида лептоцерид — *Leptocerus* sp., *Mysacidis nigra*, *Athriopsodes* sp. и *Triaenodes bicolor*. По данным Л. В. Коленкиной [1951] и О. Л. Качаловой [1960], лептоцериды избегают животную пищу, но при отсутствии растительной могут потреблять и мелких ракообразных, например *Cladocera*. Отсюда можно предположить о способности их потреблять в качестве корма также и церкарий трематод.

Объектами элиминации в опытах были выбраны церкарии *Diplostomum spathaceum* и два вида эхиностоматид — *Echinoparyphium* sp. и *Himasthla* sp., в больших количествах продуцируемых моллюсками семейства *Lymnaeidae*.

В каждом опыте использовались по 5—10 насекомых одного вида и одинакового размера, которым задавались церкарии на определенный промежуток времени (1,3 и 5 ч). Каждое насекомое помещали в отдельную чашку Петри, куда поштучно отсчитывались церкарии (по 50 или 100 штук на одно насекомое). Опыты с разными видами насекомых или личинками одного вида, но разного размера, объединялись в серии. Количество задаваемых церкарий для каждой серии было строго определенным. Через заданный промежуток времени проводился подсчет оставшихся церкарий в каждой чашке Петри с насекомыми. По разности чисел заданных и оставшихся церкарий определялось количество съеденных. Для каждой серии опытов ставили контроль с церкариями без присутствия насекомых. Опыты на каждом насекомом проводились с 10—20-кратной повторностью.

Всего было проведено 71 серия опытов на 1374 экз. ручейников 6 видов из 3 семейств.

Результаты исследований

Как уже говорилось выше, большинство ручейников охотно питается низшими ракообразными и в ряде случаев даже предпочитает их другим кормам. Исходя из этого, мы сочли возможным предположить, что церкарии эхиностоматид, сходные по поведению и близкие по размерам к низшим ракообразным, также могут являться объектами питания ручейников, особенно на ранних этапах их развития.

Нами были выбраны два вида эхиностоматид. Вид *Himasthla* sp. — один из самых крупных представителей данного се-

мейства; и второй — более мелкий, но очень многочисленный в исследуемых водоемах — *Echinoparyphium* sp.

Изучение элиминации церкарий *D. spathaceum*, не обладающих заметным сходством с низшими ракообразными, представляет особый интерес как в теоретическом, так и практическом плане ввиду большой их массовости в исследуемых водоемах и патогенности для рыб.

Ниже нами приводятся результаты проведенных экспериментальных исследований по каждому семейству ручейников в отдельности.

Семейство *Polycentropidae*

Полицентропиды — активные хищники, очень прожорливые. Они мгновенно реагируют на жертву — церкарию, заплывающую в сплетенную ими ловчую сеть, рывком захватывают ее и заглатывают, заталкивая в рот с помощью передних пожек.

В табл. 1 и 2 приводятся цифровые данные по результатам экспериментальных исследований, из которых совершенно очевидна активность *P. flavomaculatus* в элиминации всех трех видов церкарий. Практически все церкарии эхиностоматид обоих видов съедались ручейниками в первые полтора часа. В среднем количество заглоченных и элиминированных церкарий *Echinoparyphium* sp. составило 98,9% от числа заданных, а церкарий *Himasthla* sp. — 87,5%. То, что церкарии *Himasthla* sp. элиминировались несколько в меньшем количестве, мы объясняем тем, что они значительно крупнее по размерам и, следовательно, для насыщения ручейников их должно требоваться меньше.

В связи с небольшими размерами церкарий *D. spathaceum* следовало бы ожидать высокой интенсивности элиминации церкарий *D. spathaceum* (размер тела церкарий *D. spathaceum* 0,21×0,06 мм, размер тела *Echinoparyphium* sp. 0,54×0,32 мм). Полученные же результаты показали, что наименьшее количество поедаемых церкарий приходится именно на долю церкарий *D. spathaceum* (не более 85% от числа заданных). Данное явление, на наш взгляд, следует объяснить тем, что церкарии *D. spathaceum* являются трудно доступным кормом для данной возрастной группы полицентропид, хотя в принципе пригодны в качестве корма для них. При высокой концентрации церкарий данного вида (что мы имеем в начале опыта) они элиминировались сравнительно интенсивно, но по мере снижения концентрации захват их затрудняется и интенсивность элиминации резко снижается, но не прекращается, так как насыщение ручейников не наступает в противоположность тому, что регистрировалось с церкариями эхиностоматид.

Таким образом, по приведенным данным можно судить о потреблении церкарий трех указанных видов трематод хищными видами ручейников. Церкарии семейства *Echinostomatidae*,

Таблица 1

Элиминация ручейниками вида *Polycentropus flavomaculatus* и *Molanna angustata* церкарий эхиностоматид

Размер насеко- мого, мм	Число гасековых в опытах с церкариями		Число гасеко- вых опы- та, час	Число церкарий, трезвотод					
				<i>Ichinoparyphium</i> sp.			<i>Hinastha</i> sp.		
	<i>Ichinoparyph.</i> sp.	<i>Hinastha</i> sp.		зада: о	элим: и: рога: о	%	зада: о	элим: и: рога: о	%
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>									
7--8	15	15	1,5	1500	1483	98,8	1500	1298	86,5
7--8	10	10	3	1000	989	98,9	1000	886	88,6
7--8	15	10	1,5	750	743	99,0	500	443	88,6
<i>Molanna angustata</i>									
7--8	15	15	1,5	1500	1337	89,1	1500	1171	78,0
7--8	10	15	3	1000	953	95,3	1500	1197	79,8
7--8	15	15	3	750	658	87,7	750	667	88,9
11--12	15	15	1,5	1500	1274	84,9	1500	1149	76,6
11--12	15	15	3	750	649	86,5	750	664	88,5
11--12	10	10	3	1000	881	88,1	1000	790	79,0
15--17	10	10	1,5	1000	729	72,9	1000	767	76,7
15--17	15	15	3	1500	1109	73,9	1500	1075	71,6

Таблица 2

Роль хищных ручейников вида *Molanna angustata* и *Polycentropus flavomaculatus* в элиминации церкарий рода *Diplostomium*

Вид гасекомого	Размер гасекомых, мм	Число гасекомых в опытах	Продолжительность опыта, час	Число церкарий		
				задано	элиминировано	%
<i>Polecentropus flavomaculatus</i>	7—8	10	1,5	1000	792	79,2
		10	3	1000	895	89,5
		10	3	500	439	87,8
<i>Molanna angustata</i>	5—6	10	1	1000	81	8,1
		19	3	1900	347	18,2
		7	5	700	148	21,1
	7—8	10	1	1000	56	5,6
		12	3	1200	194	16,1
		9	5	900	201	22,3
	9—10	10	1,5	1000	97	9,7
		10	3	1000	197	19,7
		10	3	500	67	13,4
	11—12	9	1	900	24	2,6
		14	3	1400	167	11,9
		13	5	1300	194	14,9
		10	1,5	1000	41	4,1
		10	3	1000	116	11,6
	15—17	10	3	500	62	12,4
		10	1,5	1000	39	3,9
		10	3	1000	58	5,8

вероятно, наиболее часто используются как объект пищи разными возрастными группами ручейников. Церкарии *D. spathaceum* видимо, в качестве корма используются главным образом личинками ручейников самых ранних возрастов, когда их размер не превышает 4—5 мм.

Семейство *Molannidae*

Для представителей данного семейства характерен смешанный тип питания. Ручейники вида *Molanna angustata*, проявившие себя как активные элиминаторы яиц трематод [Илюшина, 1981], столь же активно элиминировали и церкарий. Из анализа по результатам экспериментов на ручейниках *M. angustata* (табл. 1 и 2) отчетливо проявляются закономерности, аналогичные отмеченным для полицентропид. Моланны активно питались церкариями эхиностоматид. В среднем ими элиминировалось до 82% задаваемых церкарий обоих видов. Церкарии *D. spathaceum* элиминировались в среднем не более чем на 11% от числа заданных. При этом элиминация церкарий эхиностоматид шла очень быстро, в течение первых полутора часов с начала эксперимента. Церкарии *D. spathaceum* элиминировались на протяжении всего опыта. За 1 ч элиминировалось 3—8%

Таблица 3

Избирательность личинок *Molanna angustata* (размер 7—8 мм) в отношении церкарий рода *Diplostomum* и *Echinoparyphium*

Число насекомых в опыте с церкариями		Продолжительность опыта, ч	Число церкарий трематод					
			<i>Echinoparyphium</i>			<i>Diplostomum</i>		
<i>Echinoparyphium</i>	<i>Diplostomum</i>		задано	заглочено	%	задано	заглочено	%
10	10	3	1000	861	86,1	1000	5	0,5
10	10	5	1000	938	93,8	1000	11	1,1

церкарий *D. spathaceum* от числа заданных, через 5 ч до 14—22%. При этом важную роль в элиминации диплостомных церкарий играли размеры ручейников. В опытах использовались ручейники пяти размерных групп (табл. 1, 3), в которых длина личинок насекомых варьировала от 5 до 17 мм. Наиболее активными были личинки размерами 5—8 мм. Ими элиминировались до 16% задаваемых церкарий *D. spathaceum*. Личинки длиной 14—17 мм элиминировали в среднем не более 4,5% церкарий *D. spathaceum*. В элиминации церкарий эхиностоматид их размеры практически не имели значения, в среднем количество элиминированных церкарий колебалось от 71 до 88% от числа заданных.

Серия проведенных экспериментов по содержанию *M. angustata* на смешанном корме из церкарий *Echinoparyphium* sp. и *D. spathaceum* (по 100 церкарий каждого вида на одно насекомое) показало, что моланны отдают предпочтение церкариям *Echinoparyphium*. Их элиминировалось в среднем 89%, а церкарий *D. spathaceum* не более чем 1,1—0,5% от числа заданных (табл. 3). Все это говорит о том, что церкарии могут быть отнесены к числу объектов питания молландид. Но если эхиностомные церкарии охотно поедаются личинками молландид, то диплостомные церкарии являются как бы «вынужденным» кормом и при наличии других каких-либо кормов, их роль в питании ручейников практически сводится к нулю.

Семейство *Leptoceridae*

Ручейники данного семейства питаются растительными формами, но способны в случае отсутствия растительной пищи компенсировать ее животным кормом. Содержание ручейников четырех видов, используемых нами в опытах, на церкариях в качестве корма, показало способность их питаться ими, хотя данный процесс и не отличался большой активностью (табл. 4, 5). В среднем количество элиминируемых ими церкарий составило суммарно по всем трем видам 22,8%. При этом

Элиминация ручейников семейства *Leprosigeridae* церкарий эхиностоматид

Размер насекомых, мм	Число насекомых с церкариями		Продолжительность опыта, r	Число церкарий трематод					
	<i>Echinoparyphium</i> sp.			<i>Echinoparyphium</i> sp.		<i>Himastha</i> sp.			
				задано	элиминировано	%	задано	элиминировано	%
<i>Leptocercus</i> sp.									
6-9	25	25	1,5	2500	573	22,9	2500	272	10,4
6-9	25	20	3	2500	666	26,6	2000	243	12,1
6-9	9	10	3	450	115	25,5	500	57	11,4
<i>Mystacidia nigra</i>									
4-5	18	20	1,5	1800	811	45,0	2000	659	32,9
4-5	13	22	3	1300	607	46,6	2000	693	31,5
7-8	25	20	1,5	2500	1221	48,8	2000	673	33,6
7-8	15	15	1,5	750	339	45,2	750	229	30,5
11-13	20	20	1,5	2000	875	43,7	2000	617	30,8
11-13	15	—	3	1500	663	44,2	—	—	—
11-13	10	8	1,5	500	197	39,4	400	108	27,0
<i>Anthrropsodes</i> sp.									
5-8	15	15	1,5	1500	584	38,9	1500	363	24,2
5-8	10	10	3	1000	392	39,2	1000	279	27,9
5-8	10	10	1,5	500	177	35,4	500	123	24,2
11-12	15	20	1,5	1500	573	38,2	2000	468	23,4
11-12	10	10	3	1000	400	40,0	1000	241	24,1
<i>Trienodes bicolor</i>									
7-11	15	20	1,5	1500	504	33,6	2000	417	20,7
7-11	25	20	3	2500	829	33,1	2000	439	21,9
7-11	15	15	3	750	243	32,4	750	163	21,7

Таблица 5

Роль ручейников семейства *Leptoceridae* в элиминации церкарий рода *Diplostomum*

Вид насекомого	Размер насекомых, мм	Число в опыте	Продолжительность опыта, ч	Число церкарий трематод		
				задано	элиминировано	%
<i>Mystacides nigra</i>	3—5	6	1	600	41	6,8
		15	3	1500	117	7,8
		9	5	900	84	9,3
	6—8	11	1	1100	87	7,9
		17	3	1700	139	8,1
		8	5	800	73	9,1
<i>Leptocerus</i> sp.	2—3,5	10	3	1000	53	5,3
		15	5	1500	96	6,4
	4—5	7	3	700	33	4,7
		8	5	800	47	5,8
	6—9	25	1,5	2500	173	6,9
		25	3	2500	185	7,4
<i>Athripsodes</i> sp.	5—8	25	3	1250	63	5,0
		10	1,5	1000	68	6,8
		10	3	1000	62	6,2
	11—12	15	1,5	750	54	7,2
		10	1,5	1000	60	6,0
		10	3	1000	61	6,1
<i>Triaenodes bicolor</i>	2—4	14	3	1400	94	6,7
		11	5	1100	112	10,1

на долю эхиностомных церкарий приходилось в среднем 30,9%, а на диплостомных — только 6,7% от числа заданных. Размеры насекомых в данном процессе практически никакого влияния не оказывали. Наиболее активными элиминаторами оказались личинки *Mystacidis nigra*, ими элиминировалось в среднем до 33% церкарий эхиностоматид и немногим более 8% диплостоматид. Наименьшее количество элиминированных церкарий отмечено для вида *Zeptocerus* sp. (11,4% эхиностомных и 6,3% диплостомных).

Таким образом, и для данного семейства ручейников церкарии трематод могут служить объектами питания, но в ограниченном количестве, при отсутствии специфичного для них корма.

Обсуждение результатов

Ручейники аналогично всем остальным представителям данного класса беспозвоночных участвуют в элиминации церкарий трематод, используя их в качестве корма.

Выявленные нами ранее [Илюшина, 1976, 1977] формы элиминации церкарий трематод и факторы, влияющие на интенсивность этой элиминации, оказались идентичными и для ручейников.

В условиях эксперимента все три вида церкарий в той или иной степени элиминировались ручейниками. Наиболее активными элиминаторами оказались ручейники *Polycentropus flavomaculatus*. Ими в одинаковой степени интенсивно осуществлялся процесс элиминации церкарий всех трех видов трематод. Другие виды ручейников элиминировали в основном церкарий эхиностоматид. Количество элиминированных церкарий данного семейства составило 48,3% от числа заданных. Что касается церкарий *D. spathaceum*, то они элиминировались в незначительных количествах, в среднем на 9,4%.

Церкарий эхиностоматид мы считаем реальным компонентом в питании данной группы насекомых в условиях естественного водоема.

Элиминация церкарий *D. spathaceum* возможна среди ручейников, но интенсивность этой элиминации зависит главным образом от степени доступности этих церкарий в качестве корма, что связано с размерами насекомых. Для ручейников, размер которых превышает 8—9 мм, захват церкарий данного вида затруднен, а следовательно, элиминация их практически сводится на нет.

ЛИТЕРАТУРА

- Илюшина Т. Л. О роли водных насекомых в элиминации личиночных стадий трематод.— В кн.: II Всесоюз. симпозиум по болезням и паразитам водных беспозвоночных. Л., 1976, с. 30—32.
- Илюшина Т. Л. Экспериментальное изучение роли водных насекомых как элиминаторов личиночных стадий трематод.— Тр. ГЕЛАН, 1977, т. 27, с. 158—173.
- Илюшина Т. Л. Экспериментальное изучение роли водных насекомых в элиминации яиц трематод.— Тр. ГЕЛАН, 1982, т. 31, с. 4—11.
- Качалова О. Л. Питание личинок некоторых водных насекомых — объектов питания рыб.— Изв. АН ЛитССР, 1960, № 6 (155), с. 147—152.
- Коленкина Л. В. Питание некоторых личинок ручейников.— Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1951, т. 3, с. 44—57.

УДК 576.895.122

Моногеней рыб озер Литовского национального парка

Б. Е. Казаков

Лаборатория гельминтологии АН СССР, Москва

При выяснении структуры и функции водных биоценозов важное значение имеет знание фауны и экологии паразитов рыб, влияние которых на популяции своих хозяев крайне разнообразно. Моногеней — одна из наиболее многочисленных (по числу видов, по количественным показателям инвазии хозяина) и эпизоотологически опасных групп гельминтов пресноводных рыб.

Изучение особенностей фауны и экологии моногеней рыб в естественных озерных экосистемах является одной из первооче-

редных задач для познания своеобразия течения инвазии моногеней рыб в озерах разной трофности и промыслового воздействия.

Настоящее исследование посвящено изучению фауны моногеней рыб некоторых озер Литовского национального парка. Сведений о ней в упомянутой группе водоемов Литовской ССР в литературе нет. Тем не менее фауна моногеней рыб различных внутренних водоемов Литвы изучена довольно хорошо [Догель, Петрушевский, 1955; Петрушевский, 1957; Гецевичюте, 1958, 1960; Кротас, 1963, 1964; Рауцкис, 1970а, б, в, г, 1971, 1973 а, б, 1974, 1975, 1977; Кротас, Рауцкис, 1977; Пашкевичюте, 1975, 1978].

Материалом исследования послужили моногеней, собранные с отловленных в озерах парка (оз. Дрингис, Лаумякис, Гроудишкис, Балтис, Яскутис, Голубое) рыб в следующие сроки: июнь — август 1977 г., февраль-март, июнь — октябрь, 1978 г., апрель-май, август, 1979 г. Исследовано около 3 тыс. экз. рыб, принадлежащих к 21 виду. Микроскопическое изучение и определение до вида проводилось на препаратах, приготовленных с использованием поливинилового спирта.

В результате проведенных исследований было обнаружено 53 вида моногеней, принадлежащих к шести родам: *Dactylogyrus*, *Pseudocolpenteron*, *Ancyrocephalus*, *Tetraonchus*, *Gyrodactylus*¹, *Diplozoon*. Для каждого из обнаруженных видов приведены сведения о хозяине и месте обнаружения (таблица).

Наша работа проводилась на нескольких озерах парка, которые различны по своей морфометрии, трофности и составу ихтиофауны. Эти моменты естественно обусловили и различия в видовом составе, численности отдельных видов фауны моногеней рыб каждого водоема.

Оз. Дрингис. Мезотрофный с признаками эвтрофии водоем площадью 724,5 га с многочисленными мелководными заливами, островами. Общая зараженность моногенейми двадцати обследованных видов рыб за период работы составила 51,7%. Наибольший уровень инвазии рыб отмечен в 1978—1979 гг. (60—70%), значительно меньший в 1977 г. (34%). У рыб озера зарегистрировано 38 видов моногеней представителей пяти родов. Доминирующей группой среди них следует отметить представителей рода *Dactylogyrus* (24 вида), из которых высокими показателями инвазии своих специфичных хозяев выделяются виды: *Dactylogyrus cornu*, *D. crucifer*, *D. difformis*, *D. distinguendus*, *D. nanus*, *D. falcatus*, *D. wunderu*, *D. zandti*. К видам спородически отмеченным на своих хозяевах в оз. Дрингис за период наших исследований мы отнесли следующие: *D. cordus*, *D. cornoides*, *D. ergensi*, *D. fallax*, *D. fraternus*, *D. hemiamphibothrium*, *D. rarissimus*, *D. tincae*. Большинство обнаруженных видов дактилогирид на рыбах оз. Дрингис — широкораспространенные в

¹ Определение представителей рода *Gyrodactylus* проведено при консультации доктора Р. Эргенса.

Т а б л и ц а
Моногеней рыб озер Литовского национального парка

Вид моногеней	Хозяин	Озера				
		Дрингис	Лаумякио	Бальтис	Яскутис	Гроудинкис
<i>Dactylogyrus anchoratus</i> (Dujardin, 1845)	Карась серебряный			+	+	
	Карп				+	
<i>D. amphibothrium</i> Wagener, 1857	Ерш	+	+			+
<i>D. cordus</i> Nybelin, 1936	Елец	+				
<i>D. cornu</i> Linstow, 1878	Густера	+				
<i>D. cornoides</i> Glaser et Gussev, 1967	»	+				
<i>D. crassus</i> Kulwiec, 1927	Карась серебряный				+	
<i>D. crucifer</i> Wagener, 1857	Плотва	+	+	+		+
<i>D. difformis</i> Wagener, 1857	Красноперка	+	+	+		+
<i>D. difformoides</i> Glaser et Gussev, 1967	»	+	+			+
<i>D. distinguendus</i> Nybelin, 1937	Густера	+				
<i>D. ergensi</i> Molnar, 1964	Красноперка	+				
<i>D. extensus</i> Mueller et van Cleave, 1932	Карп				+	
<i>D. fallax</i> Wagener, 1857	Плотва	+				
<i>D. falcatus</i> (Wedl, 1857)	Лещ	+				
<i>D. formosus</i> Kulwiec, 1927	Карась серебряный				+	
	Карась золотой				+	
<i>D. fraternus</i> Wegener, 1909	Уклея	+				
<i>D. hemiamphibothrium</i> Ergens, 1956	Ерш	+				+
<i>D. inexpectatus</i> Ysjumova, 1955	Карась серебряный			+		
<i>D. intermedius</i> Wegener, 1909	То же			+		
<i>D. izjumovae</i> Gussev, 1966	Красноперка	+	+	+	+	
<i>D. minor</i> Wagener, 1857	Уклея	+				
<i>D. nanus</i> Dogiel et Bychow-sky, 1934	Плотва	+	+	+		
<i>D. rarissimus</i> Gussev, 1966	»	+				
<i>D. similis</i> Wegener, 1909	»	+				
<i>D. sphyrna</i> Linstow, 1878	»	+	+			
	Густера	+				
	Лещ	+				
<i>D. suecicus</i> Nybelin, 1937	Плотва	+	+			
<i>D. tincae</i> Gussev, 1966	Линь	+	+			

Таблица (окончание)

Вид моногегей	Хозяин	Озера				
		Дригис	Лаумякис	Бальтис	Якутис	Гродиш-кис
<i>D. tuba</i> Linstow, 1878	Язь	+				
<i>D. vaslator</i> Nybelin, 1974	Карась серебря- ный			+		
<i>D. wegeneri</i> Kulwice, 1927	Те же		+			
<i>D. wunderi</i> Bychowsky, 1931	Лещ	+	+			
<i>D. zandti</i> Bychowsky, 1933	Лещ	+	+			
<i>Pseudocolpenteron pavlovski</i> Bychowsky et Gussev, 1955	Карп			+		
<i>Ancyrocephalus percae</i> Ergens, 1966	Окунь	+	+			
<i>Tetraonchus monenteron</i> (Wagener, 1857)	Щука	+	+			+
<i>Gyrodactylus arcuatus</i> Malmberg, 1956	З-игловая колюш- ка	+				
<i>G. elegans</i> Nordmann, 1832	Лещ	+				
<i>G. gasterostei</i> Glaser, 1974	З-игловая колюшка	+				
	Окунь		+			+
<i>G. carassi</i> Malmberg, 1956	Плотва	+	+			
<i>G. leucisci</i> Zitnan, 1964	Язь	+				
<i>G. longiradix</i> Malmberg, 1956	Ерш	+				
<i>G. longoacuminatus</i> Zitnan, 1964	Серебряный ка- рась			+	+	
	Золотой карась			+	+	
<i>G. lotae</i> Gussev, 1953	Налим	+				
<i>G. lucii</i> Kulakovskaja, 1951	Щука	+				+
<i>G. prostae</i> Ergens, 1963	Плотва	+	+			
	Язь	+				
	Густера	+				
<i>G. tincae</i> Malmberg, 1956	Линь	+				
<i>G. stankovici</i> Ergens, 1970	Карп			+	+	
<i>G. vimbi</i> Schulman, 1953	Лещ	+				
	Язь	+				
<i>G. sp. 1</i>	Линь					
<i>Diplozoon homoion</i> Bychow- sky et Nagibina, 1959	Плотва	+				
<i>D. gusevi</i> Glaser H. et Gla- ser B., 1964	Густера	+				
<i>D. nipponicum</i> Goto, 1891	Карп			+	+	
<i>D. sp. 1</i>	Красноперка	+				
<i>D. sp. 2</i>	Уклея	+				
<i>D. paradoxum</i> Nordmann, 1832	Лещ	+				
		39	18	11	9	10

Палеарктике и узкоспецифичные виды моногеней. Единственный вид из выявленных нами дактилогирид, а именно *D. sphyrna* отмечен у трех видов рыб — плотва, густера, лещ. Регистрация *D. sphyrna* у этих видов рыб не раз отмечалась в литературе. При общеизвестной строгой хозяйинной приуроченности моногеней вышеуказанное явление объясняется возможностью образования гибридов между представителями родов карповых *Rutilus*, *Abramis*, *Blicca* [Быховский, 1957]. При этом трудно судить о степени облигатности и факультативности каждого из трех указанных выше видов рыб относительно паразитирования на них *D. sphyrna*, поскольку в различных водоемах степень зараженности этим видом моногеней плотвы, густеры и леща сильно варьирует. Тем не менее из наших данных следует, что лещ и особенно густера — представители двух филогенетически и экологически близких групп карповых являются облигатными хозяевами *D. sphyrna*. Об этом свидетельствуют: более высокие показатели зараженности данным видом дактилогирид густеры (экстенсивность 19,6%, индекс обилия 5,9 экз.) и леща (экстенсивность 8,1%, индекс обилия 2,6 экз.) по сравнению с плотвой (экстенсивность 2,6%, индекс обилия 0,03 экз.) в озерах парка; отсутствие *D. sphyrna* на плотве в тех озерах, в ихтиофауне которых нет густеры и леща (оз. Гроудишкис, Балтис, Яскутис).

Из гиродактилид у рыб оз. Дрингис отмечено 10 видов. Наиболее часто встречаемыми были виды: *Gyrodactylus prostrae*, *G. elegans*, *G. gasterostei*, *G. lucii*, *G. vimbi*, *G. arcuatus*. Эктопаразиты специфичные для ерша, налима (*G. longiradix* *G. lotae*) отмечены единичными находками. Среди выявленных видов гиродактилид рыб оз. Дрингис заслуживает внимания регистрация *G. vimbi* Schulman, 1953 на лещах и сеголетках язя. Это специфичный паразит сырти (*Vimba vimba* L) отмечался у данного вида рыб в низовьях р. Неман [Пашкевичуте, 1975, 1978]. Следует заметить, что оз. Дрингис расположено в бассейне р. Жеймяна — притока р. Нярис — места основных нерестилищ сырти, мигрирующей по р. Неман [Вольскис и др., 1970]. Обнаружение специфичного паразита сырти на филогенетически (лещ) и экологически (язь) близких сырти видов рыб оз. Дрингис — вероятно, результат перехода паразита на нового хозяина вследствие исчезновения облигатного хозяина из фауны озера. Вполне возможно, что в недалеком прошлом оз. Дрингис имело непосредственную связь с р. Жеймянной, и мигрирующая на нерест сырть достигала оз. Дрингис. По мере ухудшения связи озера с рекой сырть потеряла возможность проникновения в озеро из речных систем, тем не менее ее специфичный ectoparasit сохранился у тех видов рыб озера, которые находятся в филогенетическом и экологическом родстве с сыртью. Встречаясь на новых хозяевах, паразит не претерпел каких-либо видимых изменений в своей морфологии. Об этом свидетельствуют приводимый нами рисунок и мерные характеристики прикрепительного аппарата *G. vimbi* с разных видов рыб (рис. 1, табл. 2).

Таблица 2

Размеры (в мм) хитиноидных элементов прикрепительного диска
Gyrodactylus vimbi Schulman, 1953 с разных видов рыб

Признак	Ergens, Lom, 1970	Наши данные	
	<i>Vimba vimba</i>	<i>Abramis brama</i> n=5	<i>Leuciscus idus</i> n=5
Срединные крючья:			
общая длина	0,062	0,061—0,063	0,054—0,061
длина основной части	0,046	0,044—0,048	0,039—0,044
длина острия	0,032	0,032—0,034	0,027—0,031
длина внутреннего от- ростка	0,019	0,017—0,020	0,017—0,019
Краевые крючья:			
общая длина	0,029	0,027—0,031	0,027
длина крючка	0,006	0,007	0,007
длина рукоятки	—	0,022—0,024	0,020—0,022
длина мембраны рукоят- ки	—	0,010—0,012	0,012
Пластинки:			
длина основной	0,007	0,010—0,012	0,005—0,007
ширина основной	0,027	0,027—0,030	0,022—0,026
длина мембрановидного продолж.	0,014	0,014—0,017	0,012
ширина дополнительной пластинки	0,018	0,020—0,022	0,014—0,017

n — число измеренных экземпляров паразитов.

Фауна высших моногеней рыб оз. Дрингис представлена диплозоонами, среди которых наиболее часто встречаемым был вид *D. homoion*.

Оз. Лаумякис. В этом сравнительно небольшом (12,8 га), но глубоком озере (до 30 м) нами было обследовано 336 экз. 8 видов рыб. Общая зараженность рыб моногеней была 41,9%, причем в 1977 г. она составляла 19,8%, а в 1978, 1979 гг. соответственно 40,18 и 60,15%. Эти данные свидетельствуют об увеличении степени инвазии рыб оз. Лаумякис моногеней в 1979 г. по сравнению с 1977 г. У обследованных видов рыб выявлено 18 видов моногеней. Доминирующую группу составляют дактилогириды, а из них наиболее часто встречаемыми были такие виды, как *D. crucifer*, *D. difformis*, *D. nanus*, *D. similis*, *D. izyumovae*. Низкие показатели зараженности своих дефинитивных хозяев отмечены для видов *D. sphyrna*, *D. suecicus*. Видимо небольшое количество вскрытых экземпляров лещей (3) за период наших исследований не позволило обнаружить у данного вида рыб *D. sphyrna*, в то время как у плотвы (вскрытой в достаточном количестве экземпляров) этого водоема *D. sphyrna* был обнару-

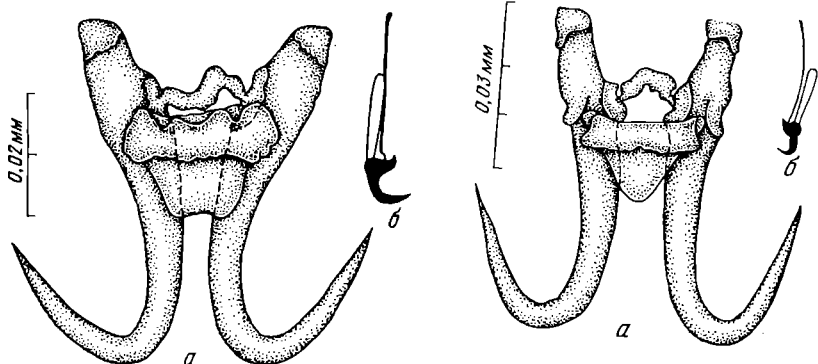


Рис. 1. Элементы прикрепительного диска *Gyrodactylus vimbi* Schulman, 1953 с леща

a — срединные крючья с соединительными пластинками; *б* — краевой крючок

Рис. 2. Элементы прикрепительного диска *Gyrodactylus* sp. с линя

a — срединные крючья с соединительными пластинками; *б* — краевой крючок

жен. Фауна гиродактилид рыб оз. Лаумякис представлена двумя видами (*G. carassi*, *G. gasterostei*): первый был обнаружен на плотве, второй — на окуне. Вероятно, последняя находка — это случайное явление: регистрация специфичного для колюшек вида гиродактилид на окуне. Хотя по устному сообщению Р. Эргенса (R. Ergens), вид *G. gasterostei* встречается на молоди различных видов рыб. На жабрах одного (из 3 вскрытых) линя было обнаружено несколько экземпляров гиродактилюсов, видовую принадлежность которых мы не указываем из-за неуверенности в ее самостоятельности вследствие малого количества материала (3 экз.). Тем не менее мы приводим рисунки, описание найденных экземпляров гиродактилюсов, которых мы обозначаем как *Gyrodactylus* sp.

Gyrodactylus sp. (рис. 2). Средних размеров черви, длиной 0,43—0,58 мм, шириной 0,10—0,12 мм. Краевые крючья обычного типа, но массивные; длина рукоятки 0,024—0,026 мм, самого крючка (основания) 0,009 мм, длина мембраны рукоятки 0,015—0,017 мм. Срединные крючья с мощным острием, хорошо выраженной суставной подушечкой и слабо развитой суставной ямкой; общая длина их 0,054—0,060 мм, длина основной части 0,041—0,044 мм, внутреннего отростка 0,014—0,017 мм, острия — 0,027—0,034 мм. Соединительная пластинка наружных отростков (спинная) обычного типа с несколько расширенной средней частью; ее размеры 0,003×0,014—0,015 мм. Основная соединительная (брюшная) пластинка с мощно развитыми концами, имеющими глубокие выемки; ее размеры 0,009×0,024—0,026 мм. Мембрановидное продолжение широкое, задний край его широкий с полой выемкой; длина его 0,009—0,010 мм. Копулятивный

орган рассмотреть не удалось. При анализе фауны моногеноидей рыб оз. Лаумякис обращает внимание отсутствие у карповых этого водоема представителей рода *Diplozoon*.

Оз. Гроудишкис. Небольшой по площади (26,3 га) с мелководными, заросшими заливами, эвтрофный водоем. Было обследовано 103 экз. видов рыб. Общая зараженность моногенами составила 43,7%. Выявлено 10 видов моногеней, из них наиболее многочисленными были виды *Dactylogyrus crucifer*, *Diplozoon homoion*. Довольно бедная (по числу обнаруженных видов) фауна моногеней рыб этого озера, вероятно, связана с малым количеством исследуемого материала, имеющегося в нашем распоряжении. Тем не менее обращает внимание значительная зараженность плотвы *D. homoion* (экстен. 28,5; индекс обилия 0,3) по сравнению с полным отсутствием этого вида моногеней у плотвы оз. Лаумякис.

Оз. Балтис. По площади водного зеркала в 4 раза больше оз. Лаумякис с мелководными заливами, островами. И если хозяйственная деятельность человека на предыдущих трех озерах парка ограничивалась спортивным любительским рыболовством, то оз. Балтис и последующее оз. Яскутис — водоемы промышленного рыбоводства. С этой целью озера обрабатывали полихлорпином и после уничтожения аборигеновой фауны сюда запустили карпа, карася, пелядь. В период наших исследований эти водоемы уже давали товарную продукцию. Нами в оз. Балтис было обследовано 142 экз. 6 видов рыб. Помимо «культурных» акклиматизантов (карпа, карася, пеляди) нам удалось вскрыть плотву, окуня и красноперку, которые были, по-видимому, завезены вместе с посадочным материалом и успешно здесь прижились. Общая зараженность рыб моногенами составила 19,7%. Было выявлено 11 видов моногеней, в основном представители рода *Dactylogyrus*; среди них наиболее высокие показатели отмечены у следующих: *Dactylogyrus intermedius*, *D. crucifer*, *D. difformis*, *D. izjumovae*. Небольшое количество вскрытий карпа (5 экз.) не позволяет нам в полной мере судить о фауне моногеней этого вида рыб в оз. Балтис, где у него найдено два вида *Diplozoon nipponicum*, *G. stankovici*. В фауне моногеней серебряных карасей озера доминировал *D. intermedius*. (экстен. 50%; индекс обилия 16,4), при низкой встречаемости и численности видов *D. wegeneri* (экстен. 7,1%; индекс обилия 0,7), *D. inexpectatus* (экстен. 7,1%; индекс обилия 0,07), *D. anchoratus* (экстен. 7,1%; индекс обилия 0,1). При полном отсутствии моногеней у довольно значительного количества исследованных экземпляров (86) пеляди и окуня озера, тем не менее показатели зараженности моногенами плотвы и красноперки лежат в пределах 40—50%, при ограниченном наборе паразитирующих видов — у плотвы два, у красноперки три вида паразитов с низкими показателями индексов обилия (0,1—2,1 экз.). Гиродактилюсы, как и диплозооны, отмечены только у «культурных» акклима-

тизантов — карпе, карасе и не найдены у плотвы, окуня и красноперки.

Оз. Яскутис. Меньший по площади (39,4 га), чем оз. Балтис. более мелководный, значительнее эвтрофированный водоем, используется после обработки полихлорпинена в выращивании пеляди, карпа, карася. Было обследовано 164 экз. 7 видов рыб. Общая зараженность моногеней составила 41,1%. Выявлено 9 видов моногеней, из которых массовыми были следующие: *D. anchoratus*, *D. formosus*, *D. extensus*, *Diplozoon nipponicum*, *Gyrodactylus stancovici*, единичными — *D. crassus*, *D. vastator*, *Pseudocolpenteron pavlovskii*. Среди редких находок некоторый интерес представляет регистрация *P. pavlovskii* у карпов оз. Яскутис. Этот вид моногеней был описан с европейского сазана из южных водоемов СССР и отмечался в пределах естественного ареала своего облигатного хозяина, т. е. в водоемах, относящихся к бассейнам Средиземного, Черного, Каспийского, Аральского морей и оз. Иссык-Куль. С выведением культурной формы сазана-карпа и его акклиматизацией в различных водоемах Палеарктики ареал *P. pavlovskii* значительно расширился. Наша находка этого паразита у карпов оз. Яскутис — первая регистрация *P. pavlovskii* в водоемах Литвы.

Обращает внимание несколько иная по видовому составу фауна моногеней серебряного карася оз. Яскутис, чем таковая оз. Балтис. У серебряного карася озера отмечены следующие виды моногеней: *Dactylogyrus formosus* (экстенс. 25%; индекс обилия 0,5), *D. crassus* (экстенс. 12,5; индекс обилия 0,2), *D. vastator* (экстенс. 6,2%; индекс обилия 0,1), *D. anchoratus* (экстенс. 12,5%; индекс обилия 0,1), *Gyrodactylus longoacuminatus* (экстенсивность 25%, индекс обилия 2).

Единственным общим видом для фауны моногеней серебряного карася указанных выше 2 озер был *D. anchoratus*. Этот же эпизоотологически опасный вид моногеней был отмечен у карпов оз. Яскутис (экстенсивность 45,6%, индекс обилия 3,1 экз.). Кроме того, при доминировании (по показателям зараженности) в фауне моногеней карася оз. Яскутис вида *D. formosus* у этого вида рыб был зарегистрирован *D. vastator*, вызывающий у молодки карпа в водоемах умеренных и южных широт сильные эпизоотии. Регистрация в оз. Яскутис у карася и карпа общих видов моногеней может свидетельствовать о резервентной роли карася в сохранении эпизоотологически опасных для карпа видов моногеней, учитывая при этом тугорослость карася, лучшую способность переживать неблагоприятные условия в водоеме, растянутый (порционный) характер нереста (тем самым более длительное в течение года, чем у карпа, наличие в водоеме младших возрастных групп рыб, более восприимчивых к инвазии моногеней). Кроме того, отмеченный выше разный видовой состав фауны моногеней карасей 2 озер может свидетельствовать о том, что посадочный материал для этих озер брался из разных хозяйств.

В оз. Яскутис помимо карпа, карася, пеляди было обследовано значительное количество (58 экз. «сорных» акклиматизантов — верховка, пескарь, плотва, окунь), на которых не было найдено ни одного вида моногеней. Пелядь оз. Яскутис, как и оз. Балтис, не заражена моногенями.

Оз. Голубое. Олиготрофное с признаками дистрофии маленькое (12,5 га) лесное озеро, подобное лесным «ламбам» северных широт. Ихтиофауна представлена окунем. За период работ было обследовано 202 экз. окуня. Моногеней найдено не было.

Таким образом, полученные нами результаты по изучению фауны моногеней рыб озер Литовского национального парка позволяют сделать следующие выводы.

Общая зараженность моногенями обследованных видов рыб в озерах парка находилась в пределах 19—52%. Наибольший уровень зараженности рыб отмечен в 1979 г., меньший в 1977 г.

Фауна моногеней 21 вида рыб, обследованных в 6 озерах Литовского национального парка, представлена 53 видами. Среди них *Dactylogyrus cordus*, *D. hemiamphibothrium*, *D. inexpectatus*, *D. izjumovae*, *Pseudacolpenteron pavlovskii*, *Gyrodactylus leucisci*, *G. longiradix*, *G. lotae*, *G. prostae*, *G. longoacuminatus*, *G. gasterostei*, *G. carassi*, *G. stankovici* впервые регистрируются у рыб внутренних водоемов Литовской ССР.

Наибольшее число видов моногеней отмечено у представителей карповых: плотва — 10 видов, серебряный карась — 8, лещ — 7, красноперка — 6. Не найдено моногеней у ряпушки, пеляди, угря, пескаря, шиповки.

Регистрация *G. vimbi* Schulman, 1953 паразиты сырти (*Vimba vimba* L.) на лещах и сеголетках язя оз. Дрингис, — вероятно, результат перехода паразита на нового хозяина вследствие исчезновения основного хозяина из ихтиофауны озера.

Большое число видов моногеней обнаружено у рыб оз. Дрингис (39) — мезотрофного с признаками эвтрофии водоема, наибольшего по площади, с наиболее разнообразной ихтиофауной. Меньшее — у рыб оз. Яскутис (9) — небольшого по площади, дважды обработанного ихтиоцидом и зарыбленного шестью видами рыб. Не найдены моногеней у окуней олиготрофного с признаками дистрофии в оз. Голубом.

У рыб озер парка, используемых в промышленном рыбоводстве (оз. Балтис, оз. Яскутис), зарегистрированы эпизоотологически опасные виды моногеней, общие для серебряного карася и карпа. Своеобразие экологии серебряного карася и его фауна моногеней делает этот вид рыб в озерах парка резервентом опасных видов эктопаразитов карпа.

Различия в видовом составе фаун моногеней серебряного карася из озер Яскутис и Балтис, вероятно, свидетельствует о разных источниках посадочного материала при зарыблении близлежащих озер. При неоднократном же зарыблении этих озер, последнее будет способствовать качественному обогащению фауны моногеней серебряного карася как резервента эпизоотологически опасных видов эктопаразитов для карпа.

- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 509 с.
- Вольскис Р., Мороз В. Н., Суханова Е. Р. III нерест.— В кн.: Биология и промысловое значение рыбцов (*Vimba*) Европы. Вильнюс, 1970, с. 105—132.
- Догель В. А., Петрушевский Г. К. Некоторые итоги и очередные задачи изучения заболеваний рыб в Прибалтийских республиках.— Тр. АН ЛитССР. Сер. биол. наук, 1955, т. 2, с. 131—139.
- Гецевичюте С. И. Паразитофауна рыб залива Куршю-Марес.— Тр. Ин-та биол. АН ЛитССР, 1958, т. 3, с. 101—139.
- Гецевичюте С. И. Материалы по возрастной динамике паразитофауны рыб залива Куршю-Марес.— В кн.: Куршю-Марес. Вильнюс, 1960, с. 521—540.
- Кротас Р. А. Паразиты рыб внутренних водоемов Литовской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс: Ин-т биологии АН ЛитССР, 1963.
- Кротас Р. А. Комплексное ихтиологическое исследование Каупасского водохранилища (5. Паразитофауна рыб).— Тр. АН ЛитССР. Сер. В, 1964, т. 2(34), с. 87—95.
- Кротас Р. А., Рауцкис Э. Ю. Паразитофауна окуня водохранилища Литовской ГРЭС (Электрени).— В кн.: XIX Науч. конф. по изучению и освоению водоемов Прибалтики и Белоруссии: Тез. докл. Минск, 1977, с. 89—90.
- Пашкевичюте А. С. К изучению моногенетических сосальщиков рыб залива Куршю-Марес.— В кн.: Проблемы паразитологии. Киев, 1975, ч. 2, 99—100.
- Пашкевичюте А. С. Моногены рыб залива Куршю-Марес.— Тр. АН ЛитССР. Сер. В, 1978, т. 4(84), с. 73—80.
- Петрушевский Г. К. К вопросу о причине гибели линей в озерах Литовской ССР.— Изв. Всесоюз. науч. исслед. ин-та озерного и речного х-ва, 1957, т. 42, с. 331—332.
- Рауцкис Э. Ю. Сравнительная характеристика паразитофауны плотвы некоторых озер юга Литовской ССР.— В кн.: Науч. труды Эстонс. с.-х. Академии (Материалы паразитологии). Таллин, 1970а, № 70, с. 136—137.
- Рауцкис Э. Ю. Паразиты основных промысловых рыб озера Дуся.— Тр. АН ЛитССР. Сер. В, 1970б, т. 2(52), с. 109—118.
- Рауцкис Э. Ю. Данные о сезонной динамике паразитофауны окуня озера Дуся.— *Acta parasitologica Lituanica*, 1970b, v. 10, с. 123—128.
- Рауцкис Э. Ю. Сезонная изменчивость паразитофауны щуки озера Дуся.— *Acta parasitologica Lituanica*, 1970, v. 10, с. 128—136.
- Рауцкис Э. Ю. К гельминтофауне плотвы (*Rutilus rutilus*) озер разного термического режима южной части Литовской ССР.— В кн.: Материалы науч. конф. Всесоюз. о-ва гельминтологов. М., 1971, вып. 23, с. 226—230.
- Рауцкис Э. Ю. Изменения паразитофауны щуки озера Обялия в период 1955—1971 гг.— В кн.: Материалы VI Прибалт. научно-коорд. конф. по вопросам паразитологии. Вильнюс, 1973а, с. 122—125.
- Рауцкис Э. Ю. Материалы по паразитофауне окуня некоторых озер Литвы.— В кн.: Материалы VI Прибалт. научно-коорд. конф. по вопросам паразитологии. Вильнюс, 1973б, с. 125—129.
- Рауцкис Э. Ю. Сезонное изменение паразитофауны щуки в некоторых озерах с разным термическим режимом.— *Acta parasitologica Lituanica*, 1974, v. 12, с. 63—75.
- Рауцкис Э. Ю. Сравнительная характеристика паразитофауны леща озер Дуся, Обялия, Шлавантас и Галстас, отличающихся разным термическим режимом.— Тр. АН ЛитССР. Сер. В, 1975, т. 4(72), с. 87—94.
- Рауцкис Э. Ю. Сезонная зараженность окуня паразитами в разнотипных по термическому режиму озер Обялия, Шлавантас и Галстас.— Тр. АН ЛитССР, 1977, т. 4(80), с. 63—73.
- Ergens R., Lom J. Puvodci parazitarnich nemoci ryb.— *Nakladatelstvi Ceskoslovenske akademie ved*. Praha, 1970. 383 S.

Выделение, очистка и некоторые свойства протеиназы нематоды *Rhabdias buffonis*

Т. Г. Колоскова

Лаборатория гельминтологии АН СССР, Москва

В настоящее время расширяются исследования по метаболизму беспозвоночных, особенно в направлении изучения ферментов, которые катализируют процессы обмена, в частности процессы расщепления белка. Использование современных методов очистки и применение синтетических субстратов позволяет полнее охарактеризовать протеолитические ферменты изучаемых организмов и ввести дополнительные критерии для изучения филогенетических связей между ними и протеиназами позвоночных [Neurath et al., 1970].

Особый интерес в этом плане представляет исследование протеиназ у гельминтов, в частности нематод. В работах Роджерс [Rogers, 1941], Ли [Lee, 1965] была показана количественная зависимость активности протеолитических ферментов нематод от характера питания. Однако работ, посвященных изучению природы и свойств протеолитических ферментов у нематод различной экологии в настоящее время сравнительно немного. Полностью отсутствуют работы, посвященные изучению пищеварительных ферментов нематод, паразитирующих у представителей класса земноводных.

Настоящая работа посвящена выделению, очистке и изучению некоторых свойств протеиназы нематод *Rhabdias buffonis*, паразитирующих в легких лягушек *Rana temporaria*.

Материалы и методы

Нематод извлекали из легких лягушек, промывали несколько раз в физиологическом растворе Рингера для холоднокровных и замораживали при -17° . Затем нематод гомогенизировали в растворе 0,3% NaCl и экстрагировали в течение суток на магнитной мешалке при $+4^{\circ}$. На следующий день гомогенат центрифугировали 15 м при 10 000 об/м при 0° . На неочищенном супернатанте была проведена предварительная работа по определению оптимума pH реакции расщепления казеина под действием протеолитических ферментов нематоды *R. buffonis* в широком диапазоне pH от 1 до 9 с интервалом в 1,0 и в области оптимума с интервалом в 0,1. Протеолитическую активность определяли по методу Ансона в модификации Каверзневой [1971], используя в качестве субстрата 0,1%-ный раствор казеина. Результаты рассчитывались по калибровочной кривой, построенной по чистому

тирозину. Для изучения влияния различных активаторов и ингибиторов на протеиназы в инкубационную смесь вносили по 10 мкМ солей различных металлов, а также цистеина и ЭДТА.

Процедура очистки проводилась следующим образом. Супернатант, полученный указанным выше способом, в количестве 5 мл наносили на колонку размерами 2,5×90 см, заполненную Сефадексом G-100. Элюирование проводили 0,3%-ным раствором NaCl. В каждой фракции объемом 3 мл определяли содержание белка по методу Лоури [Lowry et al., 1951] и общую протеолитическую активность. По этим данным, были построены диаграммы элюции. Фракции 26—34, обладавшие максимальной протеолитической активностью, объединяли, концентрировали с помощью диализа против сухой сахарозы и использовали для дальнейших исследований. Для контроля чистоты выделенного фермента проводили электрофорез в полиакриламидном геле по методике фирмы REANAL. На трубочки наносили в одном случае общий экстракт из нематод, в другом случае концентрат после диализа. Сила тока равнялась 5 миллиамперам на каждую трубочку. После завершения электрофореза трубочки окрашивали красителем Амидочерным-10-В и по количеству полос судили о чистоте выделенного препарата.

В очищенном препарате определяли специфическую активность по расщеплению синтетических субстратов: N-бензоил-L-аргинин-р-нитроанилида и Карбобензокси-L-глутамил-L-тирозина. Расщепление синтетического субстрата БАПА, специфичного для амидазного действия трипсина и катепсина В определяли по приросту светопоглощения при 410 нм за счет р-нитроанилида, освобождающегося при ферментативном гидролизе субстрата [Erlanger, Kokowsky, Cohen, 1961]. Расщепление синтетического субстрата Кбз-Глю-Тир, специфичного при различных значениях рН для катепсина А, катептической карбоксипептидазы и пепсина проводили по методу Рийл, Портер [Ryle, Porter, 1959].

Результаты

Эксперименты по определению оптимума рН действия протеолитических ферментов нематоды *R. buffonis* на естественный субстрат — казеин — показали, что максимальная активность находится в кислой области рН с оптимумом 2,6—2,8 (рис. 1). При рН выше 6 гидролиз практически отсутствовал. Поскольку протеиназы нематоды *R. buffonis* обладают максимальной активностью в кислой среде, мы предположили, что они имеют катепсиноподобную природу. Для этого необходимо было определить, как они реагируют на соли различных металлов, вещества, содержащие SH-группу и ЭДТА.

Показатели влияния некоторых химических соединений на активность протеиназы нематод *Rhabdias buffonis* были следующими:

Вещество	Прирост или снижение активности по отношению к контролю, %	Вещество	Прирост или снижение активности по отношению к контролю, %
CaSO ₄	—7	FeCl ₃	—29
MgCl ₂	—1	CoSO ₄	—41
ZnSO ₄	—15	MnCl ₂	—42
AgNO ₃	—8	ЭДТА	—25
CuSO ₄	+1	Цистеин	+405

Как видно из этих данных, наибольший ингибирующий эффект давало внесение в инкубационную смесь солей Со и Мп «максимальный активирующий» — внесение 10 мкМ цистеина — вещества, содержащего тиоловые группы.

Такая реакция протеолитического фермента свидетельствует о том, что данный фермент относится к классу тиоловых протеиназ, т. е. содержит в своем активном центре SH-группы. К данному классу протеиназ относятся также катепсины В и С, катептическая карбоксипептидаза млекопитающих и некоторые протеолитические ферменты растений и микроорганизмов.

Для дальнейшего изучения субстратной специфичности протеиназ *R. buffonis* была проведена очистка с помощью гель-фильтрации через колонку с Сефадексом G-100, как описано в методике. Диаграмма элюции белка и протеолитической активности представлена на рис. 2. Фракции от 26 до 34, обладавшие максимальной протеолитической активностью объединяли, концентрировали и использовали для определения субстратной специфичности. Очистка сопровождалась электрофоретическим изучением, которое показало, что после фракционирования через колонку с Сефадексом G-100 получен гомогенный препарат белка, обладающего протеолитической активностью (рис. 3).

Расщепление синтетического субстрата БАПА проводили при значениях pH среды 2,8, 5,3 и 7,8, что соответствовало: 1 — оптимуму pH изучаемого фермента (рис. 1), 2 — оптимуму pH катепсина В [Greenbaum, Fruton, 1957] и 3 — оптимуму pH трипсина [Нортроп, Кунитц, Херриотт, 1950]. Опыты проводились как в присутствии цистеина, так и в отсутствии его. В результате проведенного исследования было обнаружено, что ни в одном случае не наблюдается расщепление субстрата БАПА. Это дает нам возможность считать, что данный фермент не является подобным трипсину и катепсину В позвоночных.

Затем мы провели серию опытов по изучению расщепления синтетического субстрата Кбз-Глю-Тир при значениях pH 2,8; 3,2 и 5,3, что соответствовало: 1 — оптимуму pH изучаемого фермента, 2 — оптимуму pH катептической карбоксипептидазы [Greenbaum, Sherman, 1962] и 3 — оптимуму pH катепсина А [Iodice, 1967]. Опыты проводились как в присутствии, так и в отсутствии цистеина. Результаты опытов показали, что протеиназа *R. buffonis* активно расщепляла вышеназванный субстрат при pH 5,3, а в присутствии цистеина скорость процесса увеличивалась в 5 раз.

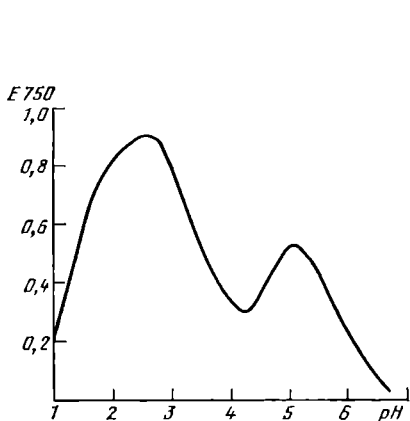


Рис. 1. Активность протеиназы *Rhabdias buffonis* в зависимости от pH среды

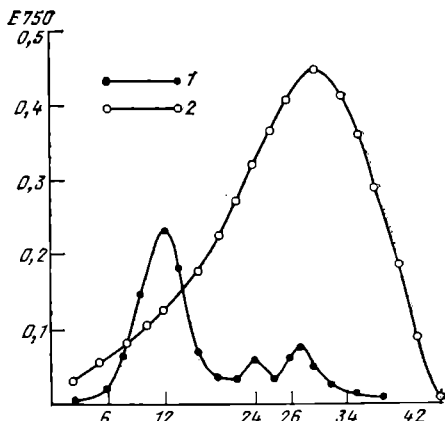


Рис. 2. Гель-фильтрация экстракта *Rhabdias buffonis* через колонку с сефадексом G=100

по абсциссе — номера фракций; по ординате — содержание белка в каждой фракции по Лоури (1) и скорость ферментативного гидролиза казеина по приросту экстинкции при 750 мμ (2)

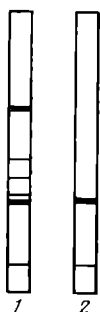


Рис. 3. Электрофореграммы, полученные при геле-электрофорезе препаратов протеиназы *Rhabdias buffonis*

На колонку наносили 0,2 мл: 1 — экстракта из нематод *R. buffonis*; 2 — препарата протеиназы, полученного в результате гель-фильтрации через колонку с сефадексом G=100 и последующего концентрирования

Что касается сдвига оптимума pH, то известно, что оптимум действия некоторых протеолитических ферментов на синтетические субстраты смещается в более щелочную область, чем при гидролизе естественных субстратов — белков.

Полученные результаты пока не позволяют нам с уверенностью идентифицировать исследуемую протеиназу с определенным протеолитическим ферментом позвоночных, поскольку катепсин А не активируется цистеином, а активирующаяся цистеином катептическая карбоксипептидаза расщепляет данный субстрат при другом оптимуме pH.

Таким образом, из проделанной нами работы можно сделать следующие выводы.

1. Протеиназа нематод *R. buffonis* относится к классу тиоловых ферментов, так как активируется сульфгидрильными соединениями и ингибируется ионами CO_3^{2+} и Mn^{2+} .

2. Протеиназа не является подобной трипсину и катепсину В позвоночных ввиду отсутствия расщепления специфического субстрата (БАПА).

3. Протеиназа нематод *R. buffonis* расщепляет белки в кислой области рН с оптимумом при рН 2,6—2,8 и расщепляет синтетический субстрат Кбз-Глю-Тир в области рН 5,3.

4. В настоящее время протеиназа нематод *R. buffonis* не может быть с уверенностью отнесена ни к одному из известных типов пептидил-пептидгидролаз ввиду наличия характерных, только ей присущих, особенностей.

ЛИТЕРАТУРА

- Каверзнева Е. Д. Стандартный метод определения протеолитической активности для комплексных препаратов протеиназ.— В кн.: Прикладная биохимия и микробиология, 1971, т. 7, вып. 2, с. 36.
- Нортрон Д., Кунитц М., Херриотт Р. Кристаллические ферменты. М.: Изд-во иностр. лит., 1950, с. 134—139.
- Erlanger B. F., Kokowsky N., Cohen W. The preparation and properties of two new chromogenic substrates of trypsin.— Arch. Biochem. and Biophys., 1961, b. 95, p. 271.
- Greenbaum L. M., Fruton J. S. Purification and properties of beefspleen cathepsin B.— J. Biol. Chem., 1957, vol. 226, p. 173.
- Greenbaum L. M., Sherman R. Studies on Catheptic carboxypeptidase.— J. Biol. Chem., 1962, vol. 234, p. 2885.
- Iodice A. A. The carboxypeptidase nature of cathepsin A.— Arch. Biochem. Biophys., 1967, vol. 121, p. 241.
- Lee D. L. The physiology of nematodes. Edinburgh; London: Oliver and Boyd, 1965.
- Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent.— J. Biol. Chem., 1951, vol. 1, p. 265—267.
- Neurath H., Bradshaw R. A., Arnon R. Structure-Function relationships of proteolytic enzymes/Ed. Desnuelle et al. N. Y.: Acad. Press, 1970.
- Rogers W. P. Digestion in parasitic nematodes. III. The digestion of proteins.— J. Helminthol., 1941, vol. 19, bd. 1, p. 47—58.
- Ryle A. P., Porter R. R. Parapepsins: Two proteolytic enzymes associated with porcine pepsin.— Biochem. J., 1959, vol. 73, N 1, p. 75—86.

УДК 576.895.121

Естественное заражение копепод процеркоидами цестод в водоеме в зависимости от различных экологических условий

Г. И. Маркевич, Б. И. Куперман

Институт биологии внутренних вод АН СССР, Борок, Ярославская обл.

Роль зоопланктонных организмов как промежуточных хозяев в циклах развития цестод рыб хорошо известна. Вместе с тем в большинстве работ, посвященных этому вопросу, механизм и количественные показатели заражения планктонных рачков, взаимоотношения личинки паразита с промежуточным хозяином изучались в лабораторном эксперименте. Экспериментальное заражение определяет обычно физиологическую, потенциальную способность копепод участвовать в цикле развития паразита в

природе, не отражая их реальной роли как первых промежуточных хозяев в водоеме [Watson, Price, 1960; Дубинина, 1966]. В природе заражение веслоногих ракообразных обусловлено не только физиологическими особенностями хозяина, а в значительной степени экологическими условиями. Исследования заражения планктеров в естественных условиях немногочисленны [Guttowa, 1963; Watson, Lawler, 1965; Доброхотова, 1973 а, б]. Между тем такие данные необходимы для правильного понимания процессов формирования и развития паразитоценоза, так как экологические особенности водоемов в большинстве случаев оказываются решающими [Гаврилова, 1969; Куперман, 1973, 1978; Шульман и др., 1974]. Наиболее существенными чертами функционирования планктонного ценоза служат многолетние и сезонные изменения видового состава, вертикальная структура сообщества и ее суточная динамика, которые в значительной степени определяются особенностями гидрологии и гидрохимии водоемов. Изучение роли этих факторов в инвазировании веслоногих рачков процеркоидами цестод рода *Proteocephalus* в одном из озер европейской части СССР и стало целью настоящей работы.

Материал и методика

Исследования проводились на Сиверском озере, входящем в состав Северо-Двинской системы, в течение 1974—1978 гг.

Сиверское озеро — один из наиболее глубоких водоемов Северо-Двинской системы. Относительно небольшая площадь (6 км²) и значительные (до 28 м) глубины приводят к устойчивой летней стратификации [Чиркова, Мордухай-Болтовской, 1971]. Во второй половине лета кислород из гипolimниона, как правило, исчезает, что способствует интенсификации процессов сульфатредукции и выделения метана [Кузнецов, Романенко, 1963]. Среди водохранилищ и озер этого района вода Сиверского озера обладает самыми высокими значениями рН, повышенной жесткостью, наименьшей цветностью и автохтонным характером происхождения растворенной органики [Скопинцев, Бакулина, Кузнецов, 1971]. В целом озеро может быть отнесено к мезотрофному типу [Минеева, 1979]. Литературные данные по зоопланктону этого водоема немногочисленны и фрагментарны [Ривьер, 1977, 1978].

Пробы зоопланктона ежегодно собирались количественной сетью Джудая на постоянной станции (глубина 20 м) в конце июля — начале августа. Распределение зараженности рачков по акватории озера изучалось в августе 1978 г. на 47 станциях. Одновременно с этим производилось детальное изучение вертикальной структуры зоопланктона и его динамики в течение суток. На суточной станции сбор проводился 10-литровым батометром Дьяченко-Кожевникова с горизонтов 0—2, 3—5, 6—8, 9—11, 12—14, 15—17, 18—21 м. Сбор проб зоопланктона сопро-

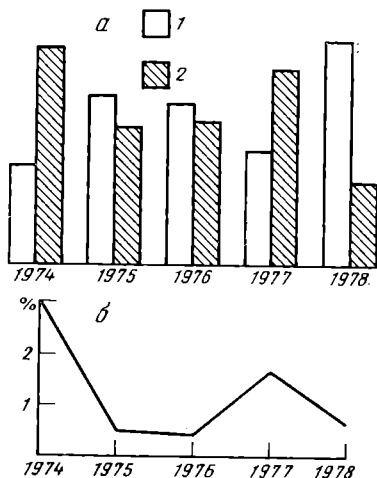
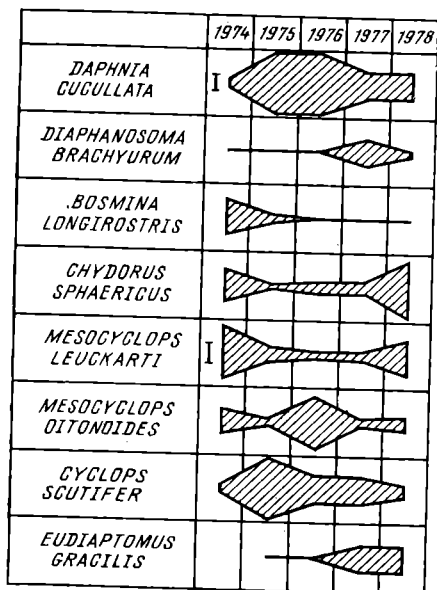


Рис. 1. Соотношение численности массовых видов планктонных ракообразных оз. Сиверского в 1974—1978 гг. (относительные величины для клadoцeр и копепоd рассчитывались отдельно). Длина масштабных линий соответствует 25%

Рис. 2. Относительная доля копепоd в рачковом планктоне Сиверского озера и экстенсивность заражения *Cyclops scutifer* процеркоидами в 1974—1978 гг.

а — соотношение общих численностей клadoцeр (1) и копепоd (2); б — экстенсивность заражения *C. scutifer* процеркоидами рода *Proteocephalus*; по оси ординат — экстенсивность заражения, % по оси ординат — годы исследований

вождался измерением температуры, содержания растворенного кислорода, определением общей численности микроорганизмов на тех же горизонтах. В металимнионе пробы собирались через каждые 0,3 м. Для определения экстенсивности заражения анализировалось не менее 300 веслоногих рачков на каждой станции (у *Cyclops scutifer* просматривалось по 500—1000 экз.). Всего исследовано 321 тыс. экз. веслоногих рачков.

Результаты исследования

Зоопланктон Сиверского озера в период исследования был представлен 64 видами. Из них коловраток — 40, ветвистоустых — 16 и планктонных веслоногих — 8. Количественные соотношения численности и биомассы отдельных видов и групп в разные годы были неодинаковы (рис. 1). Такие различия не могут быть объяснены только разными календарными сроками сбора планктона, по-видимому, вызваны экологическими особенностями данных лет. Практически одинаковые соотношения стадий моноциклического рачка *Cyclops scutifer* указывают на

близкие фазы сезонных сукцессий в водоеме в период исследований и позволяют сравнивать планктонные комплексы. Соотношение копепод и кладоцер приводится на рис. 2. В 1974, 1977 и 1978 гг. по численности доминировали копеподы, в то время как в 1975 и 1976 гг. веслоногие развивались в меньшей степени, чем кладоцеры. В качественном составе за эти годы произошли значительные перестройки. Так, в 1974 г. более 90% численности кладоцер составляли мелкие формы — *Chydorus sphaericus* и *Bosmina longirostris*. В 1975—1976 гг. доминировали относительно крупные рачки — дафнии. В «копеподитном» 1977 г. доля крупных дафний сократилась в четыре раза. Среди копепод доминирующее положение занимали последовательно *Mesocyclops leuckarti* (1974 г.), *Cyclops scutifer* (1975), *Mesocyclops oithonoides* (1976 г.). В 1977—1978 гг. преобладающими формами были *C. scutifer* и *Eudiaptomus gracilis*. *C. scutifer* в этом озере моноцикличен, однако помимо основной популяции, развитие рачков в которой протекает синхронно, имелось несколько небольших групп когорт, немного отстающих по фазе развития (рис. 3, а, б).

Исследованные копеподы были в значительной степени заражены процеркоидами ленточных червей. Почти все процеркоиды принадлежали к роду *Proteocephalus*. Морфологическое строение переднего отдела личинок близко к таковому *P. torulosus*, но точная видовая идентификация фиксированных процеркоидов не представлялась возможной. Разные виды копепод неодинаково заражаются паразитами (табл. 1). Наиболее сильно инвазирован среди копепод — *C. scutifer*, экстенсивность заражения которого за пять лет исследования изменялась (рис. 2, б). Анализ возрастного и полового состава зараженных особей *C. scutifer* показал, что в августе 1974 г. наибольший процент заражения имели копеподиты IV стадии (рис. 3, в), представленные лишь самцами, и V, в состав которой входили как самцы, так и самки. Меньшая экстенсивность заражения была свойственна III копеподитной стадии и взрослым циклопам. Интенсивность заражения составляла, как правило, 1 экз. в рачке. Лишь однажды была обнаружена половозрелая самка *C. scutifer* с двумя процеркоидами *Proteocephalus*. Экстенсивность заражения *C. scutifer* в различных точках акватории озера была неодинакова (рис. 4). Отличалась также и заражение различных видов копепод личинками цестод, что, по-видимому, определяется не только их физиологией, но также и такими чертами биологии рачков, как характер питания и особенности распределения. В связи с этим было предпринято специальное изучение вертикальной структуры планктонного сообщества и его суточной динамики, распределения заражения по акватории озера, а также питания рачков. Наибольшее число зараженных рачков было отмечено над глубинами свыше 11 м, причем наблюдалась прямая зависимость между количеством инвазированных рачков и глубиной (рис. 5). *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*, наоборот, сильнее заражались на мелководье.

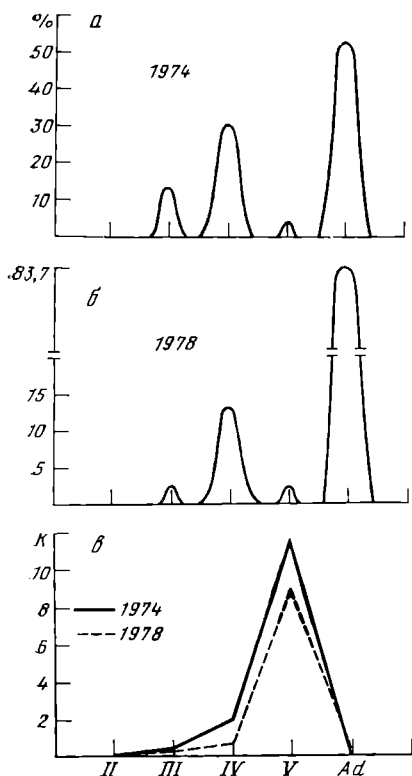
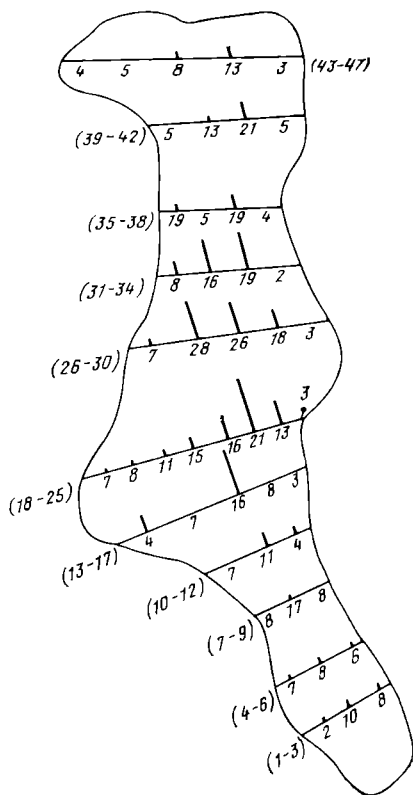


Рис. 3. Возрастная структура популяций *Cyclops scutifer* и изменение зараженности рачков в онтогенезе

а, б — возрастная структура популяций в августе 1974 г. (а) и 1978 г. (б); в — относительная зараженность различных возрастных стадий *C. scutifer* процеркондами *Proteocephalus* в 1974—1978 гг.; по оси ординат: а, б — численность стадий, %; в — относительная доля заражения различных стадий паразитами; К — относительная численность стадии среди всех зараженных рачков, %/относительная численность стадии во всей популяции *C. scutifer*, %; по оси абсцисс: возрастные стадии (I—V — копепоидные стадии, Ad — половозрелые рачки)

Рис. 4. Экстенсивность заражения рачка *Cyclops scutifer* процеркондами *Proteocephalus* по акватории оз. Сиверское

Цифры без скобок — глубина озера; цифры в скобках — порядковые номера станций. Высота соответствует экстенсивности заражения циклопов на данной станции (высота столбца на станции 13 соответствует 1%)



Изучение вертикального распределения зоопланктона в течение суток позволило установить, что *C. scutifer* большую часть времени проводит над слоем температурного скачка. В металимнионе, на градиенте плотности, отмечено накопление отмерших организмов, фекальных комочков, а также резкое увеличение численности микроорганизмов (рис. 6). Анализ кишеч-

Таблица 1

Соотношение исследованных копепод в Сиверском озере и их зараженность процеркоидами рода *Proteocephalus*

Вид рачков	Число исследованных рачков	Экстенсивность заражения (ср. по озеру)	Интенсивность заражения	Видовое соотношение зараженных рачков, %	Относительная численность копепод в планктоне, %
<i>Mesocyclops crassus</i>	4 037	—	—	—	0,5
<i>Mesocyclops cithonoides</i>	5 672	—	—	—	1,2
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	8 020	—	—	—	43,9
<i>Cyclops vicinus</i>	1 216	0,19	1	3,5	0,3
<i>Cyclops scutifer</i>	42 935	0,55	1	82,5	7,7
<i>Acanthocyclops viridis</i>	957	—	—	—	0,5
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	112 188	0,07	1	7,0	24,2
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	145 920	0,05	1	7,0	21,7

ников *C. scutifer* показал, что в участках озера с развитым металимнионом, т. е. с глубинами свыше 11 м эти циклопы питаются главным образом детритом и отмершим планктоном. В то же время в участках с глубинами менее 11 м, где слой аккумуляции отсутствует, эти циклопы переходили к фитофагии и хищничеству.

Обсуждение

Полученные данные по зараженности копепод позволили установить, что *C. scutifer* как промежуточный хозяин в цикле развития цестод рода *Proteocephalus* играет в Сиверском озере основную роль. Известно, что *C. scutifer* в озерах Камчатки служит основным и часто единственным первым промежуточным хозяином цестод лососевых рыб [Куперман, 1978]. Однако в этих водоемах приуроченность циклов развития паразитических червей к *C. scutifer* легко объясняется его доминированием в планктоне (зачастую это единственный представитель веслоногих рачков в зоопланктоне). В Сиверском озере видовой состав планктонных копепод, способных заражаться личинками цестод, довольно разнообразен. Исключительная же роль *C. scutifer* в цикле развития *Proteocephalus* здесь, на наш взгляд, объясняется своеобразием гидрологических условий и связанной с ними спецификой экологии этого циклопа. Значительная температурная стратификация приводит к накоплению в металимнионе частиц детрита, отмерших организмов и фекальных комочков. Градиент плотности, по-видимому, способствует и накоплению на нем

Рис. 5. Зараженность двух видов копепоид в участках озера с различной глубиной (станции 18—25)

a — экстенсивность заражения *C. scutifer* (1) и *Eudiaptomus gracilis* (2); *b* — глубина озера на тех же станциях (пунктирной линией отмечена граница температурного скачка); по оси ординат: *a* — справа и слева — экстенсивность заражения, %; *b* — глубина; по общей для *a* и *b* оси абсцисс — порядковые номера станций

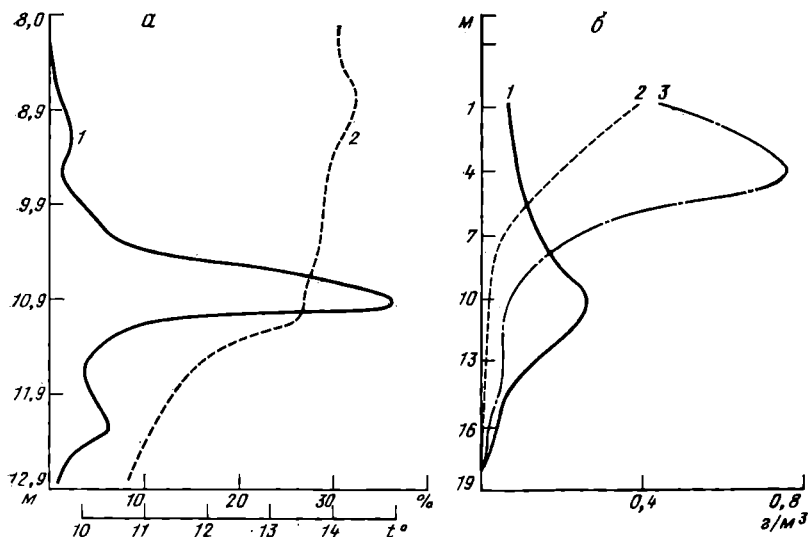
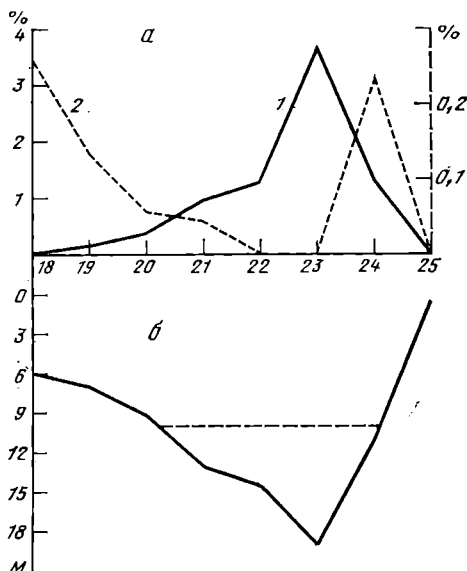


Рис. 6. Среднесуточное вертикальное распределение трех массовых видов веслоногих рачков в толще оз. Сиверского и вертикальное распределение *Cyclops scutifer* в металимнионе

a — вертикальное распределение *C. scutifer* (1) и температуры (2) в зоне температурного скачка (металимнионе); *b* — вертикальное распределение *C. scutifer* (1), *Mesocyclops leuckarti* (2) и *Eudiaptomus gracilis* (3); по оси ординат: *a*, *b* — глубина по оси абсцисс: *a* — верхний — температура, град. Цельсия, нижней — процент от биомассы вида в металимнионе; *b* — биомасса, на м³

корацидиев цестод. *C. scutifer*, обитающий в металимнионе, питается главным образом в зоне аккумуляции, на что указывает содержимое его кишечника.

Амплитуда вертикальных миграций *C. scutifer* в период стратификации воды в озере резко уменьшается. Ядро его популяции поднимается в темное время суток лишь на 2—4 м выше градиента плотности. Переход этого вида к копро- и некрофагии в слое зависающих в металимнионе частиц хорошо объясняет повышение экстенсивности заражения рачков над глубинами более 11 м, т. е. там, где возникает зона аккумуляции. Диаптомусы, питание которых не связано со слоем накопления органических остатков, более интенсивно заражаются процеркоидами *Proteocephalus* на мелководьях, что соответствует данным исследований на других видах цестод [Guttowa, 1963; Watson, Lawler, 1965; Куперман, 1973; Шульман и др., 1974].

Неодинаковая зараженность копеподитов и взрослых рачков *C. scutifer* в Сиверском озере вызывается, видимо, не только их различной предрасположенностью к инвазии, что экспериментально доказано для целого ряда веслоногих [Michajlov, 1953; Watson, Price, 1960; Куперман, 1973], но и задержкой развития и полового созревания инвазированных рачков подобно наблюдаемой при заражении *C. strenuus* процеркоидами *Triaenophorus nodulosus* [Куперман, Киреев, 1976].

Это явление, на наш взгляд, и приводит к «накоплению» зараженных личинками *Proteocephalus* циклопов на IV—V копеподитных стадиях.

Отсутствие развитых процеркоидов *Proteocephalus* у массового в составе зоопланктона вида *M. leuckarti* хорошо согласуется с данными экспериментального заражения этого циклопа корацидиями разных видов цестод [Куперман, Монаков, 1972, и др.].

Обнаруженное в Сиверском озере увеличение инвазии *C. scutifer* в «копеподные» годы показывает значительную сложность взаимосвязей цестод рода *Proteocephalus* с промежуточными и окончательными хозяевами.

Повышение инвазированности рыб цестодами в годы с относительно слабым развитием зоопланктона, а, следовательно, и повышением в рационе рыб-планктофагов доли веслоногих рачков, хорошо известно [Куперман, 1973; Шульман и др., 1974]. Однако изменение в соотношении планктонных форм, способных и неспособных заражаться процеркоидами, оказывает, по-видимому, не меньшее влияние на уровень инвазированности рыб-планктофагов, чем общее обилие зоопланктона.

Особый интерес представляет факт увеличения зараженности *C. scutifer* процеркоидами рода *Proteocephalus* в «копеподные» годы. Можно предположить существование повторного заражения циклопов личинками второй генерации *P. torulosus* в течение лета.

Высокая зараженность планктонных рачков в оз. Сиверском в значительной степени объясняется образованием металимниальной зоны аккумуляции детрита и отмерших организмов и связанным с этим переходом *C. scutifer* на некро- и копрофагию. Учитывая, что особенности формирования термоклина целиком зависят от климатических условий данного года, становится очевидной и та существенная роль, которую играют погодные условия в циркуляции паразита в озерной экосистеме.

Таким образом, приведенные выше материалы свидетельствуют о значительном влиянии особенностей биологии планктонных ракообразных и экологической обстановки в водоеме на динамику популяции некоторых видов цестод.

ЛИТЕРАТУРА

- Гаврилова Н. Г. Формирование паразитофауны рыб Кайрак-Кумского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1969, с. 1—17.
- Доброхотова О. В. Распространение диаптомусов *Arctodiaptomus bacilifer* Koelbel и *A. salinus* Daday в водоемах Казахстана и их роль в циркуляции возбудителей гистериозов водных птиц.— В кн.: Жизненные циклы гельминтов животных Казахстана. Алма-Ата, 1973, с. 88—95.
- Доброхотова О. В. Развитие двух видов рода *Retinometra* (Cestoda: Hymenolepididae) в промежуточных хозяевах.— В кн.: Жизненные циклы гельминтов животных Казахстана. Алма-Ата, 1973, с. 80—87.
- Дубинина М. Н. Ремнецы *Cestoda: Ligulidae* фауны СССР: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.; Л., 1966, с. 1—31.
- Кузнецов С. И., Романенко В. И. Окислительно-восстановительный потенциал в поверхностных слоях иловых отложений озер различного типа.— Докл. СССР, 1963, т. 151, № 3, с. 679—682.
- Куперман Б. И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* — паразиты рыб. Л.: Наука, 1973, с. 1—207.
- Куперман Б. И. Особенности жизненного цикла и биологии цестод у камчатских лососей.— Биология моря, 1978, т. 4, с. 53—60.
- Куперман Б. И., Киреев В. К. Воздействие процеркоидов *Triaenophorus nodulosus* на биологию их первых промежуточных хозяев *Cyclops strepnus*.— Паразитология, 1976, т. 10, № 5, с. 434—438.
- Куперман Б. И., Монаков А. В. Первые промежуточные хозяева ленточных червей рода *Triaenophorus* (*Pseudophyllidae*).— Паразитология, 1972, т. 6, № 3, с. 274—282.
- Минеева Н. М. Содержание хлорофила «а» в водоемах Волго-Балтийской и Северо-Двинской систем.— Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1979, № 41, с. 31—34.
- Ривьер И. К. Зоопланктон как показатель качества воды бассейна Верхней Волги.— В кн.: Круговорот вещества и энергии в водоемах. Гидрохимия и качество вод: Тез. докл. на IV Всесоюз. Лимнол. совещ., 1977, с. 212—215.
- Ривьер И. К. Вертикальные миграции веслоногих ракообразных в условиях летней и зимней стагнации.— В кн.: Изучение поведения водных беспозвоночных в естественных условиях: Тез. докл. III Всесоюз. симпозиума по поведению водных беспозвоночных, 1978, с. 39.
- Скопинец Б. А., Бакулина А. Г., Кузнецова Н. С. Органическое вещество в водах Рыбинского и Шекснинского (Череповецкого) водохранилищ, Белого и Сиверского озер в многоводные 1965 и 1966 гг.— Тр. ИБВВ, 1971, (20) 23, с. 67—85.
- Чиркова З. Н., Мордухай-Болтовской Ф. Д. О микробентосе озер Белого, Кубенского и системы Северо-Двинского канала.— В кн.: Биол. и физиология пресноводных организмов [Тр. ИБВВ АН СССР, 1971, 22 (25)], с. 63—81.

- Шульман С. С., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. Л.: Наука, 1974, с. 1—107.
- Guttowa A. Natural focus of infection of plancton crustaceans with procercoïdes of *Diphyllbothrium latum* L. in Finland.— Acta parasitol. pol., 1963, vol. 11, N 10, s. 145—152.
- Michajłow W. O stosunkach wewnątrzgatunkowych populacjach procercoïdow *Triaenophorus lucii* (Mull).— Acta parasitol. pol., 1953, vol. 1, N 1, s. 1—23.
- Watson N. H. F., Lawler G. H. Natural infections of *Triaenophorus* spp.— J. Fish. Res. Canada, 1965, vol. 22, N 6, p. 1335—1343.
- Watson N. H. F., Price J. L. Experimental infections of cyclopoid Copepods with *Triaenophorus crassus* (Forel) and *Triaenophorus nodulosus* (Pallas).— Canad. J. Zool., 1960, vol. 38, N 2, p. 345—456.

УДК 576.895.122

Зараженность леща (*Abramis brama* L.) метацеркариями трематод *Cotylurus platycephalus* в зависимости от иммунофизиологического состояния организма хозяина

Микряков В. Р., Работягина Г. Б., Силкин Н. Ф., Ройтман В. А.,
Спирин С. Л.

Институт биологии внутренних вод АН СССР,
Лаборатория гельминтологии АН СССР

Метацеркарии трематод рода *Cotylurus* — широко распространены у рыб в водоемах Голарктики. Они паразитируют преимущественно в органах и тканях брюшной и грудной полостях рыб, реже в мозгу, мышцах, глазах и жабрах. На территории СССР известны метацеркарии 7 видов этого рода [Судариков, 1971]. В европейской части СССР у рыб доминируют метацеркарии четырех видов: *C. variegatus*, *C. platycephalus*, *C. erraticus* и *C. pileatus*. У карповых рыб Рыбинского водохранилища, в том числе и у леща нередко встречаются метацеркарии *C. platycephalus*, локализующиеся на поверхности сердечной сумки, главным образом на эпикарде.

Анализ показателей встречаемости метацеркарий котиллюросов у леща дает основание предполагать наличие в популяции этой рыбы особей, невосприимчивых к инвазии указанными трематодами [Исюмова, 1958; Шигин, 1961, 1965]. Возможно, что невосприимчивость отдельных особей леща к котиллюрусам обусловлена иммунофизиологическим состоянием их организма.

Учение об иммунологическом состоянии хозяина и его роли в определении восприимчивости хозяев к паразитам было разработано Ш. Д. Мошковым [1943] на примере системы паразит — высшие позвоночные, но основные положения данного автора мало учитываются при анализе зараженности рыб гельминтами. Первая попытка определения исходного иммунологического и физиолого-биохимического состояния организма в зараженности

рыб паразитами проведена В. Р. Микряковым [1976, 1978] на примере паразито-хозяйинной системы *Posthodiplostomum cuticola*, metc.— лещ. Было установлено, что индивидуальная устойчивость лещей к *P. cuticola*, metc. коррелирует с группой крови хозяина. Однако восприимчивость рыб к этим паразитам, возможно, также зависит от внутреннего состояния организма хозяина. В целях проверки этого предположения были исследованы некоторые иммунофизиологические показатели состояния организма у зараженных и незараженных метацеркариями *S. platycephalus* лещей Рыбинского водохранилища. Об иммунофизиологическом состоянии организма судили по размерно-возрастному составу рыб, коэффициенту упитанности, содержанию полостного жира, группе крови, бактерицидным свойствам сыворотки крови, полиморфизму водорастворимых белков перикарда.

Материал и методика

Сбор материала проводился в период нагула рыб, в июле — сентябре 1975 и 1978 гг. Отлов рыб осуществлялся с помощью трала с экспедиционных судов. Размерно-возрастной состав рыб определяли по длине тела [Буторин, Гордеев, Ильина, 1975], жирность в баллах, по М. Л. Прозоровской [Правдин, 1965]; коэффициенты упитанности, по Кларк и Фультону; группа крови по методике, описанной Ю. П. Алтуховым и др. [1964]; бактерицидные свойства сыворотки крови (БАСК) с помощью радиоактивного углерода [Микряков и др., 1967].

Кровь для определения ее группы и получения сыворотки бралась из хвостовой артерии лещей. Группу крови устанавливали с помощью гетерогемагглютининов человека в реакции агглютинации. В качестве гетерогемагглютининов человека использовали нормальные сыворотки человека, полученные от лиц, имеющих I (O), II (A) и III (B) группы крови.

Антимикробный эффект сыворотки крови рыб изучали по влиянию 0,2 мл сыворотки на гетеротрофную ассимиляцию 50 млн бактериальных тел *Aeromonas punctata*. Гетеротрофную ассимиляцию учитывали с помощью радиоактивного углерода C^{14} , по В. И. Романенко [1966]. Схема постановки опытов и учет радиоактивности и БАСК описаны нами ранее [Микряков и др., 1967; Микряков, 1976].

Полиморфизм водорастворимых белков устанавливали на дискфореграммах, полученных после электрофореза белков перикарда на акриламидном геле. Водорастворимые белки получали после растирания околосердечной сумки в фарфоровой ступке в присутствии физиологического раствора поваренной соли в соотношении 1 : 3. Ткани во время растирания двукратно замораживали и размораживали при температуре -6° . Затем суспензию центрифугировали при 7000 об/м в течение 10 м, а супернатант использовали для электрофореза. Разгонку белков в акриламид-

ном геле проводили в венгерском аппарате «Реанал». Разделение белков в геле, фиксация и обработка Фореграмм осуществлялась по методике, описанной Маурером [1971].

Число метацеркарий котилеуров на перикарде леща, их видовая принадлежность определялась под бинокулярном МБС при 25—90-кратном увеличении. Основой видовой диагностики служили морфологические критерии, разработанные Д. А. Размашкиным [1963] для метацеркарий рода *Cotylurus*. Проверку правильности видовой принадлежности метацеркарий осуществляли скормливанием их птенцам сизой чайки и определением вида выросших мариит.

Результаты исследований

Из 310 обследованных экземпляров лещей разного возраста и отличающихся по иммунофизиологическому состоянию *C. platycephalus*, метс. зарегистрированы у 233 особей (75,1%). На основании данных о зараженности леща паразитами и иммунофизиологических показателей состояния организма можно предположить наличие индивидуальных различий в исследуемых показателях у зараженных и незараженных особей рыб. Но характер этих различий между иммунофизиологическими показателями и зараженностью рыб паразитами не во всех случаях проявляется однозначно.

Анализ связи между размерным составом рыб и зараженностью их паразитами показывает, что доли рыб с паразитами и без паразитов среди разных размерно-возрастных групп примерно одинаковые (табл. 1). Это говорит о том, что с возрастом рыб и наступлением их половой зрелости зараженность рыб метацеркариями не меняется и продолжает оставаться приблизительно на одном уровне, с той лишь разницей, что средняя интенсивность зараженности одной особи у более старших возрастных групп постепенно возрастает. Однако повышение зараженности рыб, как это показано на рис. 1, видимо, происходит до определенного возраста, в основном за счет увеличения числа отмерших метацеркарий. Это хорошо подтверждается кривыми средней интенсивности зараженности леща живыми и неживыми метацеркариями. Первоначально средний уровень зараженности рыб среди размерных групп от 250—290 мм (7+—9+) колебался в пределах 3—4 паразитов, тогда как аналогичные дан-

Таблица 1

Зараженность лещей *C. platycephalus* в зависимости от их размера

Размер рыб, мм	Число рыб	Доля зараженных рыб, %	Размер рыб, мм	Число рыб	Доля зараженных рыб, %
250—290	34	77,9	350—390	127	81,6
300—340	49	64,6	400—440	100	76,0

ные у лещей с длиной тела 350—390 мм (12+—15+) повышаются более чем в два раза. В дальнейшем среднее число метацеркарий у особей, имеющих длину тела свыше 400 мм, не меняется. Причем доля живых паразитов у этих размерных групп рыб, наоборот снижается. Заражение леща котилеурисами происходит в первые годы его жизни. Метацеркарии котилеурисов в организме рыбы способны сохранять жизнеспособность в течение нескольких лет. По-видимому, гетерохронность заражения отражается на приведенных выше данных. При сопоставлении данных распределения зараженных и незараженных лещей, имеющих уровень полостного жира (табл. 2), установлено, что доля рыб с метацеркариями во всех группах лещей с разным уровнем полостного жира была относительно высокой в оба года исследований. Но достоверных различий между величинами зараженных и незараженных особей среди лещей с разным уровнем содержания внутреннего жира не выявлено. Исключение составляют показатели средней интенсивности зараженности лещей метацеркариями в 1975 г., которые у рыб без полостного жира были в 2—3 раза выше, чем у таковых с внутренним жиром в 1—3 балла. При этом следует отметить, что среднее число живых паразитов у одной особи, по данным исследований

1978 г., в группе рыб с жирностью в 3 балла достоверно было ниже, чем у рыб с жирностью в 1 и 2 балла. Среднее число мертвых паразитов у всех групп лещей колебалось от 1 до 7 паразитов. Приведенные данные свидетельствуют, что, с одной стороны, встречаемость паразитов в популяциях леща не зависит от жирности хозяина, с другой — об определенных различиях в интенсивности заражения отдельных особей рыб и неодинаковой жизнеспособности метацеркарий котилеурисов в организме особей хозяина с разным уровнем содержания жира.

Частота встречаемости паразитов среди рыб с высоким значением коэффициента упитанности, рассчитанным как по Фультону, так и по Кларку, в среднем на 16% выше, чем среди особей с более низкими величинами упитанности (табл. 3). В то же время средняя интенсивность зараженности, как и частота встречаемости метацеркарий на рыбах с различными показателями упитанности, значительно варьируют. Причем колебания этих показате-

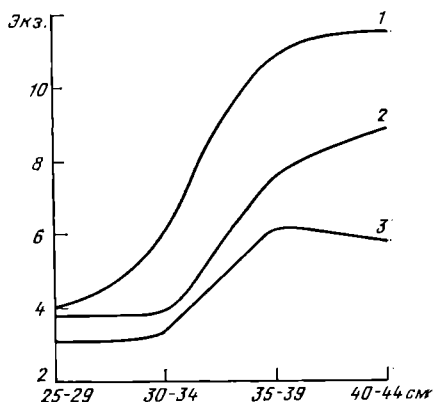


Рис. 1. Изменения интенсивности заражения *C. platycephalus* в зависимости от размера лещей

1 — общая; 2 — мертвыми; 3 — живыми паразитами; по оси ординат — интенсивность заражения; по абсциссе — размеры рыб, см

Таблица 2

Зараженность леща *C. platycephalus*, метс. в зависимости от содержания полостного жира

Жиpнoсть, баллы	Число об- следо- ван- ных	Заражено		Число метацеркарий		Среднее число метацеркарий
		экз.	%	живые	мертвые	
1975 г.						
0	37	32	88,0	Дифференцированного учета не проведено		21
1	26	19	73,0			10
2	64	58	91,0			6
3	48	40	83,0			8
1978 г.						
1	37	26	70,3	6,2	7,2	9,9
2	70	56	80,0	5,3	6,6	9,5
3	22	17	77,3	1,8	7,7	8,1

телей инвазии в зависимости от способа определения упитанности (по Фультону или по Кларк) неодинаковые. Высокая интенсивность поражения рыб установлена для особей, имеющих более низкие величины коэффициента упитанности по Кларк. При этом среднее число паразитов, приходящееся на одну особь, с повышением показателей упитанности по Кларку постепенно снижается. Эта закономерность отмечена как для живых, так и мертвых паразитов. В то же время эти показатели у различных по коэффициенту упитанности лещей, вычисленному по Фультону, имеют противоположные значения. Меньшее число паразитов выявлено среди лещей с низкими значениями коэффициента упитанности по Фультону, и, наоборот (табл. 3). Снижение среднего числа метацеркарий *C. platycephalus* или его повышение в связи с изменением показателей упитанности хозяина более наглядно демонстрируется на мертвых метацеркариях. Число живых метацеркарий среди различных по коэффициенту упитанности рыб, вычисленному обоими способами, не превышает 4—5 паразитов. Тогда как число погибших метацеркарий с изменением общего числа паразитов либо повышается, либо снижается.

Результаты сравнительного анализа между зараженностью лещей метацеркариями *C. platycephalus* и некоторыми их физиолого-биохимическими показателями свидетельствуют о том, что среднее число живых паразитов, приживающихся в организме лещей обследованных возрастных групп и различающихся коэффициентами упитанности и жирности, несмотря на возможные реинвазии, колеблется в пределах 4—8 паразитов.

Ранее на примере системы *Posthodiplostomum cuticola*, метс.— лещ в дельте Волги [Микряков, 1976, 1978] было показано, что

Таблица 3

Зараженность леща *C. platycephalus*, метс. в зависимости от упитанности хозяина

Показатель инвазии	Упитанность (классы)			
	до 1,50	1,51—1,70	1,71—1,90	1,91 и выше
По Кларк				
Всего рыб	50	64	12	—
Доля зараженных	74,0	75,0	91,7	—
Среднее число метацеркарий	11,0	7,2	6,8	—
В том числе				
живых	5,3	3,6	4,2	—
мертвых	7,1	6,0	4,1	—
По Фультону				
Всего	12	37	67	13
Доля зараженных	66,7	70,3	77,6	84,6
Среднее число метацеркарий	5,4	10,8	8,2	13,4
В том числе				
живых	4,3	8,0	3,4	4,6
мертвых	4,3	5,8	7,7	10,2

показатели встречаемости метацеркарий среди рыб коррелируют с группой крови рыб. Было высказано предположение, что антигенные особенности эритроцитов, видимо, определяют индивидуальную устойчивость рыб к данной инвазии, поскольку степень взаимных связей между этими показателями, рассчитанная по Пирсону и Чупрову [Юл, Кендел, 1960], была наиболее высокой в сравнении с другими морфофизиологическими и иммунологическими показателями. Чтобы выяснить, насколько универсальным фактором является группа крови в определении распространений тканевых паразитов среди рыб, нами проведено исследование связи между зараженностью леща метацеркариями *C. platycephalus* и их группой крови.

Проведенное исследование показало, что эритроциты леща по своей серологической разнокачественности подразделяются на 7 групп: «АВС», «АВ», «АС», «А», «В», «ВС» и «О». К группе «АВС» относили рыб, эритроциты которых реагировали со всеми тремя изосыворотками человека I и II групп, к группе «АС» — с сыворотками I и III групп, к «ВС» — с сыворотками II и III групп, к группам «А» и «В» — эритроциты леща, положительно реагирующие с сыворотками I и II групп соответственно. К группе «О» относили эритроциты особей рыб, не вступающие в реакцию агглютинации ни с одной из изосывороток человека. Данные

Таблица 4

Зараженность леща *C. platycephalus*, метс. в зависимости от групп крови

Группа крови	Число рыб	Доля зараженных рыб, %	Обнаружено метацеркарий		
			всего	живые (среднее)	мертвые (среднее)
ABC	108	78,7	8	7,3	6,5
AB	53	77	7	4,8	6,3
AC	12	83	14	5	9
A	25	72	5	3,1	5,1
B	1	+	3	н. у. *	н. у.
BC	1	+	23	»	»
O	7	85,8	7	»	»

* н. у. — дифференцированного учета паразитов у рыб данной группы не проведено из-за малой выборки.

сопоставления исследуемых показателей свидетельствуют, что зараженность рыб метацеркариями *C. platycephalus* не зависит от антигено-биохимических особенностей эритроцитов хозяина (табл. 4).

Доля рыб с паразитами среди лещей с той или иной группой эритроцитов и состоящих не менее чем из 7 особей составляла 72—85%. При сравнении частоты встречаемости зараженных и незараженных особей между различными группами рыб статистически достоверной разницы не установлено. Это говорит о том, что биохимические и генетические факторы, обуславливающие ту или иную группу крови леща, по-видимому, не оказывают заметного влияния на заражение метацеркариями *C. platycephalus*. В то же время они, возможно, лимитируют сроки жизни метацеркарий: особи с группой крови «А» имели в два раза меньшее число живых метацеркарий, чем «ABC».

С целью установления связи между зараженностью рыб метацеркариями *C. platycephalus* и иммунологическим состоянием организма хозяина, нами проведено исследование бактерицидной активности сыворотки крови (БАСК), отражающей степень зараженности рыб паразитами [Микряков и др., 1975] и физиолого-биохимическое состояние хозяина [Микряков и др., 1979]. БАСК изучали по отношению факультативных паразитов — бактерий *A. punctata*, вызывающего аэромоноз рыб [Афанасьев, 1979]. Из полученных данных видно, что показатели защитных свойств сыворотки крови леща сильно колеблются: от особей, сыворотки крови которых подавляли развитие тест микробов, до особей, сыворотки которых не оказывали угнетающего действия на бактерий. Поскольку лещи по исследуемому показателю иммунологической реактивности оказались разнокачественными, они по уровню БАСК нами условно разбиты на группы или классы. К I клас-

Таблица 5

Зараженность лещей различных по БАСК метацеркариями
S. platycephalus

	Классы рыб по БАСК		
	I	II	III
Всего рыб	11	15	54
Средняя БАСК по группе, %	9,5	52,5	84,7
Доля зараженных рыб	90,9	46,7	74,1
Среднее число метацеркарий			
Интенсивность заражения	16	9	9,1
В том числе			
живых	7	4	6
мертвых	11	6	5,8

су отнесены особи, сыворотки которых не подавляли рост и развитие микробов или угнетали размножение микробов в пределах 1—33%, ко II— с уровнем антимикробных свойств сыворотки крови от 34 до 66%, и, наконец, к III— с активностью бактериостатического эффекта сыворотки 67—100%.

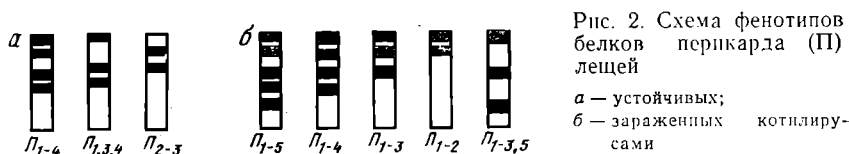
При сравнении полученных результатов установлено, что доля рыб, имеющих на перикарде метацеркарий, а также число последних у различных по уровню БАСК групп лещей значительно колеблется, за исключением среднего числа живых паразитов, встречающихся в одном экземпляре хозяина (табл. 5).

Среднее число метацеркарий в одной особи, а также количество мертвых и живых паразитов в группе лещей с низкими величинами БАСК было больше, чем у рыб с уровнем БАСК II и III групп. Доля рыб с паразитами среди лещей I класса доходила до 91%, тогда как таковая среди других групп рыб была гораздо ниже (табл. 5). Полученные данные свидетельствуют, что особи хозяина, имеющие низкие величины иммунологической реактивности, более восприимчивы к паразитам, чем особи с высокими значениями БАСК. В то же время факторы иммунитета, обуславливающие защиту организма от бактериальной инфекции, не влияют на механизмы, осуществляющие абсолютную индивидуальную невосприимчивость хозяина к указанным паразитам. Абсолютная индивидуальная устойчивость рыб к этим паразитам, по-видимому, осуществляется другими, еще не изученными факторами.

Известно, что значительная часть паразитов животного и растительного происхождения обладает предельным тропизмом и паразитирует в определенных тканях и органах хозяина. Если рассмотреть характер распространения паразита определенного вида внутри одной популяции или группы особей, то зараженность рыб тканевыми паразитами сильно колеблется: от особей, которые восприимчивы к этим паразитам, до особей, в организме которых паразиты не приживаются. Наличие условий для

развития и роста паразитов в тканях хозяина или отсутствие этих условий зависит от наследственно обусловленного биохимического полиморфизма тканей рыб (Микряков, 1978).

Исходя из сказанного, нами проведено исследование полиморфизма белков перикарда зараженных и незараженных лещей метацеркариями *S. platycephalus*. Электрофоретическое исследование белков перикарда в большинстве случаев показало внутривидовое разнообразие в картинах белкового спектра. Электрофореграммы белков перикарда у зараженных и незараженных рыб отличались по числу белковых фракций и их электрофоретической подвижности. В связи с тем, что учет фракций и выявление их полиморфизма по всей фореграмме оказалось трудно выполнимой из-за медленнодвигающихся компонентов белка, фореграммы были условно разделены на две зоны. К первой зоне относили белки,двигающиеся со скоростью 0—0,29 см/м, ко второй — 0,29—0,58 см/м. Иными словами, границу между зонами



установили на середине электрофореграммы, т. е. на расстоянии 3,5 см от стартовой линии. Особи, отличающиеся по электрофоретической подвижности и числу белковых фракций, относили к тому или иному фенотипу. На дискэлектрофореграммах выявлено всего 22 фенотипа, в том числе 15 в I зоне и 7 во II зоне. Следует отметить, что фенотипы белков в I зоне из-за сильно индивидуальных различий более полиморфны, а их учет очень трудоемок, чем таковых во II зоне. Поэтому анализ материала проведен по особенностям разнокачественности белков, относящихся ко II зоне, схематическое изображение фенотипов белка этой зоны представлено на рис. 2 (самая быстрая по подвижности фракция при обозначении фенотипов не учитывалась).

Лещи Рыбинского водохранилища по частотам встречаемости отдельных фенотипов тканевых белков перикарда распределяются неравномерно (табл. 6). Фенотип Π_{1-4} среди лещей данного водохранилища обнаружен у 42,7% особей, Π_{1-5} — у 18%, Π_{1-3} и $\Pi_{1,3-5}$ — у 12%, а у $\Pi_{1,3-4}$, Π_{2-3} и Π_{1-2} — 6%.

При анализе белкового полиморфизма у зараженных и незараженных особей рыб выявлены специфические и общие для зараженных и незараженных рыб фенотипы. Характерными для зараженных котиллярусам лещей являются фенотипы: Π_{1-3} , $\Pi_{1,3-5}$, Π_{1-2} и Π_{1-5} , для рыб, не имеющих на перикарде паразитов, — $\Pi_{1,3-4}$ и Π_{2-3} . Фенотип Π_{1-4} оказался присущим для тех и других особей. Число зараженных рыб с фенотипом Π_{1-4} по срав-

¹ П — перикард; цифры — число и номер фракций.

Таблица 6

Частота встречаемости фенотипов тканевых белков перикарда у обследованных лещей

	Условное обозначение фенотипов						
	П ₁₋₄	П ₁₋₅	П ₁₋₃	П _{1,3,5}	П ₁₋₂	П _{1,3-4}	П ₂₋₃
Число рыб	75	33	21	12	10	10	10
Частота встречаемости, %	42,7	18,7	12,08	12,08	6,04	6,04	6,04
Ошибка, Мр	±3,71	±2,93	±2,41	±2,41	±1,79	±1,79	±1,79

нению с таковым без паразитов было в 4 раза больше, чем без паразитов и соответственно равнялось 60 особям, что составляет 80,05% от общего числа лещей с данным типом полиморфизма тканевых белков перикарда.

Обсуждение результатов

Несмотря на то, что вопрос об особенностях зараженности рыб тканевыми паразитами от иммунофизиологического состояния хозяина представляет существенное теоретическое и определенное практическое значение, исследований в этом плане проведено мало. Значительная часть из имеющихся данных посвящена анализу влияния паразитов на организм хозяина и лишь несколько работ — изучению возможных причин, определяющих индивидуальную устойчивость рыб к тем или иным паразитам. Первые попытки по установлению связи между характером распространения паразитов в популяциях хозяина в зависимости от их физиолого-биохимических показателей были сделаны еще в начале 20-го в. на растениях. Эти вопросы рассматриваются в обобщающих работах Н. И. Вавилова [1918, 1964], Т. Д. Страхова [1959]; Д. Д. Вердеревского [1968], М. В. Горденко [1973], Рубина с соавт. [1975] и др. Вопросы индивидуальной и популяционной устойчивости хозяев к паразитам и факторы их определяющие, в незначительном объеме исследовались на позвоночных животных [Уильямс, 1960; Монаенков, 1963; Хатт, 1963; Эфроимсон, 1971; Леви, 1973; Микряков, 1976, 1978; Микряков, Ройтман, Работягина, 1977, и др.].

Опираясь на предыдущие работы, нами сделана попытка по выявлению возможной роли некоторых иммунофизиологических показателей организма в устойчивости рыб к метацеркариям *C. platycephalus*. В результате проведенных исследований показано, что роль и значение отдельных физиологических и иммунологических показателей на характер взаимоотношений между хозяином и паразитом проявляется по-разному. Метацеркарии *C. platycephalus* выявлены среди всех размерных групп рыб.

Причем доля рыб с паразитами во всех обследованных размерных группах рыб колебалась в пределах 64—81%. Статистический анализ не показал наличия достоверных различий между частотами встречаемости зараженных особей среди разных размерно-возрастных групп лещей. Интересным представляется тот факт, что число живых паразитов, встречающееся на одном хозяине среди крайних размерных групп (в возрасте 5—8 и свыше 16 лет) остается на одном уровне, тогда как у особей, длиной тела от 350 до 390 мм в возрасте 12—15 лет число метацеркарий достоверно возрастает. Выявленная закономерность в зараженности рыб паразитами среди разных размерно-возрастных групп хозяина указывает на то, что встречаемость этих метацеркарий с увеличением возраста леща существенно не меняется. Несмотря на общее повышение среднего числа метацеркарий в одном хозяине с возрастом, число жизнеспособных паразитов остается относительно постоянной, даже в тех случаях, когда возможны реинвазии. Это говорит о том, что жизнеспособность метацеркарий в организме хозяина регулируется внутренними механизмами гомеостаза рыб. Иными словами, наличие относительно постоянного числа рыб без паразитов среди всех исследуемых размерных групп свидетельствует о существовании более устойчивых к этим паразитам особей, среда организма которых менее благоприятна для развития *S. platycephalus*.

Не все параметры внутреннего состояния хозяина однозначно влияют на характер распространения и жизнедеятельность паразитов в популяциях хозяина.

Показатели коэффициента упитанности, отражающие отношение массы тела к длине хозяина, не влияют на характер распространения паразитов среди рыб. Достоверных различий в зараженности котилеурисами у рыб с имеющими высокими и низкими показателями величины упитанности не установлено. Существенных различий не выявлено также и по интенсивности заражения. В то же время число живых паразитов у одной особи рыб среди лещей, имеющих средние значения коэффициента упитанности, было достоверно ниже ($P < 0,05$), чем у лещей с низкими значениями этого показателя. Выявленная разнокачественность в зараженности рыб живыми паразитами говорит о том, что иммунологические механизмы гомеостаза, возможно, наиболее интенсивно подавляют развитие метацеркарий у особей со средними значениями коэффициента упитанности (1,51—1,70, по Кларк и 1,71—1,90, по Фультону).

Частота встречаемости котилеурисов у лещей также не зависит от жирности рыб, однако интенсивность заражения рыб без полостного жира была гораздо выше, чем с таковым. Число живых паразитов в организме лещей с низкой жирностью было выше по сравнению с таковыми с высоким уровнем содержания полостного жира. Иммунологические механизмы, определяющие жизнеспособность метацеркарий в тканях хозяина сре-

ди особей с разным уровнем содержания полостного жира, функционируют с неодинаковой интенсивностью. Какой-либо связи между зараженностью котилюрусами и группой крови хозяина не установлено. Это может говорить о том, что генетические или другие факторы, контролирующие и определяющие образование той или иной группы крови, не оказывают избирательного действия на устойчивость рыб к указанным паразитам.

Несмотря на то, что никакой зависимости в интенсивности зараженности лещей метацеркариями от БАСК хозяина не установлено, доля рыб с паразитами среди лещей с уровнем БАСК от 34 до 66% была достоверно ниже (46,7%), чем в группах рыб с крайними вариантами антимикробных свойств сыворотки крови. Обнаруженное различие в распространении метацеркарий *S. platycephalus* среди лещей с различными функциональными показателями защитных свойств сыворотки крови, по-видимому, связано с биохимическим составом крови и наличием в ней антипаразитарных иммуноглобулинов. Это предположение, видимо, следует считать вполне правдоподобным, поскольку особи рыб, имеющие различный уровень антимикробных свойств сыворотки крови, отличаются составом белков и количеством отдельных фракций и белково-липидным соотношением [Микряков и др., 1979].

Существенный интерес с точки зрения определения факторов, обуславливающих особенности взаимоотношения между паразитом и организмом хозяина, представляют результаты анализа разнокачественности белков перикарда зараженных и незараженных котилюрусами рыб. Выявленные различия в белковом спектре перикарда хозяина свидетельствуют, что лещи Рыбинского водохранилища по этому признаку полиморфны. Наличие полиморфизма в биохимической организации тканевых белков хозяина, вероятно, является одним из главных факторов иммунитета, определяющих характер взаимоотношения в данной системе паразит — хозяин. Подтверждением этому является то, что фенотипы белков перикарда зараженных и незараженных особей отличаются, за исключением одного типа сочетаний белковых компонентов — Π_{1-4} . Указанный фенотип, являясь одним из наиболее распространенных среди лещей форм, выявлен нами у рыб, зараженных и незараженных метацеркариями *S. platycephalus*.

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю. П., Апекин В. С., Лиманский В. В. Основные принципы исследования внутри- и межвидовой дифференцировки у рыб серологическими методами. — Тр. Азово-Черноморск. н.-и. ин-та рыбного хоз-ва и океанографии, 1964, т. 22, с. 53—71.
- Афанасьев В. И. Аэромонос рыб и меры борьбы с ним: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1979. 37 с.
- Буторин Н. В., Гордеев Н. А., Ильина Л. К. Рыбинское водохранилище. — Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 102, с. 39—68.

- Вавилов Н. И. Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям.— Изв Петровской с.-х. академии. М., 1918, вып. 1—4. 240 с.
- Вавилов Н. И. Избранные труды.— В кн.: Проблемы иммунитета культурных растений. М.; Л.: Наука, 1964, т. 4. 513 с.
- Вердеревский Д. Д. Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям. Кишнев, 1968. 261 с.
- Горленко М. В. Краткий курс иммунитета растений к инфекционным болезням. М.: Высшая школа, 1973. 366 с.
- Иваньковское водохранилище и его жизнь. Л., 1978. 304 с.
- Исюмова Н. А. Сезонная динамика паразитофауны Рыбинского водохранилища (лещ, чехонь, судак, окунь).— Тр. биол. станции «Борок», 1958, вып. 3, с. 384—398.
- Леви М. И. Наследственная устойчивость человека и животных к патогенным микроорганизмам.— В кн.: Генетические аспекты инфекционного и трансплазменного иммунитета. М.: Медицина, 1973, с. 77—103.
- Маурер Г. Диск-электрофорез. Теория и практика электрофореза в полиакриламидном геле. М.: Мир, 1971. 247 с.
- Микряков В. Р. О некоторых особенностях зараженности леща дельты Волги *Posthodiplostomum culicola* в зависимости от иммунофизиологического состояния организма.— В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976, с. 164—171.
- Микряков В. Р. Актуальные вопросы иммунологии рыб.— В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л.: Наука, 1978, с. 116—133.
- Микряков В. Р., Гончаров Г. Д., Романенко В. И. Использование гетеротрофной ассимиляции углекислоты для изучения бактериостатических свойств сывортки крови рыб.— Докл. АН СССР, 1967, т. 177, № 5, с. 1216—1218.
- Микряков В. Р., Зубкова Л. А., Степанова Г. А. О некоторых особенностях зараженности леща паразитами в период нереста.— Бюл. Всесоюз. инта эксперим. ветеринарии, 1975, вып. 20, с. 40—45.
- Микряков В. Р., Силкин Н. Ф., Силкина Н. И. Антимикробные свойства сывортки крови рыб.— В кн.: Физиология и паразитология пресноводных животных. Л.: Наука, 1979, с. 125—132.
- Микряков В. Р., Ройтман В. А., Работягина Г. Б. Зараженность леща метациркариями тетракартле в зависимости от полиморфизма тканевых белков: Тез. докл. Всесоюз. совещ. по инвазионным болезням рыб. М., ВАСХНИЛ, 1977, с. 72—73.
- Моисенков А. М. Фактор индивидуальности в процессах иммунитета. М., 1963. 80 с.
- Мошковский Ш. Д. Иммуитет и аллергия в свете учения об иммунологических состояниях.— Успехи соврем. биологии, 1943, т. 16, вып. 4, с. 426—457.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
- Размашкин Д. А. Метациркарии рода *Cotylurus* (отр. *Strigeididae*) из рыб Псковско-Чудского водоема.— 4-е Всесоюз. совещ. по болезням рыб: Тез. докладов. М., 1963, с. 88—90.
- Романенко А. И. Гетеротрофная ассимиляция углекислоты как индикатор развития бактерий.— Докл. АН СССР, 1966, т. 168, № 1, с. 195—198.
- Рубин Б. А., Арциховская Е. В., Аксенова В. А. Биохимия и физиология иммунитета растений. М.: Высшая школа, 1975. 318 с.
- Страхов Т. Д. О механизме физиологического иммунитета растений к инфекционным болезням. Харьков, 1959. 320 с.
- Судариков В. Е. Отряд *Strigeididae* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959.— В кн.: К. И. Скрябина «Трематоды животных и человека», М.: Наука, 1971, т. 24, с. 71—272.
- Ульямс Р. Биохимическая индивидуальность. М.: Изд-во иностр. лит., 1960. 250 с.
- Хатт Ф. Б. Наследственная устойчивость домашних животных к заболеваниям. М., 1963. 238 с.
- Шигин А. А. Гельминтофауна чайковых птиц Рыбинского водохранилища.— Тр. Дарвинск. гос. зап-ка, 1961, вып. 7, с. 309—362.

- Шугин А. А. Эпизоотологическое значение рыбоядных птиц Рыбинского водохранилища и пути снижения их вредной деятельности.— В кн.: Рыбоядные птицы и их значение в рыбном хоз-ве. М.: Наука, 1965, с. 166—193.
- Эфроимсон В. П. Иммуногенетика. М.: Медицина, 1971. 336 с.
- Юл Д. Л., Кендел М. Д. Теория статистики. М., 1960. 760 с.
- Mikrjakov V. R. Investation of fishes by parasites depending an polymorphism of fissue proteins and blood group of the host.— In: Intern. congr. parasitol. S. F., W-wa, 1978.
- Odening K. Lebenszyklus von *Cotylurus variegatus* (-*cumulitestis*) aufgeklart.— Angew. Parasitol., 1970, Bd. II, N 1, S. 48—49.
- Odening K., Bockhardt I. Der Lebenszyklus des Trematoden *Cotylurus variegatus* in Spree-Havel-Seengebiet.— Biologisches Zbl., 1971, Bd. 90, S. 49—84.
- Odening K., Mattheis Th., Bockhardt I. Status und Lebenszyklus des Trematoden *Cotylurus platycephalus*.— Angew. Parasitol., 1969, Bd. 10, S. 72—80.

УДК 576.88/89+591.5 : 599.583

О стабильности возрастной динамики зараженности окуня специфичными паразитами при разной его численности

Н. М. Прокин, О. Т. Шиверская

Бурятский институт естественных наук БФ СО АН СССР, Улан-Удэ

В последние десятилетия основное внимание ихтиопаразитологов при изучении зависимости паразитофауны от возраста рыб было сосредоточено на установлении закономерностей формирования паразитофауны их на первом году жизни, особенно на ранних этапах развития. Вместе с тем изучение возрастной динамики паразитофауны у всей популяции хозяина приобретает новое значение в связи с постановкой задачи определения структуры и численности популяции отдельных видов паразитических животных. Необходимым элементом таких исследований должно стать определение распределения паразита в пределах популяции хозяина [Бреев, 1976]. Для этого нужно определить численность паразита у каждой возрастной группы хозяина с известной структурой и численностью.

В связи с этим возникает вопрос, насколько стабилен общий ход возрастных изменений зараженности паразитами популяции хозяина одного вида в одном водоеме в разные годы, особенно при резких изменениях численности его. Отсутствие литературных данных по этому вопросу в гидропаразитологии и вызвало необходимость провести такие исследования на оз. Гусином.

Озеро Гусиное — один из наиболее крупных (после Байкала) водоемов Восточной Сибири. Площадь его 16 400 га, объем воды 25,5 км³, наибольшая глубина 28 м. Оно входит в Гусино-Убукунскую группу озер (Щучье, Камышевое, Окуновое, Цайдам и др.) и через р. Баян-Гол имеет сток в р. Селенгу, основ-

пой приток Байкала. Существенными морфометрическими особенностями озера являются: преобладание глубинной зоны-профундали, слабая изрезанность берегов и малая площадь мелководий. М. М. Кожов [1950] относил его к группе среднеглубинных проточных озер Восточной Сибири с признаками слабой олиготрофии. А. А. Томилов [1958] отмечает уже значительное отклонение водоема в сторону эвтрофии. В составе ихтиофауны озера с 1972 по 1980 гг. нами отмечено 19 видов рыб (щука, амурский сом, ленок, байкальский омуль, пелядь, хариус, лещ, озёрный голец, язь, елец, сибирская плотва, карась, амурский сазан, шиповка, налим, песчаная широколобка, ротан-головешка, окунь). В отдельные годы в озеро через основной приток р. Цаган-гол (рукав р. Темник), вероятно, единично заходят таймень и сиг. Основными промысловыми видами являются плотва, окунь и щука. Омуль почти ежегодно завозится личинками с Большереченского рыбоводного завода, хорошо растет, но не имеет условий для естественного воспроизводства. С того же завода, вероятно, по ошибке, завезена пелядь, выпуск которой в бассейне Байкала запрещен. Амурские рыбы (сазан и сом) живут в озере с 30-х годов, а ротан-головешка, вероятно, попал в водоем при последней внеплановой разгрузке живорыбного вагона с разновозрастным сазаном из Хабаровского рыбхоза в 1969 г. и обнаружен нами только в 1980 г.

Гусиное озеро предполагается использовать в качестве основного нагульного водоема, спроектированного Гусино-Убукунского рыбхоза, а на базе теплых вод Гусиноозерской ГРЭС с открытым водообменом проектируется садковое хозяйство. Существенное значение для гидробиологического режима водоема в последние годы может оказывать пуск мощной Гусиноозерской ГРЭС (1976) и прекращение поверхностного стока в р. Селенгу через р. Баян-Гол (с 1974 г. только фильтрационный сток).

Данные о паразитах рыб оз. Гусиное имеются в работах: В. В. Черепанова [1962] по акклиматизациям (сом и сазан), Н. Г. Вознесенской [1974] о результатах гельминтологического исследования основных промысловых рыб в конце 60-х годов с точным определением ряда гельминтов, Н. М. Пронина и др. [1975] об эпизоотии и патогенезе лернеза, Н. Г. Вознесенской и Н. М. Пронина [1977] о межгодовых изменениях гельминтофауны окуня до пуска Гусиноозерской ГРЭС, Н. М. Пронина и С. Ш. Шигаева [1977] по паразитофауне и болезням щуки, Н. М. Пронина и Б. Х. Шагдурова [1977] о возрастных изменениях паразитофауны окуня, Н. М. Пронина и др. [1979] о дифиллоботриозе. Некоторые данные о зараженности рыб оз. Гусиное содержатся в серии работ С. В. Прониной по микропатоморфологии при псевдофиллидозах [Пронина, 1978], а также при общем анализе изменения паразитарного фактора в бассейне оз. Байкал при акклиматизационных и интродукционных работах [Пронин, 1977].

Анализ изменений возрастной динамики паразитофауны оку-

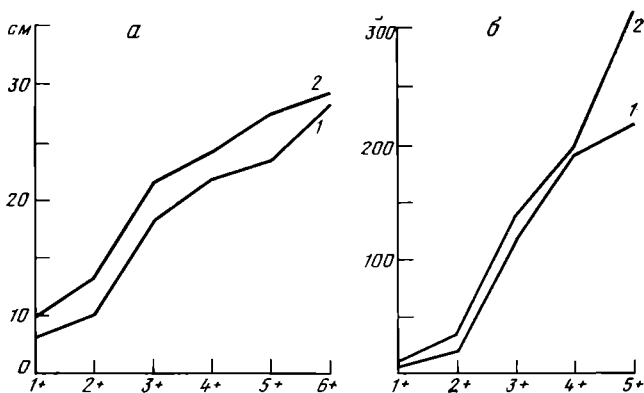


Рис. 1. Изменения размерных (а) и весовых (б) показателей окуня в оз. Гусином

1 — рост окуня по данным 1972—1974 гг.; 2 — рост окуня по данным 1979 г.

ня оз. Гусиное проведен нами по результатам полного паразитологического вскрытия 147 экз. разновозрастных рыб в 1972—1974 гг. и 204 экз. в 1979 г. Период полевых работ охватывает время с мая по октябрь включительно. Вскрытие рыб разных возрастных групп по сезонам разных лет было примерно пропорциональным.

За период между первым и вторым исследованиями возрастной динамики паразитофауны окуня численность его в оз. Гусином сильно сократилась. В пятидесятые-шестидесятые годы окунь был одним из доминирующих видов в составе ихтиофауны оз. Гусиное, составляя от 55,2 до 68,99% от общего вылова государственным заготовителями в среднем за десятилетие. В 1975 г. вылов окуня резко сократился до 51,5 ц (21,69% от общего вылова всех рыб) в связи с массовой гибелью от чумоподобного заболевания, вероятно, вирусно-бактериальной природы. В последующие годы (1976—1978) значение окуня в промысле гослова еще больше упало (0,54—2,32%). В 1979 г. общий вылов окуня Гусинозерским рыбзаводом Кабанского рыбзавода составил 0,8 ц (0,23% от общего вылова). Таким образом, вылов окуня в 1979 г. сократился почти в 760 раз по сравнению с шестидесятыми годами и в 193 раза по сравнению с 1972—1974 гг. Удельное значение окуня в общем вылове рыбы в оз. Гусиное в 1979 г. (0,23%) по сравнению с 1972—1974 гг. (в среднем 49,52%) снизилось в 211 раз. Сравнение контрольных уловов одним и тем же мальковым неводом на постоянной станции в 1973 и 1979 гг. также указывает на сокращение численности молоди окуня в 220—260 раз. Снижение численности окуня отразилось в показателях роста его. По всем возрастным группам размерные и весовые показатели окуня в 1979 г. были выше, что безусловно связано с улучшением

Паразитофауна оз. Гусиного по возрастным группам в 1979 г.

Вид паразитов	1-1+		2+		3+		4+		5-8+	
	%	и. о.*	%	и. о.	%	и. о.	%	и. о.	%	и. о.
<i>Tetrachimena pyri-formis</i>	—	—	1,82	+	3,03	+	10,0	+	—	—
<i>Apiosoma campanulata</i>	—	—	3,5	0,14	3,03	—	—	—	—	—
<i>Trichodina nigra</i>	—	—	3,5	0,20	9,1	2,06	—	—	18,2	0,45
<i>T. urinaria</i>	6,3	0,57	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Myxobolus mulleri</i>	29,4	4,31	23,6	2,09	—	—	10,0	1,0	9,1	6,90
<i>Henneguya psorospermica</i>	1,05	0,10	—	—	6,1	0,21	—	—	9,1	0,09
<i>Dermocystidium percae</i>	16,8	2,51	27,3	0,83	12,1	0,54	10,0	0,10	—	—
<i>Ancyrocephalus percae</i>	4,2	0,95	3,6	0,04	9,1	0,33	20,0	0,40	—	—
<i>Proteocephalus percae</i>	5,25	0,95	21,8	0,89	45,4	2,20	50,0	4,90	81,9	29,20
<i>Triacnophorus nodulosus</i> (I)	1,05	0,01	1,86	0,02	3,0	0,03	40,0	1,40	18,2	1,18
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	41,1	2,57	81,9	9,05	100,0	30,78	100,0	18,20	81,9	13,63
<i>Bunodera lucio-percae</i>	29,5	1,33	67,3	3,75	39,3	10,57	60,0	24,0	45,5	5,90
<i>Diplostomum volvens</i>	98,95	38,60	96,4	35,67	84,8	53,06	100,0	38,90	72,8	26,12
<i>D. spathaceum</i>	—	—	16,4	0,51	6,1	0,09	10,0	0,10	18,2	0,45
<i>D. commutatum</i>	—	—	—	—	6,1	0,15	—	—	—	—
<i>D. paraspathaceum</i>	—	—	—	—	12,1	0,15	—	—	—	—
<i>Apathemon annuligerum</i>	53,7	1,63	31,0	1,29	84,8	7,30	90,0	13,90	91,0	11,71
<i>Raphidascaris acus</i> (I.)	16,8	0,34	63,4	2,38	75,7	5,67	90,0	8,30	91,0	12,63
<i>R. acus</i> (imago)	—	—	14,5	0,40	54,5	5,33	80,0	7,40	63,7	17,90
<i>Piscicola geometra</i>	—	—	—	—	9,1	0,15	20,0	0,20	—	—
<i>Achteres percarum</i>	—	—	3,5	0,14	36,3	0,75	20,0	0,80	81,9	4,36
<i>Anodonta cygnea</i>	—	—	7,2	0,19	3,0	0,03	—	—	9,1	0,09
Число вскрытых рыб, экз.	95		55		33		10		11	

* И. о. — индекс обилия.

обеспеченности малочисленных поколений последних лет при, вероятно, более или менее стабильной кормовой базе.

Данные по возрастным изменениям зараженности окуня в оз. Гусином по материалам 1972—1974 гг. опубликованы [Прониц, Шагдуров, 1977]. Исследования 1979 г. показали прежде всего резкое обеднение паразитофауны до 21 вида (таблица) по сравнению с 41 видом в 1972—1974 гг. При этом при повторном

исследовании количество вскрытий было больше. Однако это обеднение не затронуло основной специфичной паразитофауны окуня. Произошла потеря паразитов, которые единично отмечались только у отдельных возрастных групп окуня. Это прежде всего специфичные паразиты щуки (*Myxosoma pseudoanurus*, *Henneguya lobosa*, *Gyrodactylus lucii*, *Rhipidocotyle illense*) или карповых рыб (случайные находки у окуня моногеней родов *Dactylogyrus* и *Diplozoon*; трематоды *Allocreadium isoporum*, рачка *Paraergasilus rylowi*, переход на нового хозяина *Lerneacyclinacea* при эпизоотии лерниоза), а также ряд других редких для окуня паразитов (*Agammonema* sp., *Hydrachnella* sp., *Saprolegnea* sp.).

Вероятно, потеря неспецифичных и случайных паразитов при сокращении численности хозяина явление вполне закономерное, поскольку при этом резко уменьшаются связи с другими видами ихтиофауны, за счет которых он ранее приобретал этих паразитов.

Из специфичных паразитов окуня в 1979 г. не отмечено только два вида простейших с прямым циклом развития *Tripodosoma percae* и *Eimeria percae*, зараженность которыми была низка и в 1972—1974 гг.

Новым видом в составе паразитофауны оз. Гусиное по сравнению с данными за 1972—1974 гг. является только *Tetrachytena pyriformis*.

Не останавливаясь на разделении паразитов окуня на группы по типу возрастной динамики, что сделано при первом анализе материалов 1972—1974 гг. [Пронин, Шагдуров, 1977], следует отметить три момента. Зараженность окуня моногенейми *Ancyrocephalus percae*, отнесенных по результатам первого исследования в группу паразитов, заражение которыми уменьшается с возрастом рыб, в 1979 г. не имела достаточно четкой зависимости от возраста окуня. Микроспоридии *Myxobolus mulleri* вполне определенно можно отнести к группе, зараженность которыми уменьшается с возрастом рыб (таблица). Плероцеркоиды *Triacnophorus nodulosus* вообще чрезвычайно редко встречались у окуня в 1972—1974 гг. и также редки у годовиков и двухлеток в 1979 г., но неожиданно высокая зараженность отмечена для пятилеток (4+).

Возрастная динамика зараженности окуня остальными видами паразитов, исключая простейших, в 1979 г. в общем виде сходна с данными 1972—1974 гг. при существенной разнице показателей зараженности отдельных возрастных групп.

Метацеркарии *Ichthyocotylurus variegatus* являются специфичными паразитами окуня и по материалам первого исследования отнесены к группе паразитов, зараженность которыми сначала увеличивается с возрастом хозяина, а затем уменьшается. Аналогичная динамика зараженности окуня по возрастам наблюдалась и в 1979 г. с более четким пиком индекса обилия у четырехлеток (3+). Уровень зараженности метацеркариями *Ichthy-*

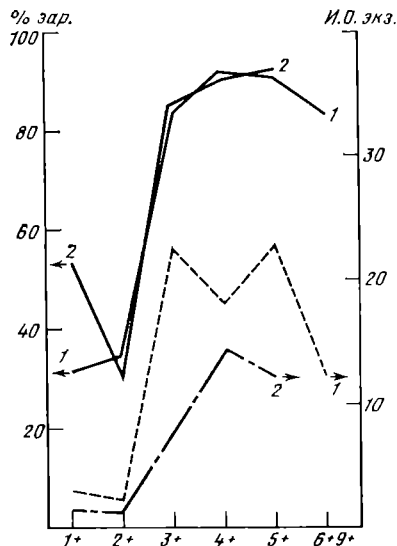
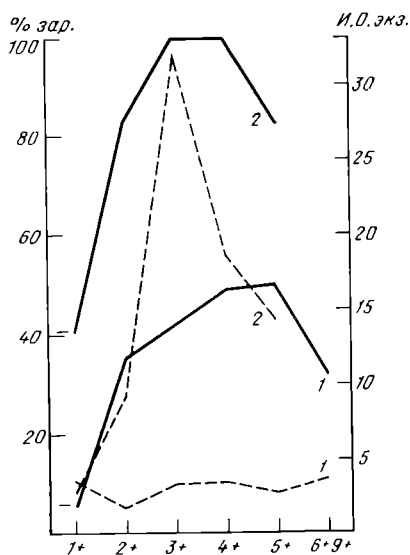


Рис. 2. Возрастная динамика зараженности окуня метацеркариями *Ichthyocotylurus variegatus*

Сплошная линия — экстенсивность, %; пунктир — индекс обилия, экз.; 1 — данные 1972—1974 гг.; 2 — данные 1979 г. (для рис. 2—9)

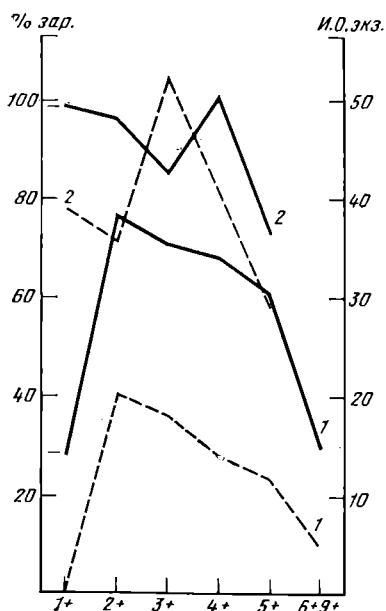


Рис. 3. Возрастная динамика зараженности окуня метацеркариями *Apathemon annuligerum*

Обозначения те же, что на рис. 2

Рис. 4. Возрастная динамика зараженности окуня метацеркариями рода *Diplostomum*

Обозначения те же, что на рис. 2

ocotylurus variegatus у всех возрастных групп окуня в 1979 г. были выше в несколько раз (рис. 2). Также специфичными для окуня являются метацеркарии *Apathemon annuligerum*. Сходна и возрастная динамика зараженности ими. Экстенсивность заражения разных возрастных групп за пятилетие практически не из-

менилась, но максимальные индексы обилия снизились почти в два раза (рис. 3). Такой же тип возрастной динамики наблюдался у окуня по суммарной зараженности всеми метацеркариями рода *Diplostomum* при первом исследовании (рис. 4). По индексу обилия он сохранился и в 1979 г. со сдвигом максимума вправо (рис. 4). Максимальный индекс обилия диплостомид (20,5 экз.) в 1972—1974 гг. отмечался у трехлеток, а в 1979 г. максимум (53,4 экз.) был у четырехлеток. Увеличилась и экстенсивность заражения.

Изменения экстенсивности заражения окуня по возрастным группам в 1979 г. носят несколько неопределенный характер, но динамика индекса обилия описывает кривую того же типа, как и у метацеркарий трематод (рис. 5).

Четкий пик максимума индекса обилия у пятилеток в 1979 г. в три раза выше, чем в 1972—1974 гг.

Общий тон возрастной динамики зараженности окуня метацеркариями *Ichthyocotylurus variegatus*, *Apathemon annuligerum* диплостомид и маритами *Bunoderu luciopercae* не случаен и определяется сходством циклов развития их. Вероятно, в первые годы жизни у окуня усиливаются топические и трофические связи с донными биоценозами. Кроме того, инвазия метацеркариями трематод может накапливаться, поскольку продолжительность жизни их в организме хозяина больше года. На четвертом году жизни связи окуня с промежуточными хозяевами трематод уменьшаются в связи с частичным переходом к хищничеству, а церкарии трематод уже не могут внедряться в дополнительного хозяина через кожные покровы. Соответственно снижается и уровень зараженности ими окуня.

При наличии некоторых особенностей для каждого вида одинаковый тип зависимости от возраста окуня в оз. Гусином имеют цестода *Proteocephalus percae*, личинки и имаго *Raphidascaris acus* и рачок *Achtheres percarum*. Для них характерен рост зараженности с возрастом хозяина как по материалам первого исследования (1972—1974 гг.), так и второго (1979 г.).

Зараженность годовиков и двухлеток окуня личинками *Raphidascaris acus* минимальна, но уже у трех- и четырехлеток экстенсивность инвазии резко возрастает (рис. 6), что безусловно связано с преимущественной бентофагией рыб этого возраста. Резкое же увеличение индекса обилия личинок у рыб старше шести лет вероятнее всего может быть объяснено возможностью пассажа личинок незавершивших органогенез в организме бентосоядных рыб. При поедании их окунем личинки, завершившие органогенез, развиваются в половозрелых нематод в кишечнике, а личинки, не завершившие органогенез, мигрируют в печень.

Заражение окуня имагинальными формами *R. acus* начинается в трехлетнем возрасте (2+). Экстенсивность и индекс обилия у них незначительны (рис. 7). Увеличение зараженности половозрелых рыб вполне закономерно с усилением хищничества.

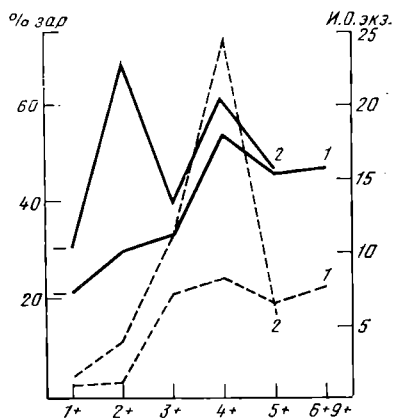


Рис. 5. Возрастная динамика зараженности окуня *Bunoderu luciopercae*
Обозначения те же, что на рис. 2

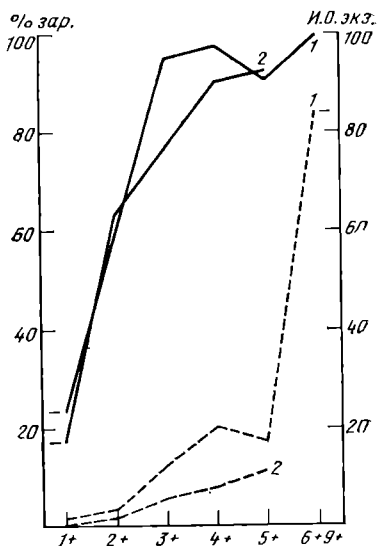


Рис. 6. Возрастная динамика зараженности окуня *Raphidascaris acus* (1)
Обозначения те же, что на рис. 2

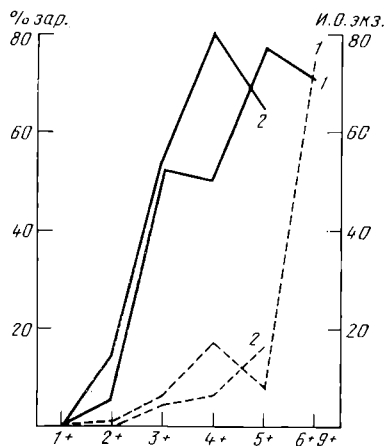


Рис. 7. Возрастная динамика зараженности окуня *Raphidascaris acus* (1)
Обозначения те же, что на рис. 2

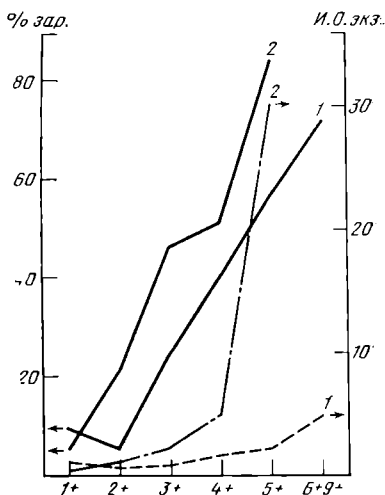


Рис. 8. Возрастная динамика зараженности окуня *Proteocephalus percae*
Обозначения те же, что на рис. 2

Изменения индекса обилия личинок и имаго *R. acis* по всем возрастным группам через пять лет незначительны (уменьшение в пределах одного порядка), а показатели экстенсивности заражения остались практически на одном уровне (рис. 6, 7).

Мы уже отмечали своеобразие возрастной динамики зараженности окуня в оз. Гусином цестодой *Proteocephalus percae* в сравнении с другими водоемами, по данным И. Е. Быховской-Павловской [1940] и Э. М. Ляймана [1951]. Весьма низкие показатели зараженности двух- и трехлеток специфичной цестодой указывает на незначительную роль копепоид в их питании. Увеличение инвазии *P. percae* рыб старших возрастов впервые отмечено и проанализировано Э. М. Ляйманом [1951], который связывал этот феномен с пассажем цестод при канибализме. Предварительный анализ материалов 1972—1974 гг., когда численность молоди окуня была относительно высокой, допускал такое объяснение и для оз. Гусиное [Пронин, Шагдуров, 1977].

По наблюдениям же 1979 г. при чрезвычайно низкой численности молоди окуня мы не зарегистрировали ни одного случая канибализма половозрелых окуней. Между тем при том же пике возрастной дина-

мики зараженность всех возрастных групп (кроме годовиков) окуня в 1979 г. была выше (рис. 8). Особенно сильно увеличился индекс обилия *P. percae* у шестилеток (с 2,4 до 29,2 экз.). Возможно, что в условиях оз. Гусиное цикл развития *P. percae* идет через придонных циклопов и реализация заражения окуня происходит при питании эпифауной донных биоценозов. Не исключена и трансмиссия циклопов инвазированных процеркоидами через мирных рыб. В общем виде не изменилась и возрастная динамика зараженности окуня специфичным рачком *Achtheres percarum* при нескольких больших показателях экстенсивности заражения, особенно индекса обилия (рис. 9). Отсутствие рачков у младшевозрастных окуней мы предположительно связывали с размерами жаберных тычинок, концы которых являются местом локализации паразита. Если при первом исследовании рачки начинали встречаться только у окуней в возра-

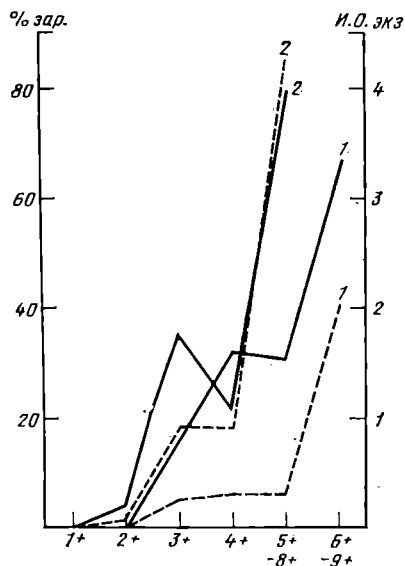


Рис. 9. Возрастная динамика зараженности окуня *Achtheres percarum*. Обозначения те же, что на рис. 2

сте 3+, то в 1979 г. единичное заражение отмечено и у окуней в возрасте 2+. Это, вероятно, связано с тем, что показатели роста окуня в 1979 г. увеличились, и часть трехлеток достигла размерных показателей четырехлеток в период первого исследования. Соответственно жаберные тычинки стали доступны для прикрепления относительно крупных рачков.

При сравнительном анализе возрастных изменений зараженности рыб паразитами по материалам собственных исследований (окунь, сиг-пыжьян, налим из водоемов Чарской котловины) и литературных данных мы пришли к следующим выводам.

1. Возрастная динамика зараженности рыб отдельными паразитами может быть аналогичной: — у одного вида рыб из разных водоемов; — у разных видов рыб в одном водоеме; — у различных видов рыб из водоемов географически удаленных друг от друга.

2. Возрастная динамика зараженности рыб некоторыми паразитами может быть различной у одного вида рыб в разных водоемах как в пределах одного, так и в разных регионах [Пронин, 1968].

Проведенные повторные исследования возрастной динамики зараженности окуня в одном водоеме при изменившейся экологической ситуации, главным в которой, по нашему мнению, является резкое сокращение численности хозяина, позволяют сделать следующее заключение.

1. Паразиты, составляющие ядро паразитофауны конкретного вида рыб в конкретном водоеме, имеют стабильный тип возрастной динамики заражения хозяина.

2. Эта стабильность определяется консервативностью возрастных изменений морфологических характеристик и экологии хозяина, а также особенностями циклов развития паразитов.

Другой аспект проведенных исследований касается общего изменения паразитофауны окуня и уровня зараженности его отдельными паразитами. Как уже отмечалось, при значительном сокращении численности хозяина, в данном случае окуня в 200 раз, наблюдается сильное обеднение паразитофауны за счет утери неспецифичных и случайных паразитов, уровень зараженности которыми был низок и при относительно высокой численности хозяина. Из специфичных паразитов окуня только два вида паразитов с прямым циклом развития остались за пределами повторной выборки, но экстенсивность заражения и индекс обилия их были низкими и в период исходных исследований.

Интересно и на первый взгляд парадоксальным является не только сохранение относительно высокого уровня инвазии (*Apathemon annuligerum*, *Raphidascaris acus*), но и увеличение зараженности (метацеркариями ихтиокотилурусов и диплостомид, *Proteocephalus percae*, *Achteres percarum*) окуня фоновыми паразитами. В действительности же индекс обилия паразита не является абсолютным показателем численности его, а только может

служить для расчета ее. Численность паразита (M) в конкретной популяции хозяина может быть определена произведением среднего показателя индекса обилия для всей популяции (и. о. $=m_n$) на число особей (N) в популяции ($M = m_n \cdot N$), или более точно суммой произведений индексов обилия паразита в каждой возрастной группе (m_n) на их численность (n), т. е. $M = (m \cdot n)$. Поэтому, если индекс обилия паразита остается на одном уровне, а численность популяции хозяина уменьшается или увеличивается, то и численность паразита уменьшается или увеличивается, во столько же раз. Исходя из этого, увеличение индексов обилия специфичных паразитов окуня в пределах одного порядка величин (2—3 раза) при уменьшении численности хозяина на три порядка (не менее чем в 200 раз) можно рассматривать как приспособительное явление, направленное на уменьшение размаха колебания численности паразита. Для специфичных паразитов увеличение числа их в одной особи хозяина — одно из решающих условий сохранения в разреженной популяции облигатного хозяина. Тем более, если данный вид в конкретной экосистеме выступает в качестве единственного промежуточного или дефинитивного хозяина, как окунь в оз. Гусином для *Ichtyocotylurus variegatus*, *Diplostomum volvens*, *Proteocephalus percae*, *Achteres percarum*. В свете этого могут найти объяснения многочисленные литературные данные об увеличении зараженности специфичными гельминтами при сокращении численности охотничье-промысловых млекопитающих [Губанов, 1964]. При изучении взаимосвязи динамики численности паразита и хозяина необходимо рассматривать не только изменения индекса обилия, как такового, а в совокупности с изменением числа хозяев.

ЛИТЕРАТУРА

- Бреев К. А. Применение математических методов в паразитологии.— Изв. ГосНИОРХ. Л., 1976, т. 105, с. 109—126.
- Быховская-Павловская И. Е. Влияние возраста на изменение паразитофауны у окуня.— Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1940, т. 8, с. 99—130.
- Вознесенская Н. Г. Гельминты рыб Гусино-Убукунской системы водоемов и их эпизоотологическое значение.— В кн.: Материалы I республик. науч.-производ. вет. конф. Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во, 1974.
- Вознесенская Н. Г., Пронин Н. М. Межгодовые изменения гельминтофауны окуня озера Гусиное (Бур. АССР) перед началом эксплуатации его в качестве водоема — охладителя Гусиноозерской ГРЭС.— В кн.: Круговорот вещества и энергии в водоемах. Рыбы и рыбные ресурсы: Тез. докл. на 4-й Всесоюз. лимнолог. совещ. «Лиственичное на Байкале», 1977, с. 216—220.
- Губанов Н. М. Гельминтофауна промысловых млекопитающих Якутии. М.: Наука, 1964. 163 с.
- Кожов М. М. Пресные воды Восточной Сибири. Иркутск: Иркутск. облгиз, 1950. 368 с.
- Ляйман Э. М. Твойные циклы в развитии паразитов и резервуар инвазии в природе.— Тр. Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз-ва, 1951, вып. 4, с. 174—178.

- Пронин Н. М. Паразиты рыб Чарской котловины (Забайкальский Север): Дис. ... канд. биол. наук. Чита, Томск: ТГУ, 1968. 262 с.
- Пронин Н. М. Акклиматизационно-интродукционные работы в бассейне оз. Байкал и изменения ихтиопатологической ситуации.— В кн.: Новое в борьбе с инвазионными болезнями рыб в условиях промышленного рыбоводства: Тез. докл. Всесоюз. совещ. по инвазион. болезням рыб. М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1977, с. 80—81.
- Пронин Н. М., Пронина С. В., Шагдуров Б. Х. Гусиноозерский очаг дифиллоботриоза антропогенного типа в Бурятии.— В кн.: Паразиты животных и вредители растений Прибайкалья и Забайкалья. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. фил. СО АН СССР, 1979, с. 113—117.
- Пронин Н. М., Шагдуров Б. Х., Фролов Н. А. Лернеоз и некоторые показатели крови карасей Цайдамских озер (Бурятия).— Тр. БИЕН СО АН СССР Улан-Удэ: Изд-во Бурят. фил. СО АН СССР, 1975, т. 13, с. 31—37.
- Пронин Н. М., Шагдуров Б. Х. Возрастные изменения паразитофауны окуня озера Гусиное.— В кн.: Фауна, морфология и экология паразитов позвоночных животных Забайкалья. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. фил. СО АН СССР, 1977, с. 56—67.
- Пронин Н. М., Шигаев С. Ш. Паразитофауна щуки оз. Гусиное.— В кн.: Фауна, морфология и экология паразитов позвоночных животных Забайкалья. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. фил. СО АН СССР, 1977, с. 45—55.
- Пронина С. В. Взаимоотношения плероцеркоидов *Triaenophorus nodulosus*, *T. amurensis*, *Diphyllbothrium dendriticum* (*Pseudophyllidae*; *Cestoda*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата: Ин-т Зоол. АН КазССР, 1978. 23 с.
- Томилов А. А. Главнейшие озерные районы Бурят-Монгольской АССР.— В кн.: Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск: Иркутск. кн. изд-во, 1958, с. 702—724.
- Черепанов В. В. Паразиты амурских рыб, акклиматизированных в бассейне Байкала.— Зоол. журн., 1962, т. 41, вып. 10, с. 1568—1571.

УДК 576.895.10

Очерк биологии некоторых гельминтов, ассоциированных с окунем в озерных биоценозах

Ройтман В. А., Цейтлин Д. Г.

Лаборатория гельминтологии АН СССР, Москва

Впервые попытка увязать гельминтофаунистические данные с конкретными трофотипологическими характеристиками водоемов была осуществлена профессором Вишневым и его учениками. Изучая пути циркуляции гельминтов в биоценозах озер, различающихся типом трофности, они указали на отличия в паразитофауне мезотрофных, эвтрофных и олиготрофных озер. В последующие годы этот вопрос заинтересовал довольно обширный круг исследователей, что повлекло появление обширного фактического материала, освещающего ценотические аспекты экологии паразитов в озерных биоценозах.

Некоторые авторы [Wisniewski, 1958a; Chubb, 1963, 1964, 1970] пришли к заключению, что эвтрофные и олиготрофные озера обладают определенной, характерной для них паразитофауной. Esch [1971] даже полагает, что гидроценоз эвтрофного озера характеризуют те виды гельминтов, жизненные циклы

которых завершаются в птицах. Однако другие [Wooten, 1973; Halvorsen, 1971; Kennedy, 1975a, 1978] ставят под сомнение возможность существования какого-либо определенного типа паразитофауны, свойственного тому или иному лимнобиологическому типу водоема. Результаты работы этих авторов указывают на отсутствие строгих корреляций между видовым составом паразитофауны и типом трофности озер. Они указывают, что отдельные физикохимические или биологические факторы среды оказывают решающее влияние на состав паразитофауны, но при этом существенных изменений в продукционных процессах и круговороте энергии в водоемах не наблюдается.

Гельминты обладают достаточно многообразным набором адаптивных реакций на воздействие внешней среды как на организменном, так и на популяционных уровнях. В конкретных озерных биоценозах особи и отдельные группы особей популяций гельминтов вступают в многообразные сложные связи как между собой, так и с особями и популяциями других видов гельминтов и свободноживущих гидробионтов.

В данной работе обсуждаются особенности биологии гельминтов, ассоциированных с окунем в биоценозах озер разного уровня трофности и географического положения. Ряд сведений по биологии некоторых гельминтов окуня нами собраны во время изучения гельминтологической ситуации нескольких озер восточной части Литвы в 1977—1979 гг. Наиболее массовый гельминтологический материал и полные гидробиологические наблюдения получены за время исследований на трех озерах: Дрингис, Лаумякис и Голубое. Дрингис (пл. 726 га) и Лаумякис (пл. 12,8 га) — мезотрофные нейтрально-щелочные водоемы, Голубое (пл. 2,5 га) — дистрофный олигоащидный водоем. Помимо гидрологических различий названные озера различаются видовым составом гидробионтов и численностью популяций отдельных видов планктонных и бентосных беспозвоночных.

Окунь (*Perca fluviatilis*) обитает во всех названных озерах, в которых он один из самых многочисленных видов рыб, причем в Голубом — он единственный представитель ихтиофауны. Окунь способен существовать в широком диапазоне условий среды, благодаря ряду биологических особенностей: ранний нерест и высокая плодовитость, избирательность в питании на разных возрастах, изменения в соотношении полов в зависимости от колебаний факторов среды, наличие в популяциях мелких тугорастущих особей, питающихся планктоном, и крупных быстрорастущих форм с хищным характером питания и др. Эврибионтность и эврифагия обусловили широкое расселение окуня по водоемам различного происхождения и уровней продукционных процессов.

Литература по паразитофауне окуня весьма обширна, но для целей нашего анализа мы ограничиваемся привлечением тех источников, в которых паразитологические сведения демонстрируются на фоне точно установленной трофотипологической характеристики водоема.

Таблица 1

Сроки добычи и число обследованных окуней в обследованных озерах

Озеро	Лимнологическая характеристика	Год и сезон	Число окуней
Дрингис	Мезотрофное нейтрально-щелочное	1977: VI—VIII 1978: II—III VI—VIII IX—X 1979: IV—V VIII Итого:	175 34 17 8 8 21 263
Лаумяжис	Мезотрофный, щелочной с признаками олиготрофии	1977: VI—VIII 1978: II—III VI—VIII IX—X 1979: IV—V VIII Итого:	30 22 19 9 12 8 100
Голубое	Дистрофный, олигоацидный	1977: VI—VIII 1978: VI—VIII IX—X 1979: IV—V VIII Итого:	7 47 44 134 43 275

Число и сроки обследования окуней из озер Литвы приведены в табл. 1. Всего за период работ исследований было обследовано 638 экз рыб этого вида разных размерно-возрастных групп и пола. Материал добывался разными орудиями лова (невод, ставные сети, мальковая волокуша и др.). На оз. Дрингис рыбы для вскрытия добывались в разных участках этого водоема. Камеральная обработка гельминтов проводилась по методикам, используемым в практике работ отечественных гельминтологов.

Выявленные у обследованных окуней гельминты и характер инвазии ими рыб по водоемам в разные сезоны года приводятся в табл. 2—4.

В обследованных озерах у окуня зарегистрированы 23 вида 19 родов 15 семейств 11 отрядов и 5 классов гельминтов. Из этого числа 15 видов — единственные представители своих родовых таксонов, роды *Proteocephalus* и *Diplostomum* представлены 2 видами и род *Cotylurus* — 3.

Моногенеи

У обследованных рыб зарегистрированы два представителя этого класса.

Ancyrocephalus percae. Встречен в озерах мезотрофного типа. В оз. Дрингис *A. percae* только один раз зарегистрирован у самки окуня с $L=18,0$ см и $l=15,0$ см в возрасте 5+ в феврале

1978 г. в заливе Юодакумпикс (северо-западная часть озера). В Лаумякисе *A. percae* обнаружен у 3 экз. окуней: в 28/2. 1978 г., $L=14,7$ см, $l=12,7$ см, ♀ 5—6+; 29/6. 1978 г. $L=17,9$ см и $l=15,8$ см, ♀ 8—9+; 29/5. 1977 г., $L=12,0$ см и $l=10,0$ см, ♀ 4—5+. У молоди окуня в Дрингисе и Лаумякисе этот гельминт нами не отмечался.

Судя по показателям индекса обилия численность популяции *A. percae* низкая (табл. 2, 3). В связи с редкой встречаемостью установить сезонные изменения численности этого паразита в обследованных озерах не представляется возможным.

На территории Литвы низкая численность популяции *A. percae* отмечена Э. Раудкисом [1977] в мезотрофных озерах Дуся и Шлавантас и слабо эвтрофном оз. Обилия, а в слабопродуктивном мезотрофном оз. Галастас этот гельминт не регистрировался. В олиготрофных [Петрушевский, Быховская, 1935; Быховская-Павловская, 1940; Шульман, Малахова, Рыбак, 1974] и в мезотрофных озерах [Шульман, Малахова, Рыбак, 1974] Карелии также отмечается низкая численность этого гельминта. В оз. Селигер (водоем мезотрофного типа с признаками дистрофии) Р. Е. Шульман и И. В. Кулемина [1969], И. В. Кулемина [1969] обнаружили *A. percae* у молоди окуня (0+—2+) с экстенсивностью инвазии 40,0—46,0%. Судя по приведенным этими авторами данным, значительных сезонных и возрастных колебаний инвазии окуня *A. percae* не наблюдается. В Кончезере все случаи находок *A. percae* на окунях приходились на осенне-летние месяцы [Малахова, 1961, 1964].

Низкие показатели инвазии окуня этим видом моногеней (из 36 вскрытых заражено 1,8%, интенсивность инвазии 1 экз.) отмечены в эвтрофном нейтрально-щелочном карбонатного класса оз. М. Миассово в Челябинской области, в мезотрофном со средней минерализацией карбонатного класса оз. Хорошее (Новосибирская область) (13,3% из 15 обследованных, интенсивность 1 экз.) и в солоноватом (высокое содержание хлоридов и сульфатов), испытывающим периодические колебания уровня оз. Сартлан (33,3% из 15, интенсивность инвазии 2—3 экз.) (Новосибирская область). В горных олиготрофных и заболоченных кислых озерах таежной зоны *A. percae* не обнаружен [Кашковский, Размашкин, Скрипченко, 1974].

По биологии вида имеются фрагментарные данные. Б. Е. Быховский [1957] отмечает, что в условиях средней полосы европейской части СССР виды рода *Ancyrocephalus* продуцируют яйца с апреля по октябрь и даже позже, у *A. paradoxus* с жабер судака яйца при 20—24° развиваются 4 суток, сформировавшаяся в них личинка выходит во внешнюю среду. Возможно, что и у *A. percae* откладка яиц и начальные этапы постэмбрионального развития происходят в те же календарные сроки, что и у *A. paradoxus*.

Исходя из имеющихся данных, *A. percae* адаптирован к обитанию в биоценозах озер мезотрофного типа с нейтрально-ще-

Показатели зараженности окуня гельминтами в оз. Дрингис

Гельминт	1977 г. VI-VIII n=175		1978 г. II-III n=34		1978 г. VI n=17		1978 г. IX-X n=8		1979 г. VI-V n=8		1979 г. VIII n=21	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Monogenoidea</i>												
<i>Ancyrocephalus percae</i>	$\frac{0,55}{1-2}$	0,007	$\frac{2,93}{1}$	0,03	$\frac{5,8}{1}$	0,05	0	0	0	0	$\frac{4,76}{1}$	0,08
<i>Cestoidea</i>												
<i>Diphyllbothrium</i> sp. pl.	$\frac{0,7}{1}$	0,007	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Proteocephalus cernua</i>	0	0	$\frac{17,6}{1-14}$	0,08	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Proteocephalus percae</i>	$\frac{1,14}{1-9}$	0,05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Proteocephalus</i> sp.	$\frac{3,4}{1-2}$	0,05	$\frac{8,8}{1-7}$	0,32	0	0	0	0	6 из 8 $\frac{3-43}{1-13}$	5,6	0	0
<i>Triacnophorus nodulosus</i> pl.	$\frac{46}{1-23}$	1,17	$\frac{70,5}{1-9}$	1,9	$\frac{52,9}{1-10}$	1,6	3 из 8 $\frac{1-2}{1-2}$	0,56	3 из 8 $\frac{1-13}{1-13}$	3,25	$\frac{14,2}{1-3}$	0,5
<i>Trematoidea</i>												
<i>Azygia lucii</i>	$\frac{4,2}{1-2}$	0,04	$\frac{5,8}{1}$	0,05	$\frac{5,8}{1}$	0,05	1 из 8 $\frac{1}{1}$	0,33	1 из 8 $\frac{1}{1}$	0,12	0	0
<i>Bunodera luciopercae</i>	$\frac{7,8}{1-10}$	0,25	$\frac{55,8}{1-35}$	5,85	0	0	5 из 8 $\frac{4-26}{4-26}$	9,75	7 из 8 $\frac{1-102}{1-102}$	28,75	$\frac{14,2}{2-26}$	1,8
<i>Cotylurus pietatus</i> mtc.	$\frac{47,4}{1-132}$	4,36	$\frac{67,6}{1-48}$	12,7	$\frac{41,1}{2-7}$	1,58	5 из 8 $\frac{2-13}{2-13}$	4,36	4 из 8 $\frac{1-23}{1-23}$	1,6	$\frac{19}{1-7}$	1,37
<i>Cotylurus platycephalus</i> mtc.	$\frac{1,7}{1}$	0,045	$\frac{8,8}{4-14}$	0,82	0	0	0	0	0	0	0	0

<i>Cotylurus variegatus</i> mtc.	$\frac{32}{1-124}$	2,93	$\frac{61,7}{1-32}$	6,7	$\frac{11,7}{6}$	0,7	$\frac{6 \text{ из } 8}{2-28}$	7,25	$\frac{4 \text{ из } 8}{8-26}$	2,71	$\frac{9,5}{2-3}$	0,62
<i>Diplostomum volvens</i> mtc.	$\frac{9,2}{1-7}$	0,21	$\frac{8,8}{1}$	0,08	$\frac{11,7}{1-3}$	0,23	0	0	0	0	$\frac{9,5}{1-9}$	0,83
<i>D. paracaudum</i> mtc.	$\frac{0,7}{1}$	0,01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> mtc.	$\frac{0,7}{2}$	0,01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i> mtc.	$\frac{2,83}{1-2}$	0,03	$\frac{5,8}{1}$	0,05	$\frac{5,8}{1}$	0,05	0	0	0	0	0	0
<i>Rhipidocotyle illense</i> mtc.	$\frac{2,12}{1-4}$	0,04	$\frac{5,8}{1}$	0,05	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>R. illense</i> ad.	$\frac{2,12}{1-10}$	0,09	0	0	0	0	0	0	$\frac{1 \text{ из } 8}{20}$	2,5	$\frac{9,5}{14-33}$	3,91
<i>Tygodelphys clavata</i> mtc.	$\frac{50,3}{1-363}$	6,3	$\frac{50}{1-10}$	2,0	$\frac{35,2}{6-55}$	11,29	$\frac{3 \text{ из } 8}{1-28}$	5,66	$\frac{6 \text{ из } 8}{1-18}$	5,0	$\frac{42,8}{4-18}$	7,75
<i>Nematoidea</i>	41,2	2,42	38,2	0,91	$\frac{17,6}{1-5}$	0,86	$\frac{1 \text{ из } 8}{11}$	1,83	$\frac{3 \text{ из } 8}{4-14}$	2,87	$\frac{52,3}{2-18}$	5,66
<i>Camallanus lacustris</i>	$\frac{1-53}{29,0}$	1,05	$\frac{47}{1-15}$	4,7	$\frac{35,2}{1-28}$	3,47	$\frac{6 \text{ из } 8}{1-12}$	3,8	$\frac{3 \text{ из } 8}{4-14}$	3,25	$\frac{52,3}{2-18}$	4,08
<i>Desmidocercella</i> sp. larva	$\frac{1-35}{9,9}$	0,46	$\frac{11,7}{2-4}$	0,32	$\frac{11,7}{2-6}$	0,47	$\frac{1 \text{ из } 8}{1}$	0,16	$\frac{1 \text{ из } 8}{1}$	0,12	$\frac{4,76}{1}$	0,08
<i>Raphidascaris acus</i> larva	1-15											
<i>Acanthocephaloidea</i>	37,5	1,02	23,5	0,38	$\frac{5,8}{6}$	0,35	$\frac{1 \text{ из } 8}{1}$	0,16	$\frac{3 \text{ из } 8}{1-6}$	1,0	$\frac{33,3}{2-6}$	2,08
<i>Acanthocephalus lucii</i>	$\frac{1-36}{0}$	0	$\frac{1-3}{0}$	0	0	0	0	0	$\frac{2 \text{ из } 8}{1-4}$	0,62	0	0
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>												

Примечание. В графах 2, 4, 6, 8, 10, 12 в числителе — значения экстенсивности индекса обилия; в знаменателе — индексы обилия; в графах 3, 5, 7, 9, 11, 13 значения индекса обилия.

Таблица 3

Показатели зараженности окуна гельминтами в оз. Лаумякис

Гельминт	1977 г. VI-VIII n=30		1978 г. I-III n=21		1978 г. VI n=19		1978 г. IX-X n=9		1979 г. IV-V n=12		1979 г. VII n=8	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Monogenoidea</i>												
<i>Ancyrocephalus percae</i>	$\frac{3,2}{1}$	0,03	$\frac{9}{1}$	0,09	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gyrodactylus gasterostei</i>	0	0	0	0	$\frac{5,2}{1}$	0,05	0	0	0	0	0	0
<i>Cestoidea</i>												
<i>Proteocephalus percae</i>	0	0	$\frac{77,2}{1-24}$	4,04	0	0	0	0	$\frac{6 \text{ из } 12}{1-15}$	2,66	0	0
<i>Treanophorus nodulosus</i> pl.	$\frac{50}{1-23}$	4,5	$\frac{72,7}{1-6}$	1,9	$\frac{63,2}{1-19}$	3,21	$\frac{3 \text{ из } 9}{1-3}$	4,0	$\frac{2 \text{ из } 12}{1}$	0,16	$\frac{3 \text{ из } 8}{1-2}$	0,5
<i>Trematoidea</i>												
<i>Bunodera luciopercae</i>	$\frac{13,3}{1-4}$	0,3	$\frac{81,8}{3-61}$	25,4	0	0	0	0	$\frac{10 \text{ из } 12}{3-85}$	23,8	$\frac{2 \text{ из } 8}{1-8}$	1,1
<i>Cotylurus variegatus</i> mlc.	0	0	0	0	0	0	0	0	$\frac{1 \text{ из } 12}{1}$	0,08	0	0
<i>Diplostomum paracaudum</i> mlc.	$\frac{3,3}{1}$	0,03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i> mlc.	0	0	$\frac{4,5}{1}$	0,04	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhipidocolyle illense</i> ad.	$\frac{6,6}{2}$	0,13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Таблица 3 (окончание)

Гельминт	1977 г. VI—VIII n=30		1978 г. II—III n=22		1978 г. VI n=19		1978 г. IX—X n=9		1979 г. IV—V n=12		1979 г. VIII n=8	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Nematoida</i>												
<i>Camallanus lacustris</i>	$\frac{43,3}{1-8}$	1,03	$\frac{22,7}{1-3}$	0,31	$\frac{42,1}{1-6}$	0,89	$\frac{1 \text{ из } 9}{4}$	0,66	$\frac{3 \text{ из } 12}{1-2}$	0,41	$\frac{8 \text{ из } 8}{2-26}$	9,87
<i>Desmidocerella</i> sp. larva	$\frac{10,0}{3-74}$	3,06	$\frac{54,5}{1-36}$	8,13	$\frac{63,1}{1-49}$	$\frac{15,3}{0}$	$\frac{4 \text{ из } 9}{4-25}$	10,66	$\frac{5 \text{ из } 12}{1-17}$	2,5	$\frac{3 \text{ из } 8}{9-20}$	6,12
<i>Raphidascaris acus</i> larva	$\frac{3,3}{1}$	0,06	0	0	0	0	$\frac{1 \text{ из } 9}{3}$	0,5	0	0	$\frac{1 \text{ из } 8}{1}$	0,13
<i>Acanthocephaloidea</i>												
<i>Acanthocephalus lucii</i>	$\frac{63,3}{1-11}$	1,86	$\frac{13,6}{1-3}$	0,22	$\frac{73,6}{1-25}$	3,89	$\frac{4 \text{ из } 9}{1-6}$	2,5	$\frac{5 \text{ из } 12}{1-5}$	0,75	0	0

Примечание. В графах 2, 4, 6, 8, 10, 12 в числителе значения экстенсивности инвазии; в знаменателе — интенсивности; в графах 3, 5, 7, 9, 11, 13 значения индекса обилия.

Таблица 4

Показатели зараженности окуня гельминтами в оз. Голубое

	1977 г. VI—VIII		1978 г. VI		1978 г. IX—X	
	n=7		n=17		n=44	
1	2	3	4	5	6	7
<i>Cestoidea</i>						
<i>Proteocephalus percae</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Triaenophorus nodulosus</i> pl.	0	0	0	0	0	0
<i>Trematoidea</i>						
<i>Bunodera luciopercae</i>	$\frac{1 \text{ из } 7}{1}$	0,07	$\frac{85,7}{1-87}$	9,91	$\frac{20,4}{1-71}$	2,68
<i>Nematoidea</i>						
<i>Camallanus lacustris</i>	$\frac{4 \text{ из } 7}{2-7}$	1,85	$\frac{88,09}{1-21}$	4,14	$\frac{79,5}{1-14}$	3,9

	1979 г. IV—V		1979 г. VIII	
	n=134		n=43	
1	8	9	10	11
<i>Cestoidea</i>				
<i>Proteocephalus percae</i>	$\frac{0,74}{1}$	0,007	0	0
<i>Triaenophorus nodulosus</i> pl.	$\frac{0,74}{1}$	0,007	0	0
<i>Trematoidea</i>				
<i>Bunodera luciopercae</i>	$\frac{67,9}{1-105}$	11,0	$\frac{25,5}{5-13}$	7,1
<i>Nematoidea</i>				
<i>Camallanus lacustris</i>	$\frac{71,6}{1-20}$	2,49	$\frac{72,09}{1-12}$	3,7

Примечание. В графах 2, 4, 5, 8, 10 в числителе значения экстенсивности инвазии; в знаменателе — интенсивности; в графах 3, 5, 7, 9, 11 значения индекса обилия.

лочной или щелочной реакцией воды, карбонатного или хлоридно-сульфатного классов.

Gyrodactylus gasterostei. Обнаружен у 2 окуней в оз. Лаумякис: 7/7.1977 г. L=15,0 см и L=13,0 см, ♂ 7.; 7/3.1978 г. L=14,0 см, l=12,0 см, ♀ 5—6. Случайный паразит окуней, ранее у этого вида рыб не отмечался. В озерах Дуся и Шлавантас (Литва) у *Perca fluviatilis* обнаружен *G. lucii* (Рауцкис, 1977) с экстенсивностью инвазии 1,7% из 58 обследованных и 3,0% из 33 соответственно. В оз. Селигер у сеголеток (6,6% из 15) и годовиков (6,6% из 15) обнаружен *G. cernuae* [Р. Шульман, Ку-

лемина, 1969], а озерах Таватуй (мезотрофный водоем) и М. Мнассово (эвтрофный) — *G. sp. II* [Кашковский, Размашкин, Скрипченко, 1974]. Случаи инвазии окуня гидроактилюсами в олиготрофных или дистрофных водоемах нам неизвестны.

G. gasterostei паразитирует у колюшки [Gläser, 1974]. Гидроактилюсы способны покидать своих хозяев и некоторое время пребывать во внешней среде, где они продолжают размножаться и могут заражать новые особи хозяев [Кулемина, 1979]. Возможно, что заражение окуня *G. gasterostei* произошло в оз. Лаумякис от колюшки.

Цестоды

Этот класс гельминтов представлен в наших материалах 4 видами, 3 из них паразитируют в окунях на стадии плероцеркоиды и имаго, 1 — на стадии плероцеркоида.

Diphyllobothrium sp., pl. Обнаружен в полости тела годовика окуня ($L=6,8$ см, $l=5,8$ см), 126. 1977 г. в небольшом заливе в северо-западной части оз. Дрингис. Кроме того, по одному разу плероцеркоиды дифиллоботриумов найдены в этом водоеме у ерша и колюшки. В озерах на юго-западе Литвы [Кротас, 1968; Рауцкис, 1977], представители этого рода у окуня не регистрировались.

Мы воздерживаемся отнести найденный у окуня плероцеркоид дифиллоботриума к какому-нибудь определенному виду. Окунь известен как второй промежуточный хозяин *Diphyllobothrium latum* во многих озерах Карелии [С. Шульман и др., 1974] и северо-запада СССР [Куперман, 1979]. Плероцеркоиды других видов дифиллоботриумов *D. dendriticum*, *D. ditremum*, *D. vogeli* встречаются у рыб других систематических групп, а их окончательными хозяевами (первых двух) являются чайковые, а последнего — поганки.

Первыми промежуточными хозяевами дифиллоботриумов служат многие представители копепод подотрядов *Cyclopoida* и *Calanoida*, причем в трофотипологически и географически неоднородных водоемах эту функцию выполняют разные виды указанных групп ракообразных. Из их числа в Дрингисе и Лаумякисе отмечены *Cyclops strenuus*, *Acanthocyclops viridis*, *Mesocyclops leuckarti*, *M. oithonoides*, *Eucyclops serrulatus*, *Eudiaptomus gracilis*. Условия биоценозов этих озер вполне соответствуют требованиям, необходимым для развития и циркуляции разных видов дифиллоботриумов. В Дрингисе многочисленны щука, ерш, окунь, налим — облигатные вторые промежуточные хозяева *D. latum*. Акклиматизированная в Дрингисе ряпушка — второй промежуточный хозяин *D. dendriticum*, но у этой рыбы плероцеркоиды этого вида не обнаружены [Протасова, 1981]. Дрингис постоянно посещается чайками, прилетающими из расположенной неподалеку колонии, а также на путях полета.

В оз. Лаумякис обитает помимо окуня, также щука и ерш, в зоопланктоне доминируют *M. oithonoides*, *Eucyclops serrulatus*, *Eudiaptomus gracilis*, залет чаек на озере менее частый, чем на Дрингис.

Несмотря на казалось бы оптимальные условия среды для существования очагов дифиллоботриозов в Дрингисе и Лаумякисе, численность этих цестод в названных водоемах низка. При обследовании 2237 человек в Игналинском районе было отмечено 2 случая инвазии дифиллоботриумами [Бизюлявичус, 1958]. Возможно, что низкая численность дифиллоботриумов в Дрингисе и Лаумякисе связана со слабым поступлением в эти водоемы инвазионного начала. Для разных видов дифиллоботриумов численность их популяций лимитируется разными факторами. Для *D. latum* — это в основном слабая заселенность берегов, перманентное промысловое воздействие на водоем, видовое разнообразие и высокая численность ветвистоусых рачков в планктоне, элиминирующих инвазионные элементы лентецов. Для других видов дифиллоботриумов помимо сказанного могут иметь значение и рекреационные мероприятия на озерах, влияющих на экологию и этологию дефинитивных хозяев этих цестод.

В пределах Литовской ССР известны довольно мощные очаги дифиллоботриозов на Тракайских озерах [Кротас, 1958], в устье Немунаса и побережье Куршского залива.

Proteocephalus spp. (*Proteocephalus percae*, *P. cernua*, *P. sp.*, pl.). Протеоцефалюсы встречены у окуней во всех обследованных озерах. Установить с точностью число экземпляров каждого из встреченных видов протеоцефалюсов во многих пробах не представлялось возможным, поскольку в них наряду с субадультивными и адультивными экземплярами встречались плероцеркониды и несегментированные формы, видовая диагностика которых в настоящее время встречает большие затруднения. Это обстоятельство обусловило объединение указанных видов в сборную группу *Proteocephalus* spp., причем у обследованных окуней число зрелых экземпляров *P. percae* превалировало над таковыми *P. cernuae*. (Распространение других видов протеоцефалюсов у рыб Дрингиса и Лаумякиса см. в статье Е. Н. Протасовой, 1981).

В близких по типу трофности озерах Дрингис и Лаумякис находят благоприятные условия для своего развития и циркуляции. Некоторые отличия этих озер в какой-то мере сказываются на численности этих цестод в рыбах (табл. 4, 5). Тем не менее отчетливо проявляется, судя по приведенным показателям инвазии, сезонные колебания в численности их половозрелых экземпляров этих цестод, что является отражением одногодичного срока их жизненных циклов.

Как показали вскрытия окуней из Дрингиса и Лаумякиса с 24 по 30 апреля 1978 г., обнаруженные в них протеоцефаллюсы в подавляющем числе были представлены зрелыми экземплярами. В этот период вылова окуней большая часть зеркала озер

Таблица 5

Зараженность окуня разного возраста *C. platycephalus*, мелс. в оз. Дрингис в июне — августе 1977 г.

Возрастная группа	Число обследованных экз.	Заражено		Интенсивность, экз.	Число метациклов, экз.	Индекс обилия
		экз.	%			
0+	31	0	0	0	0	0
1+	13	0	0	0	0	0
2+	31	1	3,22	1	1	0,032
3+	66	1	1,51	1	1	0,015
4+—7+	20	0	0	0	0	0
8+—≥10+	14	1	7,14	6	6	0,07
Итого:	175	3	1,71		8	0,045

уже была свободна ото льда, но у берегов еще сохранились его скопления. Температура воды в озерах была от 0 до 4°. В первых числах мая лед на водоемах исчез, температура воды в разных участках и глубинах максимально достигала 6°. В это же время отмечен и нерест окуня. У обнаруженных в это время протеоцефалюсов отмечалось начало отхождения яиц. При температуре 11—13° (начало II декады мая) наблюдалось массовое выделение яиц. Отмеченные нами сроки достижения зрелости и начала откладки яиц протеоцефалюсами совпадают с таковыми [Wootten, 1974] для *P. percae* в озерах Англии.

В оз. Голубом за три года исследований инвазия окуней протеоцефалюсами отмечена всего один раз (в мае 1979 г.). Единственная найденная стробила характеризовалась признаками физиологического старения. Возможно, что в этом водоеме популяция *P. percae* находится на грани исчезновения.

P. percae — обычный паразит окуня, иногда других видов рыб (налим, судак и др.) в озерах с разными трофотипологическими характеристиками [Быховская-Павловская, 1940; Кротас, 1958, 1968; Малахова, 1961, 1964; Кулемина, 1969; Кашковский и др. 1974; С. Шульман и др., 1974; Рауцкис, 1977; Wootten, 1974; Andersen, 1978]. Он отмечен в озерах карбонатного и хлоридно-сульфатного классов, полигумидных дистрофных водоемах.

P. percae и другие близкие ему виды протеоцефалюсов развиваются с участием одного промежуточного и дефинитивного хозяев. Как установил эксперимент Вуттен [Wootten, 1974] промежуточным хозяином *P. percae* служат веслоногие рачки *Cyclops* (*Eucyclops*) *agillis*, *C. (Mesocyclops)* *leuckarti* и *C. (Acanthocyclops)* *viridis*. Известно, что развитие этого вида может протекать также при участии *C. vicinus* и *C. colensis* (Wierzbicka,

1956), *Eudiaptomus graciloides* (Jarecka, 1960), *C. (Acanthocyclops) bicuspidatus*. Названные виды раков, за немногим исключением, присутствуют в зоопланктоне исследованных нами озер. По данным сотрудника ГЕЛАН А. И. Булаева, биомасса *Sopropoda* в Дрингисе в мае достигает 0,40 г/м³, а в августе — 1,30 г/м³. Протеркоиды протеоцефалюсов были обнаружены у разных видов копепод оз. Дрингис [Сафонова, 1981].

Яйца онкосферами заглатываются циклопами, в кишечнике которых в течение 5 мин. происходит вылупление зародыша. Последний проникает через стенку кишечника в полость тела рачка. Наиболее успешное развитие протеркоидов до инвазионной стадии происходит при 14° и продолжается при этой температуре 3—4 недели (при 5° развития не наблюдается, при 20° происходили рост и развитие протеркоидов, но инвазионности они не достигали и на 40-й день) [Wootten, 1974].

Исходя из указанных данных, можно предполагать, что в водоемах начало формирования ларвальной гемипопуляции *P. percae* происходит в диапазоне температур 10—14°, а с повышением температуры воды в течение мая численность плеротеркоидов у окуней увеличивается в связи с возрастанием интенсивности питания. По данным Вуттена [1974], численное преобладание незрелых особей *P. percae* наблюдалось с июня по ноябрь, за исключением августа. В озерах Дрингис и Лаумякис окуни, исследованные в июле, сентябре и октябре 1978 г. и в августе 1979 г., не содержали незрелых особей протеоцефалюсов. В олиготрофном озере в Южной Норвегии К. Андерсен [1978] с середины июня до середины июля не отмечала у окуней *P. percae*. Осенью и ранней зимой она регистрировала у окуней только плеротеркоиды и несегментированные стробилы этого паразита. Появление сегментированных стробил Андерсен наблюдала только в декабре-январе.

Н. М. Пронин, Б. Х. Шагдуров [1977] на озере Гусином в Восточной Сибири отмечали сильное заражение окуней *P. percae* в возрасте 1+, у рыб в возрасте 2+ показатели инвазии снижались, а у рыб более старших возрастных групп — вновь нарастали. В озерах Карелии единичные экземпляры *P. percae* обнаруживались у окуней в 1—1,5-месячном возрасте, а годовики были заражены на 25% с интенсивностью 1—3 экз. [Полянский, С. Шульман, 1956]. В олиготрофных озерах Карелии И. Е. Быховская-Павловская [1940] выявила увеличение показателей зараженности окуней с возрастом рыб: от 25,8% — у сеголетков, 20,0% — у четырехлеток, а у рыб более старших возрастов инвазия снижалась.

В наших материалах *P. percae* регистрировался у окуней разных размерно-возрастных групп: в оз. Дрингис у рыб 1+ (из 32—0%), 2+ (из 10—0%), 3+ (1 из 33; 3,0%; индекс обилия 0,03), 4+—7+ (1 из 86; 1,16%; индекс обилия 0,1), 8+—≥10+ (из 14—0%); в оз. Лаумякис — 4+—7+ см. табл. 3.

Биология *P. cernua* в деталях не изучалась. В. И. Фрезе [1965] указывает, что в цикле развития этой цестоды принимают участие копеподы — *Cyclops strenuus*, *C. viridis*, *Eucyclops agilis*, *E. serrulatus*, *Mesocyclops oithonoides*. Окончательный хозяин — ерш, окунь, иногда рыбы других систематических групп. Вероятно, по биологическим параметрам *P. cernua* близок к *P. percae*, но это предположение требует экспериментальной проверки и дополнительного анализа природной инвазии беспозвоночных и рыб личинками и имаго данного вида цестод.

Triaenophorus nodulosus, pl. У окуней обследованных нами озер за три года работ обнаружены только плероцеркоиды этого вида, локализовавшиеся в цистах на печени рыб. В мезотрофных озерах Дрингис и Лаумякис в одинаковые календарные сроки исследований и при сопоставимых выборках обследованных окуней зараженность плероцеркоидами триенофорусов в разные годы испытывали колебания. В конце зимы — начале весны наблюдались наиболее высокие значения индекса обилия¹ и экстенсивности инвазии, за исключением апрельско-майского материала 1979 г. из Лаумякиса, в котором показатели инвазии находились на низком уровне (табл. 2, 3). У других видов рыб в Дрингисе и Лаумякисе плероцеркоиды триенофорусов не регистрировались.

Плероцеркоиды *T. nodulosus* у окуней в мезотрофных озерах Дуся, Шлавантас, Галстас и слабоэвтрофном оз. Обялия зарегистрированы Э. Рауцкисом [1977], при этом только в Дусе у двух экземпляров окуней обнаружены половозрелые стробилы. Показатели зараженности окуней в этих водоемах плероцеркоидами триенофорусов были более низкими, чем в Дрингисе и Лаумякисе. Экстенсивность инвазии рыб в Галстасе была в 3 раза меньше, чем в Обялия. В оз. Жувинтас, в котором процесс эвтрофикации выражен отчетливо, плероцеркоиды триенофорусов у окуней встречались редко (у 1 экз. из 15 обследованных), в то время как у шук этого водоема экстенсивность инвазии этим паразитом достигала 26,7% при интенсивности от 2 до 4 экз. [Кротас, 1968]. В Тракайских озерах — водоемах мезотрофного типа с признаками эвтрофикации плероцеркоиды *T. nodulosus* обнаружены у 40% обследованных окуней [Кротас, 1958].

Различаются показатели инвазии окуня плероцеркоидами *T. nodulosus* в трофотипологически разных озерах Карелии [Шульман и др., 1974], в которых помимо окуня они встречаются также у налима, ерша, язя и бычков. За исключением олиготрофного Пяртозера плероцеркоиды *T. nodulosus* встречались у окуней дистрофного Саланъярви, полигуозного олиготрофного Шотозера, олиготрофного Кончозера, эвтрофного озера Миккельского, мезотрофных Вагатозера, Крошнозера, Сямозера, Святозера. В Саланъярви зараженность окуней составляла 26,6%, в Крош-

¹ Среднее число особей данного вида или группы, приходящихся на единицу учета [Беклемишев, 1970].

нозере — 43,0%, интенсивность инвазии во всех перечисленных водоемах не превышала 1—8 экз.

В оз. Селигер, по характеру продукционных процессов являющегося мезотрофным водоемом, у пелагического окуня триенофорусы не обнаружены, а у литорального наблюдалась значительная инвазия (50,0%) со средней интенсивностью 2,4 плероцеркоида на рыбу [Р. Шульман, Чернышова, 1969].

В озерах Урала и Сибири видимых корреляций между распространением триенофорусов и типом трофности водоемов также не наблюдается [Кашковский и др., 1974]. В озерах дистрофного типа, показатели рН которых сдвинуты в кислую сторону и заселенные только окунем, *T. nodulosus* не отмечался [Быховская, 1936]. Обследованное нами оз. Голубое по лимнобиологическим параметрам схоже с водоемами, на которых проводила свои работы И. Е. Быховская. В этом водоеме плероцеркоиды триенофорусов у окуня практически отсутствуют, за исключением одного случая, когда на печени одной рыбы была зарегистрирована циста, содержащая дегенерированный плероцеркоид *T. nodulosus*. Возможно, что зараженный экземпляр окуня был выпущен в Голубое рыбаками-любителями и не принадлежит местной популяции.

Биология этого вида цестод изучалась многими авторами, различные ее аспекты освещены в монографии Б. И. Купермана [1973]. Жизненный цикл *T. nodulosus* протекает с участием промежуточных, резервуарного и окончательных хозяев. Зрелая особь этой цестоды продуцирует до 1,75 млн яиц. Из яиц, попавших в воду, выходит корацидий; последний заглатывается первым промежуточным хозяином (рачки отряда *Copepoda*), в организме которых развивается процеркоид; второй промежуточный хозяин — рыбы разных систематических групп; резервуарный хозяин — рыбы; дефинитивный хозяин — щука (облигатный), окунь, налим и другие хищные рыбы.

Продолжительность жизненного цикла *T. nodulosus* в водоемах северо-запада и центральной части европейской территории Палеарктики составляет 13—13,5 месяцев, без учета сроков жизни плероцеркоидов во втором промежуточном и резервуарных хозяевах, в которых эти личинки могут сохранять жизнеспособность и инвазионность еще 1—2 года [Куперман, 1973]. Таким образом, особи триенофорусов одной генерации могут обладать разной индивидуальной продолжительностью жизни, что несомненно должно оказывать влияние на структуру и численность популяции паразита.

Развитие яиц триенофорусов при 23—24° продолжается 5 дней, при 5—7°—29—35 дней. В весенние месяцы при 10—13° формирование зародыша наблюдается в течение 10—13 дней. Выход корацидия из яиц происходит под действием света, в хорошо аэрируемой среде, может протекать как в пресной, так солоноватой воде (5—8°). Корацидий способен сохранять жизнеспособность в воде до 10 дней при 5—7°, 2—3 дня — при 18—20°. В солонова-

той воде сроки жизни корацидия в свободном состоянии сокращаются.

Процеркоиды в первом промежуточном хозяине-циклопах могут существовать до 4 месяцев в зависимости от температуры воды даже при значительной интенсивности инвазии. Круг первых промежуточных хозяев *T. nodulosus* включает веслоногих рачков подотряда *Cyclopoida* и *Calanoida*. Как показал Б. И. Куперман [1973], роль разных видов копепод в жизненном цикле и циркуляции *T. nodulosus* неоднозначна. В планктоне обследованных нами водоемов зарегистрированы виды веслоногих рачков, известные как первые промежуточные хозяева этой цестоды: в Дрингисе — *Cyclops strenuus*, *C. kolensis*, *Eucyclops serrulatus*, *Acanthocyclops viridis*, *Mesocyclops oithonoides*, *M. leuckarti*, *Eudiaptomus gracilis*; в Лаумякисе — *M. oithonoides*, *E. serrulatus*, *E. gracilis*. Спонтанная инвазия копепод, несмотря на обследование около 60,0 тыс. экз. этих рачков нами не зарегистрирована. В экспериментах по заражению копепод из этих озер корацидиями триенофорусов положительные результаты были получены с *Cyclops strenuus* и *E. gracilis*, интенсивность инвазии в опытах достигала 1—5 экз. процеркоидов в одном рачке. Процерконды развивались в течение 7 дней при комнатной температуре, Б. И. Куперман [1973, 1979] указывает, что при 10—13° развитие процеркоидов в рачках длилось 7—9 дней.

Формирование плероцеркоидов в печени окуня длится 40—45 дней [Куперман, 1979], и как уже указывалось выше, они могут сохранять жизнеспособность до 2 лет.

У окуней плероцеркоиды *T. nodulosus* могут встречаться уже в самом раннем возрасте: 7—10 дней [Куперман, 1973], 30 дней [Кулемина, 1969], 2—2,5 месяцев [Полянский, Шульман, 1956]. С увеличением возраста рыб встречаемость и численность плероцеркоидов триенофорусов уменьшается [Быховская-Павловская, 1940]. По-видимому, окуни младших возрастных групп обеспечивают *T. nodulosus* дальнейшее прохождение жизненного цикла, выступая в роли второго промежуточного или резервуарного хозяев, тогда как рыбы старше 6 лет, вероятнее всего, элиминируют плероцеркоиды.

В Дрингисе и Лаумякисе плероцеркоиды триенофорусов зарегистрированы у прибрежной части популяции окуня не старше 6 лет, а у более старших рыб этот паразит не встречался. При этом личинки триенофорусов отмечались нами также у щуки, а у других возможных вторых промежуточных хозяев — налима, ерша, угорь — ни разу не обнаруживались.

У дефинитивных хозяев — щук — удается проследить сезонную цикличность инвазии *T. nodulosus*. У окуней обследованных нами водоемов четкой картины распределения плероцеркоидов по сезонам года не отмечается (табл. 2, 3), что обусловлено указанными выше биологическими особенностями триенофорусов на этой фазе развития.

Трематоды

Представители этого класса гельминтов наиболее богато представлены у окуня обследованных водоемов: 11 видов, 8 родов, 5 семейств и 3 отряда.

✓ *Rhipidocotyle illense*, metc., ad. Паразитирует у окуня на стадии мариты и метацеркарии. В Дрингисе и Лаумякисе мариты рипидокотилей помимо окуня зарегистрированы также в кишечнике щук. Метацеркарии были обнаружены также у плотвы, густеры, леща, красноперки и некоторых других карповых рыб. В Дрингисе рипидокотили встречались у окуней в разные сезоны 1977 и 1979 гг., но не регистрировались в 1978 г. Судя по показателям экстенсивности инвазии и индекса обилия, в разные календарные сроки обследования уровень зараженности окуней этим видом трематод был невысоким. Из общего числа обследованных в Дрингисе окуней (264 экз.) метацеркарии *Rh. illense* обнаружены всего у 3 (1,13%) рыб при интенсивности 1—4 экз., а мариты — у 7 (2,65%) с интенсивностью 14—33 экз. В Лаумякисе *Rh. illense* обнаружены только в 1977 г. на стадии мариты у двух экземпляров окуней. В 1978 и 1979 гг. ни мариты у щук и окуней, ни метацеркарии — у карповых рыб не регистрировались.

Поскольку в некоторых работах этот вид ошибочно идентифицировался с *Vucephalus polymorphus*, детальную картину его распространения по озерам разной трофности привести затруднительно. В мезотрофном оз. Дуся *Rh. illense* отмечен у 1,7 из 58 обследованных окуней с интенсивностью 3 экз. [Рауцкис, 1977]. В озерах Тракайской группы, состоящей из мезотрофных с признаками эвтрофии водоемов, эта трематода у окуней не регистрировалась, хотя у *Perca fluviatilis* отмечался *Rh. illense* [Кротас, 1958]. В оз. Жувинтас *Rh. illense* найден у 1 экз. окуня из 15 обследованных (6,6%) с интенсивностью 3 экз. В Карелии *Rh. illense* регистрировался у окуней в олиготрофном Пертозере (20,0% из 15 обследованных, интенсивность 1—11 экз.) [С. Шульман и др., 1974]. В озерах разной трофности на Урале и в Сибири *Rh. illense* у окуней не отмечался, хотя в мезотрофном оз. М. Миассово у щук эта трематода была зарегистрирована.

Жизненный цикл данного вида трематод изучен недавно, но многие детали экологии разных фаз развития (особенно начальных) остаются неизвестными. Развитие этого вида протекает следующим образом: из попавшего в воду яйца выходит мирацидий, который проникает в первого промежуточного хозяина — моллюска рода *Unio* (*Bivalvia*); в моллюсках формируются партениты, продуцирующие церкарий; церкарии покидают моллюсков, плавают в воде и пассивно заглатываются рыбами — вторыми промежуточными хозяевами. Попав в рыбу, церкарии инцистируются в жаберной полости, на жабрах или на других отделах головы; окончательный хозяин — хищные рыбы — щука, окунь, судак.

Сроки развития яиц, продолжительность жизни мирацидиев во внешней среде неизвестны. Первый промежуточный хозяин —

моллюск *Unio pictorum* [Иванцов, 1976; Baturо, 1977], *Anadonta piscinalis* [Иванцов, 1976]. По данным Baturо [1977], спороцисты рипидокотилей встречаются в *U. pictorum* с мая по октябрь, максимум инвазии моллюсков — с июля по август. На интенсивность выделения церкарий из моллюсков значительное влияние оказывают температура воды, освещенность; суточная продукция церкарий, как указывает Батуро, 100—300 экз. на одного *U. pictorum*. Иванцов [1976] наблюдал выход из *A. piscinalis* 920 экз. церкарий. На протяжении суток в течение 14 ч происходит выделение церкарий из моллюсков, причем наиболее интенсивная эмиссия церкарий наблюдается между 6 и 14 ч [Иванцов, 1976]. Baturо [1977] сообщает, что выход церкарий из моллюсков начинается в полдень и усиливается в вечерние часы. Число вышедших из моллюсков церкарий колеблется в зависимости от температуры воды: при 22—24° оно наибольшее, при 12—14° выход церкарий резко падает, а при 8° — прекращается.

Попав в воду, церкарии *Rh. illense* активно двигаются, поднимаются к поверхности воды и концентрируются в группы по несколько экземпляров. Через некоторое время они опускаются на дно и прекращают движение. Током воды может быть спровоцирован новый их подъем в толщу воды, и чем больше периоды активного движения, тем длиннее интервал покоя [Baturо, 1977]. Продолжительность свободной жизни церкарий в значительной степени зависит от температуры воды, но данные по этому вопросу несколько противоречивы: при 0°—20 м, при 5°—20 ч, при 10°—38 ч, при 20°—20 ч, при 45°—2—3 м [Иванцов, 1976]; при 18°—28 ч. при 20°—24 ч, при 25°—18 ч [Baturо, 1977]. Для выживания церкарий наиболее благоприятна слабощелочная среда (рН 7,5—8,5), сильнощелочная и кислая среда вызывают гибель церкарий.

Интересный момент в поведении церкарий *Rh. illense* отметила Baturо [1977]: в облачную погоду церкарии не поднимаются к поверхности воды, а остаются в ее глубинных слоях.

Судя по приведенным данным по экологии и этологии церкарий рипидикотилей, основная масса их должна сосредотачиваться в водоеме в хорошо прогреваемых, неглубоких участках литорали. В какой-то степени это предположение подтверждается нашими наблюдениями за распределением *U. pictoralis* в оз. Дрингис в августе 1979 г. Основная масса моллюсков в это время сосредотачивалась на глубинах от 4 до 6 м, плотность их составляла 0,75 моллюска на 1 м². Выборочно обследованные моллюски (25 экз.) оказались не зараженными *Rh. illense*.

Попадание церкарий в рыб происходит при их питании или дыхании. Вторым промежуточным хозяином рипидокотилей служат рыбы разных систематических групп, главным образом карповые — плотва, красноперка, густера, лещ и др. Заражению подвергаются как молодь, так и старшие возрастные группы. Как указывает Батуро [1977], продолжительность жизни метацирка-

рий в рыбах составляет до 5 месяцев с момента внедрения. Экспериментальные данные указанных авторов позволяют считать, что моллюски могут продуцировать церкарии *Rh. illense* в условиях озер средней полосы с конца апреля — начала мая и до начала сентября, т. е. 4—5 месяцев. На протяжении этого периода происходит заражение рыб этими личинками. Хищные рыбы — окончательные хозяева *Rh. illense*, питаются на протяжении всего года, вследствие чего имеют возможность заражаться этим паразитом во все сезоны года.

Редкая встречаемость рипидокотилей у окуня Дрингиса и Лау-мякиса не позволяет судить о характере инвазии разных разновозрастных групп и по сезонам года. Подобные сведения не найдены нами и в литературе. Мы полагаем, что с увеличением возраста при переходе их полностью на хищное питание численность и частота встречаемости паразитов у них должна возрастать, а те же показатели для метацеркарий — уменьшаться.

Роль окуня в поддержании численности и структуры популяции рипидокотилей, по-видимому, не очень велика, особенно в мезотрофных водоемах, где высока численность щуки и судака.

Bunodera luciopercae. Обычный паразит окуня многих водоемов Палеарктики, инвазирует также шук, налима, ерша, язя, иногда и другие виды рыб. Зарегистрирован у окуней во всех обследованных нами озерах (табл. 2, 3). В озерах Литвы имеет широкое распространение. Найден у рыб Тракайской группы озер и оз. Жувинтас, причем показатели инвазии окуней в данных водоемах были низкими [Кротас, 1958, 1968]. В озерах Дуся, Обялия, Шлавантас и Галстас, по данным Э. Рауцкиса [1977], показатели зараженности окуней были высокими, соответственно 48,2; 88,8; 57,5 и 31,2% при интенсивности (в той же последовательности) — 1—120, 2—350, 2—69 и 1—118 экз.

Анализ распространения бунодеры по озерам Карелии [Петрушевский, Быховская, 1935; Быховская, 1936, Малахова, 1960, 1961, 1963; С. Шульман и др., 1974, Румянцев и др., 1979;] в Селигере [Р. Шульман, Чернышова, 1969], Урала и Сибири [Кашковский и др., 1974], Польши [Wisniewski, 1958 a, b; Wierzbicki, 1970], Норвегии [Andersen, 1978], Англии [Kennedy, 1975b; Andrews, 1979] не позволяет установить достаточно четких связей между типом трофности этих водоемов и наличием или отсутствием в них *B. luciopercae*. Не удается проследить и корреляций между численностью популяции этого паразита и типом трофности водоема.

Жизненный цикл *B. luciopercae* протекает по следующей схеме: яйцо со сформированным мирацидием попадает в воду, после чего мирацидий выходит из яйца и после пребывания некоторое время в свободном состоянии внедряется в первого промежуточного хозяина — моллюска; в последних происходит развитие партенита и формирование церкарий. Церкарии выходят в воду, где заглатываются ракообразными — вторым промежуточным

хозяином, в котором развиваются метацеркарии. Поедая рачков, рыбы — окончательный хозяин — заражаются бунодерами.

В экологическом плане этот вид изучен намного лучше, чем другие гельминты пресных водоемов. По данным работ Л. П. Бирюковой [1965], Т. А. Гинецинской [1959]; М. С. Комаровой [1941]; Э. М. Ляймана [1940, 1949]; Р. П. Малаховой [1961, 1963]; Л. П. Чертковой [1966, 1967], Е. Н. Фроловой [1958] и других авторов [Cannon, 1971; Mogaves, 1969b; Wisniewski, 1958b; Wootten, 1973] можно составить представление об адаптивных реакциях бунодер на воздействие внешней среды и особенностях биологии их популяций. Ранее считалось, что продолжительность жизненного цикла *B. luciopercae* равна приблизительно году [Комарова, 1941; Ляйман, 1940, 1949, и др.]. Р. П. Малахова [1961, 1963] пришла к выводу, что в водоемах Карелии, жизненный цикл бунодер завершается на протяжении 2 лет. Воспроизведя экспериментально жизненный цикл этой трематоды, Mogaves [1969b] подтвердил данные Р. П. Малаховой.

Имагинальная часть популяций бунодер обычно находится в окунях с января по конец мая — начало июня, хотя в некоторых водоемах, например на оз. Голубом, половозрелые формы бунодер регистрировались и в июле. В конце февраля и в марте большинство особей бунодер содержат яйца, еще не начавшие дробление, в апреле-мае матки трематод заполнены большим числом яиц, находящихся на различных стадиях развития. У бунодер из окуней Дрингиса, пойманных в конце апреля при температуре воды 1—4°, большинство яиц содержало почти полностью сформированные мирацидии. В начале второй декады мая, когда температура воды в озере достигала 10—13° в яйцах наблюдалось активное движение мирацидиев. Следует указать на информацию Л. П. Бирюковой [1965], которая в подмосковном водохранилище уже 24 сентября 1964 г. обнаружила в матке двух экземпляров бунодер 3 и 8 сформированных яиц. Э. М. Ляйман [1940] отмечал появление яиц у бунодер в оз. Селигер в ноябре.

Этот же автор [1940, 1949] указывал, что число яиц в одной особи бунодер достигает нескольких сотен. Л. П. Бирюкова [1965] у бунодер подмосковных водохранилищ констатировала в среднем до 460 яиц на одну особь. С 30 апреля по 3 мая 1979 г. нами произведен подсчет яиц у 10 экз. бунодер из окуней оз. Голубого (температура воды в нем в это время достигала 7—9°). Исследованные особи бунодер содержали в среднем по 500 яиц.

Как установил Mogaves [1969b] выход мирацидиев из яиц происходит через 5—7 дней при 20—24°, но нам представляется, что этот процесс может происходить при более низких температурах воды.

Состав первых промежуточных хозяев *B. luciopercae* включает моллюсков семейства *Pisidiidae* (*Bivalvia*) — *Sphaerium corneum* [Фролова, 1975; Wisniewski, 1958b], *Sphaerium revicola* (Wisniewski [1958b]), *Pisidium amnicum* [Гинецинская, 1959], *P. variabile* [Cannon, 1971], *P. spp.* [Фролова, 1975]. В экспери-

ментах Моравца [1969b] успешно заражались *P. casertanum* и *P. personatum*, а *P. corneum* не инвазировался. Обследованные нами на оз. Дрингис в августе 1979 г. моллюски рода *Pisidium* (159 экз.) были заражены партенитами бунодер. Наиболее часто зараженные моллюски встречались у береговой линии на глубине 0,2 м, хотя в отдельных случаях они отмечались и на 8-метровой глубине.

Превращение мирацидия в спороцисту продолжается около недели, материнская редия формируется на 67-й, а дочерняя редия — на 241—363-й день после проникновения мирацидия в моллюска [Moravec, 1969b]. Сходные сроки формирования партенит бунодер в моллюске *P. variable* указывает Каннон [1971]. Он наблюдал в условиях Канады выделение церкарий бунодер из моллюсков в июне. Этот автор считает, что бунодеры не откладывают яйца в кишечнике рыб, а они выделяются в воду из трематод, выделившихся из организма хозяина. Мы также ни разу не наблюдали яиц бунодер в содержимом кишечника обследованных рыб. Половозрелые бунодеры сосредоточиваются в основном в заднем отделе кишечника [Cannon, 1972], что, по-видимому, облегчает отхождение их из рыб. Кэннон наблюдал в экспериментах, что отхождение бунодер из *Perca flavescens* длится 11—20 дней при температуре воды 20°. Естественно, что погодные условия того или иного года должны влиять на продолжительность периода выделения бунодер из рыб, на что указывает Wootten [1973]. Большое значение для поддержания численности популяции гельминтов, в частности бунодер имеет число церкарий, выделяющихся из моллюсков, продолжительность их жизни в свободном состоянии, отношение к физическим факторам среды, приживаемость в гидробионтах, участвующих в их жизненном цикле. Эти фрагменты экологии бунодер пока остаются мало разработанными. Wootten [1973] наблюдал выход церкарий бунодер из моллюсков при температуре воды 13—25°.

В представителях разных систематических групп низших ракообразных — *Cladocera* [*Daphnia pulex*, *Semiocephalus expinosus*, *Eurycercus lamellatus* — Wisniewski, 1958b], *Ostracoda* [*Notodromas monacha* — Wisniewski, 1958b], *Copepoda* [*Mesocyclops oithonoides*, *M. crassus* — Wisniewski, 1958b] развиваются метцеркарии *B. luciopercae*. Их развитие в рачках и достижение инвазионности длится 12 дней при температуре 20° [Wootten, 1973].

Все имеющиеся в литературе сведения [Ляйман, 1940, 1949; Комарова, 1941; Малахова, 1961, 1963; Бирюкова, 1965; Черткова, 1966; С. Шульман и др., 1974; Wierzbicki, 1970; Cannon, 1971; Halvorsen, 1971; Wootten, 1973; Kennedy, 1975a, b; Skorping, 1976; Andersen, 1978; Andrews, 1979] и наши наблюдения на озерах Литвы свидетельствуют о длительном периоде (от 1,5 до 4 месяцев) заражения рыб бунодерами. В то же время пребывание бунодер в рыбах растягивается на 6—8 месяцев, с августа — октября по март — май следующего года.

Независимо от географического положения водоема и его лимнобиологических особенностей, а также продолжительности жизненного цикла изменения численности популяции бунодер имеют четкую сезонную цикличность, так же как распределения отдельных структурных группировок популяций этого вида по хозяевам и во внешней среде.

Разные возрастные группы рыб одного и того же вида выполняют неодинаковую роль в поддержании численности и циркуляции бунодер. Субадультивные и адультивные формы бунодер встречаются у всех размерно-возрастных групп окуня, причем с увеличением возраста рыб экстенсивность инвазии возрастает, но в показателях интенсивности эта закономерность наблюдается не всегда [Быховская-Павловская, 1940; Полянский, С. Шульман, 1956; Кулемина, 1969; Пронин, Шагдуров, 1977; Wootten, 1973; Andersen, 1978 и др.]. Наибольшая численность и частота встречаемости бунодер характерна для окуней в возрасте 1+—6+, поскольку эти рыбы интенсивно потребляют планктонных ракообразных, в том числе и вторых промежуточных хозяев *B. luciopercae*. Н. П. Малахова [1963], Саттон [1973] высказывают мысль, что бунодеры могут приживаться в более крупных окунях при поедании ими более мелких зараженных особей того же вида рыб.

Наблюдения Кэннона [Cannon, 1972] о большой приуроченности *B. luciopercae* к озерам с большей площадью зеркала на нашем материале не подтверждаются.

✓ *Azygia lucii*. Этот вид трематод довольно часто регистрируется у окуней в озерах, но *Perca fluviatilis* является для него факультативным хозяином [Ройтман, Казаков 1977]. Из обследованных нами озер отмечена только в оз. Дрингис. За весь период работ показатели встречаемости и индекса обилия азий у окуней были невысокими (табл. 2). Они не превышали значений тех же показателей инвазии азиями у щук — облигатного дефинитивного хозяина данных трематод.

На территории Литвы азии неоднократно отмечались у окуней озер неодинаковых по трофотипологическим признакам, но показатели зараженности рыб были низкими [Кротас, 1958, 1968; Рауцкис, 1977]. В оз. Селигер (мезотрофный водоем) азии у окуня встречались чаще, чем у щук, причем у прибрежного окуня экстенсивность инвазии превышала 50,0%, а у глубоководного этот паразит встречался редко [Р. Шульман, Кулемина, 1969; Кулемина, 1969].

В разных по трофности озерах Урала и Сибири азии у окуней не регистрировались, хотя в некоторых из них они инвазировали щук [Кашковский и др., 1974]. Не удается установить связи между распространением и характером зараженности рыб азиями и трофотипологическими признаками озер на территории Карелии [С. Шульман и др., 1974; Румянцев и др., 1979]. Возможно, что у окуней карельских озер встречается также

A. inopinata, недавно описанная Е. Н. Фроловой и Т. В. Щербиной [1975].

Многие детали биологии *A. lucii* были охарактеризованы Оденингом [Odening, 1976, 1978] при изучении цикла развития этого гельминта. Жизненный цикл азигии протекает по следующей схеме: яйцо, в котором находится развивающийся мирацидий, попадает в воду и должно быть заглочено подходящим первым промежуточным хозяином — моллюсками семейств *Planorbidae*, *Physiidae*, *Lymnaeidae* класса *Pulmanata* и семейства *Valvatiidae* класса *Prosobranchia*; в моллюсках вышедший из яйца мирацидий дает начало первой генерации редий, которые, в свою очередь, продуцируют дочерних редий; в последних формируются церкарии, которые выходят во внешнюю среду, где поедаются рыбами — дефинитивными хозяевами (щука, окунь, судак, налим, срш, форель). Известен случай заражения азигиями личинок плотвы и язя [Р. Шульман, Кулемина, 1969].

По нашим наблюдениям, половозрелые особи *A. lucii* в Дрингисе встречаются у окуня, щуки, налима и ерша с февраля по июль.

Эта трематода обладает высокой индивидуальной плодовитостью (до нескольких тысяч яиц). Откладка яиц начинается при температуре воды около 10°. Сроки развития яиц при 18° около месяца.

Контингент видов моллюсков, в которых может происходить развитие *A. lucii*, весьма разнообразен. По Оденингу [1976], это *Planorbarius corneus*, *Planorbis carinatus*, *P. planorbis*, *Lymnaea stagnalis*, *Radix p. peregra*, *Physa fontinalis*, *Valvata cristata* и *V. piscinalis* и некоторые другие. Помимо названных видов моллюсков, в качестве первого промежуточного хозяина *A. lucii* известны также *Anisus vortex* и *Gyraulus acronicus* [Гвоздев, Ермакова, 1975].

Мирацидий достигает инвазионности в моллюсках в течение 8—10 дней при 18—22°. Формирование и развитие партелит до образования церкарий длится 67—118 дней при 16—22°. Дочерние редии содержат 5—6 церкарий [Гвоздев, Ермаков, 1975]. Церкарии *A. lucii* (= *G. splendens*) крупные, способные к парению в толще воды в течение 3 суток [Гинецинская, 1968]. При этом формой тела и характером движений они напоминают планктонных беспозвоночных, что привлекает к ним рыб. Фототаксис у церкарий положительный, активность в течение суток неодинаковая; ранним утром они мигрируют к поверхности воды, а к середине дня опускаются в более глубокие слои [Гвоздев, Ермакова, 1975]. Способность к «парению» расширяет возможности пространственно-временных связей церкарий с рыбами и другими гидробионтами. Примером этому служит заглатывание церкарий азигий карповыми рыбами, которые могут выступать в роли их элиминаторов, поскольку эти трематоды не достигают в них половой зрелости, или служить источником передачи *A. lucii* хищным рыбам.

Азигии достигают половой зрелости только у хищных рыб с обособленным желудком (роды *Esox*, *Perca*, *Lucioperca*, *Lota*, *Acerina*, *Salmo* и некоторые другие). В облигатном дефинитивном хозяине — щуке наступление половой зрелости у азигий происходит спустя 2—3 месяца после заражения. Продолжительность жизни особи азигий около года при условии непосредственного попадания в щук оптимальной возрастной группы, по Оденингу — 3—4 года. Однако продолжительность индивидуальной жизни особи может быть и больше, так как при поедании щуками зараженных азигиями других видов рыб, как показал Оденинг [1976, 1978], происходит дальнейшее развитие паразита до половозрелой стадии. При этом перезаражение рыб, по мнению указанного автора, может происходить не один раз. Очевидно, что имагинальные части популяции азигий в дефинитивном хозяине состоят из особей разных генераций.

Неодинакова роль отдельных групп рыб, к какой бы категории хозяев они ни принадлежали, в поддержании численности и ценотических связей азигий в биоценозах водоемов. Ряд наблюдений показывает [Полянский, С. Шульман, 1956; Кулемина, 1969; Odening, Bockhardt, 1976, и др.], что азигии приживаются и развиваются у щук, окуней уже на первом году их жизни. Оденинг, Боккхардт [1976] считают эту инвазию первичной, поскольку молодь рыб заражается плавающими в воде церкариями. Вторичная инвазия рыб, по их мнению, происходит путем передачи паразита через щук или других рыб при поедании их более крупными особями дефинитивного или факультативного хозяев. Поэтому у молоди дефинитивного хозяина улавливаются сезонные флуктуации численности азигий, а при вторичной инвазии у старших возрастных групп рыб закономерного хода сезонных изменений зараженности азигиями не наблюдается.

В обследованной нами выборке окуней из Дрингиса, состоящей из разновозрастных групп, преимущественно 3+—7+ существенных изменений показателей численности мари́т азигий в окунях также не отмечалось: в июне — августе 1977 г. индекс обилия составлял 0,13, в феврале-марте 1978 г. — 0,7, в июне и сентябре того же года соответственно 1,0 и 0,4, в мае 1979 г. — 0,5.

Cotylurus platycephalus, metc. Обнаружен нами только у окулей, обследованных в Дрингисе (табл. 2). По сравнению с другими видами котилиуров у *Perca fluviatilis* редок.

Распространение *C. platycephalus* по озерам разной трофности не поддается точному анализу в связи с тем, что до недавнего времени этот вид идентифицировался с другими видами котилиуров. Была обоснована валидность *C. platycephalus*, расшифрован его жизненный цикл и изучены экологические параметры [Odening, Mattheis, Bokhardt, 1969].

Из яйца, попавшего в воду, выходит мирацидий, который после непродолжительного пребывания во внешней среде, внедряется в первого промежуточного хозяина — моллюска *Valvata*

piscinalis; в последнем развиваются спороцисты, продуцирующие церкарий. Второй промежуточный хозяин — рыбы разных систематических групп, дефинитивный хозяин — чайки.

Марита *C. platycephalus* за сутки продуцирует от 7,0 до 12,0 тыс. яиц [Шигин, 1965]. Развитие яиц в воде при 20° продолжается 22 дня. Вышедший из яйца мирацидий некоторое время плавает в свободном состоянии. Оденинг и др. [1970] выяснили, что развитие партенит и появление церкарий длится в *V. piscinalis* до 4 недель при 20—28°. При этом продолжительность жизни спороцист в моллюске совпадает с таковой самого моллюска — 2—3 года.

Метацеркарии *C. platycephalus* зарегистрированы у 10 видов рыб. По нашим наблюдениям, в условиях оз. Дрингис, *C. platycephalus*, metc. в отличие от метацеркарий *C. variegatus* и *C. pileatus* гораздо чаще и в большем числе экземпляров встречаются у карповых рыб (лещ, густера, язь и др.), чем у окуня.

Значение отдельных возрастных групп вторых промежуточных хозяев для популяции *C. platycephalus* не освещалось в литературе. Собранные на оз. Дрингис данные (табл. 5) также не могут претендовать на полноту освещения этого вопроса. По всей видимости, окуни до 4 лет участвуют в передаче метацеркарии *C. platycephalus* к дефинитивным хозяевам, тогда как рыбы более старших возрастов служат элиминаторами их.

Cotylurus pileatus, metc. Один из обычных паразитов окуней в озерах. Нами зарегистрирован у *Perca fluviatilis* только в Дрингисе. Показатели экстенсивности и интенсивности инвазии, а также индекса обилия *C. pileatus*.

У окуней этого водоема были высокими во все сезоны и годы исследований (табл. 2).

На территории Литвы отмечался в разных по трофности озерах [Рауцкис, 1977]. Не улавливается прямая зависимость распространения *C. pileatus* от типа трофности водоема и в озерах Урала и Сибири [Кашковский и др., 1974].

Биология вида изучена недостаточно. Жизненный цикл этой трематоды схож с таковым *C. variegatus*. Из яйца во внешней среде выходит мирацидий, который инвазирует первого промежуточного хозяина — моллюска *Valvata piscinalis*; в последнем происходит развитие партенит, продуцирующих церкарий. Вторым промежуточным хозяином служат рыбы разных систематических групп, дефинитивный хозяин — чайки [Судариков, 1971].

По материалу из оз. Дрингис удалось проследить характер зараженности окуней разного возраста метацеркариями *C. pileatus* (табл. 6).

Данные, приведенные в табл. 6, свидетельствуют, что с увеличением возраста окуней происходит рост их зараженности метацеркариями *C. pileatus*. Увеличиваются все показатели инвазии, за исключением показателя индекса обилия у рыб группы 8+—≥10+. Можно предполагать, что метацеркарии *C. pileatus* могут существовать в рыбе на протяжении нескольких лет.

Таблица 6

Заражение окуня разного возраста *C. pileatus*, метс. в оз. Дрингис, 1977—1979 гг.

Возрастная группа	Число обследованных, экз.	Заражено		Интенсивность, экз.	Число метацеркарий, экз.	Индекс обилия
		экз.	%			
0+	39	0	0	0	0	0
1+	27	8	29,62	1—9	38	1,40
2+	35	17	48,57	1—19	91	2,60
3+	94	53	59,57	1—39	664	7,06
4+—7+	42	26	61,90	1—43	353	8,40
8+—≥10+	26	17	65,38	1—106	169	6,50
Итого:	263	124	47,14		1315	5,00

Наиболее массовое заражение ими окуней происходит в первые годы жизни, а у рыб более старших возрастов метацеркарии отмирают.

Каких-либо четких закономерностей инвазии рыб *C. pileatus* по сезонам года нам выявить не удалось.

Cotylurus variegatus, метс. Так же, как и предыдущий вид, часто встречается у окуней многих озер в разных географических зонах. В Дрингисе имеет широкое распространение, встречался у окуней в разных частях этого водоема и во все годы исследований. В Лаумякисе за 3 года работ обнаружен у окуня только один раз в единственном числе (табл. 2, 3).

Этот паразит встречается у рыб в озерах, различающихся по своим трофотипологическим признакам, географическим положением и происхождением [Кротас, 1958; 1968; Кашковский и др., 1974; С. Шульман и др., 1974; Рауцкис, 1977].

Развитие *C. variegatus* происходит с участием трех категорий хозяев: первый промежуточный моллюск *Valvata piscinalis*, второй промежуточный хозяин — рыбы разных систематических групп, дефинитивный хозяин — чайки [Odening, 1970; Odening, Bockhardt, 1971].

Эмбриогенез яйца до формирования мирацидия продолжается 18—23 дня при температуре воды 20°. Мирацидий активно отыскивает первого промежуточного хозяина. Развитие партернит в *V. piscinalis* до появления церкарий длится 54—61 день при температуре воды 20°. Облигатный второй промежуточный хозяин — окушевые рыбы. Метацеркария достигает в рыбах инвазионности приблизительно спустя месяц после заражения рыб церкариями при 18—22°. В дефинитивном хозяине *Larus ridibundus* марита *C. variegatus* живет около месяца, откладка яиц начинается на 10-й день после заражения птицы.

Таблица 7

Зараженность окуней разного возраста *C. variegatus*, metc. в оз. Дрингис в 1977—1979 гг.

Возрастная группа рыб	Число обследованных, экз.	Заражено		Интенсивность, экз.	Число метацеркарий, экз.	Индекс обилия
		экз.	%			
0+	39	0	0	0	0	0
1+	27	6	22,22	1—5	17	0,62
2+	35	20	57,14	1—11	52	1,48
3+	94	44	46,80	1—21	349	3,71
4+—7+	42	23	54,76	1—124	363	8,64
8+—≥10+	26	8	30,76	1—25	100	3,84
Итого:	263	101	38,40		881	3,34

В дополнение к имеющимся сведениям по биологии данного вида трематод нами прослежен характер заражения окуней разного возраста метацеркариями *C. variegatus* (табл. 7).

Заражение окуней метацеркариями *C. variegatus* начинается на втором году их жизни, что обусловлено высокой восприимчивостью молоди рыб к инвазии паразитами и сходством ее мест обитания и первого промежуточного хозяина. По нашим наблюдениям, в Дрингисе окунь в возрасте от +0 до 3+ держится в мелководных участках литорали. Моллюски *V. piscinalis* сосредотачиваются в основном на глубине 0,2—2,0 м в тех же биотопах, где держится окунь, что и обеспечивает интенсивный процесс заражения рыб котилеурасами. Способность метацеркарий существовать в рыбах в течение нескольких лет приводит к увеличению численности паразита у рыб старших возрастов, которые, вероятно, являются элиминаторами находящихся в них личинок. Из-за своих размеров и обитания на глубинах они в меньшей степени доступны чайкам, в которых могло бы произойти завершение цикла развития *C. variegatus*.

Редкость *C. variegatus* у окуней и других рыб в оз. Лаумякис мы склонны объяснить слабым развитием литорали в этом водоеме и, как следствие этого, малочисленностью вальват. В оз. Голубом, помимо этого фактора, большое значение для существования популяции котилеурасов и многих других видов трематод имеет кислая реакция среды, неблагоприятно сказывающаяся на развитие моллюсков.

Tyloodelphys clavata, metc. Обычный паразит рыб озерных биоценозов. Зарегистрирован у окуня озера Дрингис во все сезоны и годы исследований, но у рыб других обследованных нами водоемов не отмечался (табл. 2—4).

Анализ распространения *T. clavata*, metc. по озерам разной трофности на территории Литвы [Кротас, 1958, 1968; Рауцкис,

Таблица 8

Зараженность окуня разного возраста *T. clavata*, метс. в оз. Дрингис в 1977—1979 гг.

Возрастная группа	Число обследованных, экз.	Заражено		Интенсивность, экз.	Число метацеркарий, экз.	Индекс обилия
		экз.	%			
0+	39	0	0	0	0	0
1+	27	0	0	0	0	0
2+	35	15	42,85	1—15	68	1,94
3+	94	58	61,70	1—44	519	5,52
4+—7+	42	30	71,42	1—85	603	14,35
8+—≥10+	26	20	76,92	1—363	627	24,11
Итого:	263	123	46,76		1817	6,90

1977], Карелии [Быховская, 1936, Малахова, 1961, 1963; С. Шульман и др., 1974; Румянцев и др., 1979]; Урала и Сибири [Кашковский и др., 1974] не позволяет говорить о приуроченности данного вида к какому-нибудь одному определенному лимно-биологическому типу водоемов.

О биологии *T. clavata* известно немного. Развитие его протекает с участием трех категорий хозяев: первый промежуточный хозяин — моллюски семейства *Lymnaeidae* — *Lymnaea auricularia*, *L. ovata*, *L. peregra* [Kozicka, Niewiadomska, 1960]; второй промежуточный хозяин — рыбы разных систематических групп [Судариков, 1971]; дефинитивный хозяин — поганки (*Podiceps cristatus*, *P. caspicus*, *P. griseigena*).

Метацеркарии этого вида появляются у окуня уже в 2—2,5 месячном возрасте [С. Шульман и др., 1974]. Kennedy [1975b] наблюдал у окуней повышение показателей зараженности этим паразитом с увеличением возраста и размеров рыб. В то же время, как отмечают Kennedy, Burrough [1977], наибольшие показатели интенсивности инвазии были у окуней, достигших длины 160 мм, а более крупные рыбы не всегда содержат наибольшее число паразитов.

По материалам из оз. Дрингис мы проанализировали характер распределений метацеркарий тилодельфисов у разных размерно-возрастных групп *Percu fluviatilis* (табл. 8).

В первых двух возрастных группах окуней нами инвазия метацеркариями тилодельфисов не обнаружена. Частично это можно объяснить недостаточным объемом выборки обследованных рыб этого возраста. Но судя по резкому подъему инвазии в следующей возрастной группе (3+), заражение окуня в Дрингисе должно иметь место на первый и второй годы жизни. В целом наши данные о парастании показателей инвазии метацеркариями тилодельфисов с увеличением возраста окуней совпадают с выводами Кеннеди [1975b].

Изучая сезонные колебания зараженности окуней *T. clavata*, metc. в эвтрофном оз. Слэптон Лей (Англия), Кеннеди, Борроу [1977, 1978] пришли к выводу, что продолжительность жизненного цикла этого паразита равна или несколько меньше года. При этом метацеркарии *T. clavata* погибают в рыбе главным образом летом, новое заражение рыб тиллодельфисами происходит преимущественно в конце лета, но слабый пик инвазии регистрируется и весной. Р. П. Малахова [1961, 1964] в водоемах Карелии не установила четких сезонных отличий в зараженности окуней *T. clavata*, metc. Не наблюдал их и Вуттон [1974] у рыб водоемов Англии. Наши материалы не позволяют детализировать характер зараженности окуней в Дрингисе по сезонам года. Можно только отметить, что наибольшие значения индекса обилия, так же как и экстенсивности инвазии *T. clavata*, у окуней регистрировались в летний сезон в течение трехлетнего периода работ (табл. 2). У рыб, вскрытых зимой, индекс обилия и показатели интенсивности инвазии были ниже, чем в летнее время, а экстенсивность инвазии была сходна с таковой в летние месяцы. Кеннеди, Борроу [1977] указывают, что сезонная картина распределения *T. clavata* в рыбах может зависеть от многих факторов, в частности времени развития паразита, неодинакового времени внедрения его в рыбу и т. п.

Наши наблюдения и данные других авторов [Малахова, 1961, 1963; Wootten, 1974], в противовес мнению Кеннеди и Борроу [1977], свидетельствуют о продолжительном периоде жизни метацеркарий *T. clavata* во втором промежуточном хозяине. Этим, вероятно, можно объяснить отсутствие четких сезонных колебаний зараженности рыб метацеркариями данного вида. Длительность пребывания метацеркарий во втором промежуточном хозяине свойственна многим диплостоматидам, развитие которых проходит с участием рыб. Эта биологическая особенность важна для сохранения популяции паразита в природе, поскольку яйца, мирацидии и церкарии, находящиеся во внешней среде непродолжительное время и испытывающие сильное воздействие абиотических и биотических факторов, не могут выполнять эту функцию. *Diplostomum paracaudum*, metc. У окуней водоемов Литвы этот вид обнаружен впервые. Он зарегистрирован нами в Дрингисе и Лаумякисе, во все годы исследований показатели зараженности обследованных рыб были невысокими (табл. 2, 3). Ранее *D. paracaudum* регистрировался разными авторами у рыб многих водоемов, но идентифицировался либо с *Diplostomum spathaceum* или другими видами рода [Шигин, 1977]. Поэтому точные границы ареала данного вида диплостомумов и распространение его по водоемам пока не уточнены. По данным А. А. Шигина [1977], цикл развития *D. paracaudum* протекает с участием трех категорий хозяев и общая схема его такова: несегментированные яйца в воде проходят эмбриональное развитие, вылупившиеся из них мирацидии внедряются в первого промежуточного хозяина — моллюска

Lytnaea auricularia, в котором развиваются партениты: церкарии, выделившиеся в воду из моллюсков, инвазируют второго промежуточного хозяина — рыб разных систематических групп; дефинитивный хозяин — чайка *Larus ridibundus*.

Как установил А. А. Шигин [1977], половая продуктивность 8-дневной мариты *D. paracaudum* в среднем 490 яиц в сутки. Продолжительность развития яиц в воде при 20° — 15—16 суток, при 30° — до 10 дней. Вылупление мирацидия происходит преимущественно в дневные часы. Срок жизни мирацидия во внешней среде при 20° несколько часов, скорость движения в первые часы жизни около 7 см/м, но она резко падает перед смертью мирацидия. Мирацидий обладает положительным фототаксисом. Сроки развития партенит в моллюсках не установлены. Церкарии наиболее интенсивно выделяются моллюсками в утренние и дневные часы. Эмиссия церкарий с повышением температуры нарастает, при 25° один моллюск выделяет до 65,0 тыс. личинок этой стадии. Фототаксис у церкарий положительный, геотаксис — отрицательный. Продолжительность жизни церкарии в воде немного более суток. Активный поиск церкарий второго промежуточного хозяина не наблюдается. В дефинитивном хозяине *L. ridibundus* (вероятно таковыми являются и другие чайки) марита *D. paracaudum* достигает половой зрелости к концу 5 суток.

В оз. Дрингис и Лаумякис метацеркарии *D. paracaudum* выявлены у окуней в разные сезонные годы, а также у рыб в возрасте 3+ — $\geq 10+$. Так же как и у других видов диплостомумов, метацеркарии *D. paracaudum* могут жить в рыбах в течение 4—5 лет, а возможно, и дольше. Поэтому обнаруживаемые в рыбах метацеркарии, по-видимому, относятся к разным генерациям паразита.

D. sp. В хрусталиках (в возрасте рыб 3+ и 5—6+) у 2 экз. окуней из Дрингиса во II и III декадах июля 1977 г. обнаружены метацеркарии I и II стадий, принадлежность которых не установлена. Возможно, эти личинки также относятся к виду *D. paracaudum*.

Diplostomum volvens, metc. (= *D. baeri*, Dubois, 1937; *D. yogenum* (Cort et Brackett, 1937) Schigin, 1977. Обычный паразит *Perca fluviatilis* и других окуневых рыб в водоемах Палеарктики. В отличие от большинства видов рода локализуется не в хрусталике, а в донной части глаза между ретиной и склерой. Помимо окуневых встречается также у рыб других систематических групп — карповых, лососевых, тресковых (налим) [Шигин, 1977, 1978].

Этот вид зарегистрирован нами только у окуней оз. Дрингис, причем показатели инвазии окуня *D. volvens* в разные сроки обследования были приблизительно одинаковые (табл. 2).

D. volvens, как показывает анализ литературы, распространен в озерах разной трофности, отличающихся географическим положением и происхождением. В Литве обнаружен у рыб Мятежайской группы озер [Рауцкис, 1977].

Таблица 9

Зараженность окуней разного возраста *D. volvens*, метс. в оз. Дрингис в 1977—1979 гг.

Возрастная группа	Число обследованных, экз.	Заражено		Интенсивность, экз.	Число метацеркарий, экз.	Индекс обилия
		экз.	%			
0+	39	0	0	0	0	0
1+	17	0	0	0	0	0
2+	35	1	2,08	1	1	0,03
3+	94	15	15,95	1—4	29	0,30
4+—7+	42	6	13,95	1—9	19	0,44
8+—≥10+	26	3	11,53	1—6	8	0,30
Итого:	263	25	9,50		57	0,21

Биология *D. volvens* изучена А. А. Шигиным [1977]. В цикле развития этого паразита принимают участие, так же как и других видов диплостомумов, три категории хозяев. Яйца с экскрементами птиц попадают в воду, проходят эмбриональное развитие до формирования мирацидия, который, выйдя из яйца, инвазирует первого промежуточного хозяина — моллюска *Radix auricularia* (*Lymnaeidae*). В моллюсках развиваются две генерации партенит и церкарии; последние во внешней среде инвазируют второго промежуточного хозяина — рыб. Окончательный хозяин — чайки и крачки (облигатные) и поморники.

Одна особь мариты *D. volvens* за сутки продуцирует в среднем 89,6 яиц. Продолжительность жизни мариты в птицах до месяца. Развитие яиц во внешней среде происходит в широком диапазоне температур, но оптимальные их значения 20—30°. При этих температурах формирование мирацидия в яйцах завершается за 23—25 дней. Яйца способны перезимовывать в водоеме и при повышении температуры продолжать развитие. Продолжительность пребывания мирацидия во внешней среде и сроки формирования партенит в моллюске до начала продуцирования церкарий не известны. Можно предполагать, что они близки таковым других видов диплостомумов.

Один моллюск за сутки при температуре 18—20° продуцирует от 20,0 до 28,0 тыс. церкарий. Церкарии обладают положительным фото- и отрицательным геотаксисом. Развитие метацеркарии в рыбах до инвазионной стадии длится около месяца при 18—20°. Срок жизни этих личинок во втором промежуточном хозяине, вероятно, несколько лет. В окончательном хозяине марита становится половозрелой к концу 3 началу 4 суток.

Особенности биологии *D. volvens* сказываются на распространении метацеркарий этого вида у окуней разного возраста (табл. 9).

В целом характер инвазии окуней в оз. Дрингис метацеркариями *D. volvens* сходен с динамикой зараженности окуней разного возраста другими представителями семейства *Diplostomatidae*. Различия состоят в том, что численность метацеркарий этого вида у рыб всех возрастных групп низкая. Несмотря на то, что у окуней 0+ и 1+ метацеркарии *D. volvens* нами не обнаружены, тем не менее заражение рыб этим паразитом должно происходить в первые годы их жизни.

Из-за редкой встречаемости и невысокой численности *D. volvens* у окуней оз. Дрингис не представляется возможным описать сезонный ход инвазии этим паразитом. Однако, если метацеркарии *D. volvens* обладают способностью существовать в рыбах продолжительное время, то сезонные изменения в зараженности должны отчетливо проявляться только у окуней младших возрастов, тогда как у старших возрастных групп *Perca fluviatilis* сезонная динамика инвазии будет «смазанной».

Posthodiplostomum brevicaudatum, metc. В нашем материале встречался у окуней редко, хотя у карповых рыб в оз. Дрингис и Лаумякис эта трематода довольно часто регистрировалась все годы исследований. В Дрингисе метацеркарии этого вида трематод зарегистрированы в июне 1977 г. у одного экземпляра окуня (L=20,0 см, l=17,3 см, 6+, ♀), в июле того же года — у 2 окуней (L=8,9 см, l=7,5 см, 2+, juv и L=11,4 см, l=9,3 см, 3+, juv), в августе у одного окуня (L=10,9 см, l=9,3 см, 3+, ♂). В Лаумякисе найден единственный раз в феврале 1978 г. у окуня (L=16,0 см, l=13,5 см, 3+, ♂). Интенсивность инвазии во всех случаях обнаружения не превышала 1—2 экз.

У окуней этот паразит зарегистрирован Э. Рауцкисом [1977] в озерах Мятеляйской группы. Показатели инвазии окуней *P. brevicaudatum* в водоемах с разными лимнобиологическими признаками варьируют в широких пределах [Кашковский и др., 1974; С. Шульман и др., 1974; Рауцкис, 1977; Kozicka, 1958; Wierzbicki, 1970, и др.].

В жизненном цикле *P. brevicaudatum* принимают участие три категории хозяев [Wisniewski, 1958c]. В воде из яиц выходит мирацидий, который заражает первого промежуточного хозяина — моллюсков *Planorbis planorbis*, *P. carinatus* [Dönges, 1965], в которых развиваются партениты и церкарии. Церкарии инвазируют второго промежуточного хозяина — рыб разных систематических групп [Судариков, 1971]. Окончательный хозяин большая (*Botaurus stellaris*) и малая (*Ixobrychus minutus*) выпь, а также серая (*Ardea cinerea*) и рыжая (*A. purpurea*) цапли. Вишневский считает, что продолжительность жизненного цикла этого паразита равняется 80 дням, но при неблагоприятных условиях сроки его могут удлиняться до 2 и более лет. В зависимости от места внедрения церкарии в рыбу сроки ее миграции до проникновения в сетчатку или стекловидное тело глаза колеблются от 20 час. до нескольких суток [Wisniewski, 1958c]. Метацеркарии достигают в рыбах инвазионности через 4 недели после за-

ражения [Dönges, 1965]. Половой зрелости марита *P. brevicaudatum* в организме дефинитивного хозяина достигает, по данным этого автора, за 44—60 ч.

Отметим, что метацеркарии этого вида трематод встречались у окуня в оз. Дрингис не во все годы исследования. Возможно, что из-за малой численности метацеркарий для их обнаружения обследованные выборки окуней недостаточны. По тем же причинам мы не смогли проследить характер изменений инвазии окуней метацеркариями *P. brevicaudatum* в зависимости от возраста рыбы и по сезонам. Подобных сведений не найдено нами в доступной литературе.

Paracoenogonimus ovatus, metc. У окуней Дрингиса зарегистрирован только один раз в числе двух экземпляров, но у рыб других систематических групп регистрировался гораздо чаще и в большем числе. О нахождении этого вида у окуня в водоемах Литвы сообщает Э. Рауцкис [1977], который в оз. Дуся обнаружил этого паразита у 1 окуня из 58 обследованных. Во многих работах, посвященных изучению паразитов окуня в озерных биоценозах [Быховская, 1936, 1940; Кротас, 1958, 1968; Малахова, 1961, 1963; Кашковский и др., 1974; С. Шульман и др., 1974; Румянцев и др., 1979; Wierzbicki, 1970; Wootten, 1974; Kennedy, 1975a, b; Andrews, 1979; и др.], данный вид не указывается в составе гельминтофауны этой рыбы.

Биология *P. ovatus* изучена недостаточно. В общих чертах расшифрован жизненный цикл, в котором принимают участие три категории хозяев. Первым промежуточным хозяином служат моллюски *Viviparus viviparus* и *V. contectus*, вторым промежуточным хозяином — рыбы 9 семейств, наиболее часто *Cyprinidae*. Окончательный хозяин — птицы: болотный лунь, обыкновенная чайка, крохали, черный коршун, обыкновенная пустельга: млекопитающие (экспериментально) — белые мыши и крысы, кошка [Судариков, 1974].

Известно, что инцистированные метацеркарии *P. ovatus* завершаются в рыбе через 5 суток после внедрения церкарии, а инвазионности метацеркария достигает приблизительно через 30 дней с момента заражения [Гинсцинская, Кошева, 1959; Kozicka, Niewiadomska, 1958].

Другие черты биологии этого вида не изучены.

Нематоды

Camallanus lacustris. Наиболее массовый вид нематод, из числа паразитирующих у окуня во всех исследованных нами водоемах (табл. 2—4), отличающихся по трофическому уровню.

На территории Литовской ССР *C. lacustris* широко распространен в озерах разной трофности. В оз. Жувинтас (водоем эвтрофного типа с признаками дистрофии) *C. lacustris* помимо окуня, отмечен также у щуки и ерша, причем зараженность окуня этим видом достигала 86,7% из 15 исследованных, при интен-

сивности инвазии от 4 до 26 экземпляров [Кротас, 1968]. В озерах Тракайской группы (мезотрофные или эвтрофированные водоемы) *C. lacustris* регистрировался у окуня (93,7%) из 15 исследованных, а также у щуки, угря, налима и ерша [Кротас, 1958]. Исследования Э. Рауцкиса [1977] на озерах Мятляйской группы — Дуся, Шлавантас, Галстас (все мезотрофные) и Обялия (эвтрофное) показали, что в оз. Дуся зараженность окуня *C. lacustris* достигала 82,7% из 58 экз., интенсивность инвазии — от 1 до 48 экз., в Шлавантасе — 3%, из 33, интенсивность 1 экз., в оз. Галстас — 59,3% из 32 экз., интенсивность 1—53 экз. Крайне незначительная зараженность окуня в оз. Шлавантас нематодами *C. lacustris* автор связывает с тем фактором, что окунь в этом озере мало питается веслоногими рачками и рыбами. В оз. Обялия те же показатели инвазии окуня имели соответственно значения — 69,4% из 36, 1—47 экз.

По данным С. С. Шульмана и др. [1974] в озерах юга Карелии *C. lacustris* отмечается часто у окуня и налима. Эти авторы отмечают также этот вид у щуки, ерша, пескаря, сига и ряда других, преимущественно хищных рыб. Наибольшая зараженность этим видом нематоды отмечена для окуня и налима. У окуня зараженность в этих водоемах была следующей: в полигумозном, дистрофированном озере Салонъярви — 100% из 15, от 1 до 38 экз., олиготрофном Шотозере — 73,3% из 19 (1—15 экз.), мезотрофном Вагатозере — 80% из 15 (1—30 экз.), эвтрофированных Крошнозере — 40% из 15 (1—143 экз.) и Миккельском — 13,3% из 68 (2—18 экз.), мезотрофных Сямозере — 28,6% из 45 (1—34 экз.) и Святозеро — 26,6% из 15 (1—30 экз.), олиготрофных Кончезере — 44,2% из 345 (1—43 экз.) и Пертозеро — 26,3% из 15 (1—22 экз.). Как видно, *C. lacustris* представлен во всех типах водоемов, однако, как отмечает С. С. Шульман и др. [1974], этот паразит редок в Миккельском озере, Пертозере и Святозере, причем большая зараженность этим видом в Святозере была отмечена у ерша, а не у окуня.

Данные о распространении *C. lacustris* в озерах Урала и Сибири приводятся В. В. Кашковским и др. [1974]. Исследования проводились на озерах, относящихся к мезотрофным, олиготрофным, дистрофным и солоноватоводным типам водоемов. В горном оз. Тургояк, представляющим олиготрофный водоем, зараженность окуня этим видом составила 66,6% из 15 исследованных при интенсивности от 1 до 38 экз. в мезотрофном оз. Таватуй — 13,3% — из 15 (1—2). Озера Дикое и Б. Уват — дистрофные водоемы со значительным содержанием гумминовых веществ; в первом из них было заражено 3 из 5 исследованных окуней, интенсивность от 1 до 38 экз. во втором у 3 из 4 окуня, интенсивность от 5 до 12 экз. Озера Сартлан и Бол. Чаны являются значительно минерализованными водоемами. Зараженность окуня *C. lacustris* в этих озерах составила 66,6% из 15 исследованных, интенсивность в оз. Сартлан 8 экз. в Бол. Чанах — от 1 до 48 экз. Таким образом из 13 исследованных авторами

озер в 6 озерах отмечена значительная зараженность окуня *C. lacustris*.

На территории Британских островов, по данным Андриуса [Andrews, 1979], *C. lacustris* отмечен у окуня в ряде трофически разнотипных озер. Зараженность окуня достигала 55,7% из 465 исследованных рыб, средняя интенсивность инвазии составила 4,2 экз. По данным Андерсен [Andersen, 1978], в олиготрофном озере в Северной Норвегии отмечено значительное заражение окуня *C. lacustris*, причем автор указывает на увеличение инвазии с возрастом рыбы.

Цикл развития этого паразита проходит с участием промежуточного, резервуарного и дефинитивного хозяев [Куприянова, 1954; Compara-Rouget, 1964; Moravec, 1969a]. Самки *C. lacustris* — живородящие. Личинки способны вести свободный образ жизни в воде при 7° до 80 дней, а при 22° — 12 дней. После проглатывания личинок промежуточными хозяевами (циклопы, личинки стрекоз, водяной ослик) они мигрируют из кишечника в полость тела хозяина, где личинки проходят две линьки, первая линька проходит на 4—5-й день после попадания в циклоп. Моравец отмечает, что на 8-й день в циклопах личинки становятся менее подвижными и более округлыми по форме. Вторая линька, по Куприяновой [1954], проходит через 5—6 дней, по данным Компана-Руже, на 8—10-й день, а по данным Моравца при комнатной температуре — на 11—12-й день после попадания в циклопа. Личинки III стадии в циклопах больше не увеличиваются и не развиваются. Сначала они очень подвижны, к исходу 4—5-х суток они замедляют движения и свертываются в спираль, но не инкапсулируются. При попадании в дефинитивного хозяина инвазионные личинки прикрепляются своей ротовой капсулой к кишечной слизи хозяина, преимущественно пилорических придатков. Спустя 13—15 дней наступает третья линька личинок. Через 3 месяца после инвазии дефинитивного хозяина в матке нематод формируются жизнеспособные личинки. Развитие *C. lacustris* может проходить либо с одним промежуточным хозяином, либо с промежуточным и резервуарным хозяевами — различные виды карповых рыб [Куприянова, 1954].

При сравнении зараженности окуня в исследуемых нами водоемах различного типа трофности отмечено, что в дистрофном олигоацидном водоеме, ихтиофауна которого представлена только окунем, циркуляция *C. lacustris* протекает с участием, по всей видимости, только промежуточного хозяина. Возможно также и куммулирование этого гельминта у крупных окуней при поедании ими особей от младших возрастных групп (сеголетки и годовики). Экстенсивность инвазии нематодой *C. lacustris* в дистрофном олигоацидном водоеме (оз. Голубое), в котором окунь единственный представитель ихтиофауны не имеет выраженных возрастных изменений. При сравнении инвазии окуня разного возраста из того же водоема в 1978 г. было исследовано 91 экз., из них в возрасте 2+—9 экз., 4—5+ — 19, 6+ — 20, 7+ — 18,

8+ — и старше — 25 экз. Зараженность этих возрастных групп была соответственно — 6 из 9, 68,8%; 71,0%; 78,1%; 66,0%; 86,6%. Таким образом, у этих возрастных групп окуня не отмечено существующих различий в зараженности нематодой *C. lacustris*.

В мезотрофных водоемах (Дрингис и Лаумякис) заражение окуня нематодой *C. lacustris* возможно как через промежуточного, так и через резервуарного хозяев. С увеличением возраста и размеров окуня возможность заражения через резервуарного хозяина увеличивается, на что указывает зараженность сеголеток карповых рыб (плотва, густера, язь, лещ) личинками *C. lacustris* в этих водоемах.

В дистрофном олигоацидном водоеме увеличение инвазии окуня *C. lacustris* происходит в весенний и осенний периоды. В мезотрофных водоемах (Дрингис и Лаумякис) в результате наших исследований не отмечено четкой сезонной динамики зараженности окуня этим видом нематоды.

Изменения в численности *C. lacustris* у окуня, связанные с сезоном года, носят более четкий характер в дистрофном водоеме, чем в озерах мезотрофного типа. По нашему мнению, это может быть связано с более сложными биотопическими связями в биоценозах мезотрофных водоемов, возможностью паразита использовать в своем развитии более широкий круг промежуточных и резервуарных хозяев, удлиняя тем самым сроки инвазии. Более высокие показатели зараженности окуня в оз. Голубом (дистрофный олигоацидный водоем), чем в мезотрофных озерах Дрингис и Лаумякис, могут быть связаны с разнообразными трофическими связями у окуня в мезотрофных озерах.

При анализе возрастной динамики зараженности окуня *C. lacustris* в оз. Дрингис за 1977 г. нами отмечено, что заражение окуня этим видом нематоды начинается к концу первого года его жизни. Затем следует постепенное нарастание экстенсивности инвазии с увеличением возраста окуня. Сеголетки этим видом заражены не были (исследован 31 экз.). Из 13 экз. годовиков окуня 7,6% заражены *C. lacustris*. Зараженность двухгодовиков составила 29,0% из 31. У трехгодовиков окуня (исследовано 66 экз.) зараженность составила 45,4%. В группе от 4 до 7 лет (20 экз.) — 35%. Из 14 исследованных окуней (возраст от 8+ до 10+ и старше) зараженность *C. lacustris* составила 100%.

По данным Р. П. Малаховой [1961, 1964], зараженность окуня из Кончезера *C. lacustris* во все сезоны года держалась примерно на одном уровне: некоторое повышение ее отмечалось летом. При исследовании зараженности окуня *C. lacustris* в озерах Карелии (Кончезеро и Пертозеро) И. Е. Быховской-Павловской [1940], Ю. И. Полянским, С. С. Шульманом [1956] отмечено, что *C. lacustris* впервые регистрируется у годовиков (30,5%). С увеличением возраста рыб происходит нарастание численности камаллянусов (у шестилетних и более старших возрастных групп окуня зараженность доходит до 43,6%) И. Е. Быховская

отмечает, что смена элементов питания у окуня (планктонное и хищное) не сказывается резко, поскольку личинки *C. lacustris* встречаются не только в представителях планктона, но и бентоса. Средняя интенсивность заражения рыб растет от 1—2 экз. до 11 в группе 7-летних рыб и затем число их уменьшается у 10—11-летних рыб.

Raphidascaris acus. Один из наиболее массовых видов нематодофауны рыб в озерах Дрингис и Лаумякис. В оз. Голубом не встречается. В обследованной выборке окуней из этих озер обнаружены только личиночные формы этого вида нематоды. Личинки наиболее часто локализовались в печени, реже в просвете кишечника, преимущественно карповых рыб, у окуней встречались во все годы (а также сезоны) исследований крайне редко (табл. 2, 3).

На территории Литовской ССР этот вид широко распространен в озерах различного типа трофности. В озерах Тракайской группы (мезотрофные или эвтрофированные водоемы) Р. А. Кротасом [1958] этот вид у окуня не зарегистрирован, а отмечен у плотвы, линя, пескаря, уклей, ерша и щуки. В оз. Жувинтас Р. А. Кротас [1968] отмечает зараженность окуня личинками *R. acus* до 26,7% из 15 исследованных, при интенсивности 1—7 экз. Э. Рауцкисом [1977] отмечена инвазия окуня как личинками, так и половозрелыми *R. acus* в озерах Дуся (мезотрофное) — 13,7% из 58, Обялия (эвтрофное) — 2,7% из 36, Шлавантас (мезотрофное) — 6% из 33. Интенсивность инвазии составляла 1—2 экз. Зараженность половозрелыми формами *R. acus* в этих озерах была отмечена от 1,7 до 3,1%, при интенсивности инвазии от 1 до 3 экз. В оз. Галстас (мезотрофное) у окуня отмечены только половозрелые *R. acus* — 3,1% из 32 исследованных, интенсивность — 3.

По данным С. С. Шульмана и др. [1974], заражение окуня личинками *R. acus* было отмечено только в олиготрофных озерах из 7 обследованных. В Кончезере экстенсивность инвазии составила 2,34% из 345, при интенсивности инвазии 1—6 экз., в Пертозере соответственно 6,6% из 15, при интенсивности 1 экз. Этот вид отмечен и для олиготрофного Пяозера на севере Карелии [Румянцев и др., 1979]. В озерах других типов трофности на территории Карелии *R. acus* у окуня не зарегистрирован.

При исследовании озер Урала и Сибири В. В. Кашковским и др. [1974] половозрелые формы *R. acus* отмечены в кишечнике окуня из олиготрофного оз. Увильды, мезотрофных озер Таватуй и Хорошее, солоноватоводного оз. Сартлан. Экстенсивность и интенсивность заражения паразитом была соответственно — 5,3% (1—12), 6,6% (1), 13,3% (1—2), в каждом из водоемов было исследовано по 15 экз. окуней. Наличие личиночных форм у окуня авторы не отмечают.

Жизненный цикл *R. acus* изучался многими исследователями. Однако имеются расхождения во взглядах на роль беспозвоночных и рыб в цикле развития этого вида нематод. В. Г. Косинова

[1965] указывает на то, что беспозвоночные являются промежуточными хозяевами, а карповые рыбы — резервуарными хозяевами *R. acis*. Заражение хищных рыб рафидаскарисами может происходить как при поедании промежуточных хозяев, так и главным образом при поедании резервуарных хозяев этой нематоды. Моравец [Moravec, 1970] отмечает, что беспозвоночные в цикле развития *R. acis* играют роль резервуарных хозяев, развитие личинки в которых не является обязательным, в то время как участие рыб как промежуточного хозяина является необходимым для развития паразита. Автор указывает на тот факт, что при попадании личинок *R. acis* из беспозвоночного в дефинитивного хозяина развития паразита в нем до половозрелой стадии не происходит.

По данному вопросу наше мнение сходится со взглядом Моравца. Проведенные нами исследования по заражению шук личинками *R. acis* II и III стадии из карповых рыб показали, что заражение рыб происходит личинками обеих стадий развития, но дальнейшее развитие в щуках проходят только личинки III стадии. В исследованных нами озерах отмечено, что у литорального окуня в возрасте до 4—5 лет, в питании которого преобладает планктон и бентос, в кишечнике часто регистрировались личинки *R. acis*, в то время как половозрелые формы нами не отмечались. Необходимо отметить, что у дефинитивных хозяев *R. acis* отмечен факт каннибализма, следовательно, младшие возрастные группы дефинитивных хозяев могут играть роль и резервуарных.

На наш взгляд, цикл развития *R. acis* может проходить с участием промежуточного и резервуарного хозяев, где роль резервуарных играют беспозвоночные. По данным Н. И. Демшина [1975], это: олигохеты (25 видов), моллюски (2 вида), ракообразные (8 видов), личинки водных насекомых (25 видов). В. Г. Енгашев [1965] отмечает, что личинки, попавшие вместе с промежуточными хозяевами в кишечник личинок стрекоз *Enallagma* sp., жуков *Berosus* sp. и ручейников *Cyrrnus* sp., после переваривания тела хозяина остаются жизнеспособными и продолжают развитие. Промежуточными хозяевами являются различные рыбы (преимущественно карповые).

В яйцах *R. acis*, помещенных в воду при 22°, через 5 дней личинки совершают линьку, выход личинок из яиц происходит на 2—3-й день после линьки [Косинова, 1965; Moravec, 1970]. В. Г. Косинова [1965] указывает на то, что в кишечнике олигохет личинки проходят вторую линьку, после чего они проникают в полость тела хозяина и могут быть жизнеспособны в течение 5 недель. Автор отмечает, что главным образом мирные рыбы в цикле развития *R. acis* выполняют роль резервуарных хозяев, в которых личинки растут, но не изменяются морфологически. Ф. Моравец [Moravec, 1970] отмечает, что в беспозвоночных (в том числе олигохетах) личинки не линяют; когда инвазированные личинки поедаются различными рыбами (преимущественно

карповыми), личинки проникают во внутренние органы рыбы, чаще печень, где проходят следующую линьку, после чего они становятся инвазионными для дефинитивного хозяина — хищных рыб. Третья линька личинки проходит в кишечнике дефинитивного хозяина. Полное развитие *R. acus* до продукции яиц происходит в течение двух месяцев.

Четкой сезонной и возрастной динамики зараженности окуня личинками *R. acus* в исследованных нами водоемах не отмечено. Однако зараженность карповых рыб личинками этого вида увеличилась к концу лета и достигала максимума осенью.

Локализация отмеченных нами личиночных стадий *R. acus* во вторых промежуточных хозяевах (карповые, окунь, ерш) чрезвычайно разнообразна, однако наибольшая интенсивность инвазии отмечена у этих рыб в печени — до 50 экз. Значительно реже (единичные случаи инвазии) отмечена локализация личинок на брыжейке, поверхности кишечника, гонадах и жировой ткани. При выявлении круга промежуточных хозяев *R. acus* в озерах Дрингис и Лаумякис личинки *R. acus* были обнаружены у ракообразных — представителей родов *Cyclops*, *Macrocyclus*, *Mesocyclops*, которые наряду с другими беспозвоночными, очевидно, участвуют в циркуляции этого вида.

Desmidocercella sp. larva. Зарегистрирована у окуня Дрингис и Лаумякис, а также у карповых рыб этих озер.

В Литовской ССР Э. Рауцкис [1977] отмечает этот вид у окуня в озерах Дуся, Обялия, Шлавантас, Галстас. Причем в мезотрофных озерах Шлавантас, Галстас и Дуся экстенсивность инвазии окуня составляла соответственно 75,7 из 33,75 из 32 и 24,1% из 58 исследованных рыб, при интенсивности инвазии от 1 до 34 экз. В эвтрофном оз. Обялия экстенсивность инвазии окуня составила 2,7% из 36, при интенсивности инвазии 1 экз.

В Карелии в бассейне р. Шуи этот паразит редок [С. Шульман и др., 1974]. Из 9 обследованных авторами озер *D. sp. larvae* была отмечена только у одного окуня из 15 исследованных в мезотрофном Вагатозере с интенсивностью инвазии 4 экз.

Жизненный цикл паразита протекает с участием трех категорий хозяев. Первый промежуточный хозяин — амфипода *Macrohectopus branickii* [Дубинин, 1949], вторые промежуточные хозяева — рыбы. Личинки *D. sp.* паразитируют в стекловидном теле глаз (чехонь, лещ, густера, линь, окунь, судак, налим и многих других). Окончательные хозяева — цаплевые и веслоногие птицы.

D. sp. larvae отмечен нами в озерах Дрингис и Лаумякис (мезотрофные водоемы), причем зараженность окуня была значительно выше, чем других видов рыб (плотва, густера, лещ, укля, ряпушка). По данным 1977 г., в оз. Дрингис заражение личинками *D. sp.* было зарегистрировано у 16,1% из 31 сеголетков этого вида рыб. Однако четкого увеличения экстенсивности инвазии личинками окуня с увеличением возраста отметить не удастся. У годовиков она составила 15,2% из 13, у рыб 2+ — 38% из 31,

у 3+ — 27,2% из 66, в группе от 4+ от 7+ — 40% из 20, у окуней старше 8 лет — 28,5% из 14.

В оз. Дрингис личинки этого вида у окуня нами отмечены во все сезоны и годы исследований, причем наиболее высокая зараженность отмечена в зимний и весенний периоды. В оз. Лаумякис зараженность окуня личинками *D. sp.* также была выше в феврале-марте и июне. Причем интенсивность инвазии окуня *D. sp.*, larvae в оз. Лаумякис была выше, чем в оз. Дрингис.

Акантоцефалы

Acanthocephalus lucii. Широко распространенный паразит пресноводных рыб европейской части СССР. Нами обнаружен у окуня и других видов рыб в озерах Дрингис и Лаумякис.

На территории Литовской ССР Р. Кротасом [1958] отмечена значительная зараженность окуня *A. lucii* (86,7%) из 15 исследованных рыб в мезотрофных Тракайских озерах Э. Рауцкис [1977] отмечал этот вид у окуня в озерах различного типа трофности. В мезотрофном оз. Дуся экстенсивность инвазии доходила до 58,6% из 58 обследованных, при интенсивности инвазии от 1 до 34. В эвтрофном оз. Обялия соответственно 44,4% из 36,1—5 экз., в мезотрофных озерах Шлавантас 36,3% из 33, 1—33, Галстас — 56,2% из 32, 1—53 экз. В оз. Жувинтас Р. Кротас [1968] зарегистрировал также значительную зараженность окуня этим видом: 93,3% из 15 исследованных, интенсивность от 1 до 34 экз.

При исследовании паразитофауны рыб озер Карелии *A. lucii* отмечен как один из самых распространенных видов скребней [С. Шульман и др., 1974]. Причем наибольшая зараженность *A. lucii* наблюдалась, как правило, у налима и окуня. Из 9 обследованных озер у окуня этот вид отмечен авторами в 8 водоемах с разным уровнем продукционных процессов.

В Англии *A. lucii* у окуня, как сообщает Андрюс [Andrews, 1979], также зарегистрирован в ряде озер различной трофности.

Жизненный цикл этого паразита проходит с участием одного промежуточного хозяина — водяного ослика (*Asellus aquaticus*). Дефинитивным хозяином являются — сиговые рыбы, карповые, щука, окунь, судак, угорь, колюшка. По данным многих авторов [Комарова, 1950; Маркова, 1958; Малахова, 1961; Андрюс, 1974, 1976, 1979], жизненный цикл *A. lucii* имеет ясно выраженный сезонный характер. По данным Р. П. Малаховой [1961, 1964], наибольшая зараженность окуня в озерах Карелии наблюдается весной и в начале лета, наименьшая — зимой.

В бассейне верхнего Днепра зараженность этим видом окуня была наивысшая в начале зимы — до 88,46%, летом (июль-август) — 60%, осенью (сентябрь-октябрь) зараженность была отмечена наименьшая — 32,43%. Причем количество молодых неполовозрелых самок *A. lucii* составляло 38% от общего числа самок. Наличие молодых самок говорит о происходящем зара-

жении рыб в этот период года [Андрюк, 1974]. По данным этого же автора заражение промежуточного хозяина (*Asellus aquaticus*) скребней *A. lucii* происходит в летний период, когда самки скребней выделяют большое количество яиц. Этот период совпадает с массовым появлением молодых рачков, которые, активно питаясь, заглатывают яйца скребней. К осени зараженность рачков акантеллами *A. lucii* увеличивается и составляет 8,2%. Л. В. Андрюк [1974, 1976] отмечает, что для развития личинок *A. lucii* в организме промежуточного хозяина оптимальной температурой можно считать близкую к 18°. Весь период развития от яйца до образования инвазионной личинки — акантеллы, при этой температуре длится 60 дней. Развитие личинок *A. lucii* зависит от интенсивности инвазии рачков. Чем сильнее заражены водяные ослики, тем медленнее совершается метаморфоз личинок. При интенсивности инвазии 1—4 экз. личинки развиваются более или менее равномерно и достигают инвазионной стадии одновременно. При интенсивности свыше 4—5 личинок в водяном ослике стадии акантеллы достигают 1—3 личинки, остальные в последующем погибают. По данным этого же автора, развитие *A. lucii* в организме окончательного хозяина продолжается 57—60 дней. В Дрингисе и Лаумякисе, по нашим данным, наибольшая зараженность окуня *A. lucii* за период исследований отмечалась в летний период, причем, интенсивность инвазии у рыб первого озера достигала 36 экз., во втором — 25 экз. И. Е. Быховская-Павловская [1940], в олиготрофных водоемах Кончезера и Пертозера в Карелии регистрировала, что у окуней первые заражения *A. lucii* падают на рыб двухлетнего озера, но вероятно, заражение может происходить и в начале второго года жизни рыб. Показатели зараженности нарастают у окуней до пятилетнего возраста. В группе рыб старше шести лет отмечено снижение экстенсивности инвазии до 24,8%. Как отмечает автор, выявленная картина изменений инвазии с возрастом связана с переходом окуня в возрасте 5—6 лет на питание рыбой и уменьшением доли бентических беспозвоночных в его рационе.

Neoechinorhynchus rutili. Является широко распространенным паразитом рыб Палеарктики. Нами зарегистрирован в озерах Дрингис и Лаумякис у окуня, а также у колюшки, щуки и красноперки. У окуня *N. rutili* был зарегистрирован нами только в мае 1979 г.; у 2 экз. в возрасте 8—9+ из 8 обследованных с интенсивностью 1 и 4 экз. Возможно, что заражение этих окуней произошло при поедании ими колюшки, которая сильно инвазирована (в феврале-марте — на 90,4%) *N. rutili*. В Лаумякисе были инвазированы этим видом единичные экземпляры названных видов рыб. (табл. 3). В Тракайских озерах Литовской ССР Р. Кротасом [1958] у окуня *N. rutili* не регистрировался, хотя встречался в этом водоеме у уклей и леща. В оз. Жувинтас этот вид скребней у окуней не найден, несмотря на то, что у плотвы, красноперки, густеры и леща этого водоема он регистрировался

[Кротас, 1968]. У окуней озер Дуся, Обялия, Шлавантас, Галстас *N. rutili* не обнаружен, но встречался у других видов рыб при низких показателях инвазии [Рауцкис, 1977]. В Карелии *N. rutili* отмечен в четырех трофотипологических различных озерах (Крошнозеро, Миккельское, Сямозеро, Кончозеро) [С. Шулман и др., 1974]. У окуня этот вид зарегистрирован только в олиготрофном Кончозере (2,9% из 345, интенсивность инвазии 1—6). Помимо окуня в этом водоеме *N. rutili* обнаружен еще у плотвы, уклей, щуки и налима. По данным Андрюса [Andrews, 1979], *N. rutili* у окуня отмечен в оз. Лох-Левен (Англия).

Цикл развития *N. rutili* экспериментально прослежен Мерритом и Праттом [Merritt, Pratt, 1964]. В воде яйца *N. rutili* поедаются рачками остракодами (род *Cypria*). В качестве промежуточного хозяина этого вида известны также *Sialis fuliginosa*, *S. niger* (*Megaloptera*, *Insecta*) [Гинецинская, 1958], *Gammarus lacustris* [Скрябина, устное сообщение]. В кишечнике остракод вышедшая из яйца личинка (акантор) мигрирует через его стенку кишечника в гемоцель, где способна находиться в свободном состоянии 6—12 дней. Дальнейший метаморфоз личинки от акантеллы до молодой неполовозрелой инвазионной стадии продолжается 48—57 дней. При поедании инвазированных рачков рыбой в ее кишечнике гельминт достигает половозрелой стадии.

Анализ приведенных выше материалов по биологии гельминтов и их распространению в озерах разного типа трофности позволяют сделать некоторые общие заключения.

В одинаковых по типу трофности, но отличающихся по площади и структуре биоценозов озерах Дрингис и Лаумякис гельминтофауна окуней отличается по числу видов: в Дрингисе у *Perca fluviatilis* зарегистрированы 22 вида гельминтов, в Лаумякисе — 15. Обеднение фауны гельминтов окуня в Лаумякисе обусловлено, по нашему мнению, малой его площадью, отсутствием в нем развитой литорали, многочисленностью хищных рыб (щука, окунь, угорь, ерш и др.), нерегулярной посещаемостью его птицами — дефинитивными хозяевами гельминтов. Еще резче проявляются отличия между гельминтофауной в Голубом (4 вида) и двумя вышеназванными озерами. В Голубом, площадь которого всего около 2,5 га, вследствие отсутствия литорали, кислой реакции среды и низких температур воды, а также бедности ихтиофауны (обитает только окунь) условия развития и циркуляции для большинства видов гельминтов неблагоприятны.

Из числа зарегистрированных нами гельминтов в окуне могут завершать полностью свое развитие 11 видов, для которых *P. fluviatilis* является облигатным или иной модификацией дефинитивных хозяев [Божков, 1969; Bozhkov, Odening, 1976]. Остальные виды паразитируют у данной рыбы на личиночных стадиях, для них *P. fluviatilis* выполняет роль промежуточного, резервуарного или иных категорий хозяев. Для мезотрофных озер Дрингис и Лаумякис характерно преобладание гельминтов,

дефинитивными хозяевами которых являются птицы, связанные с водной средой (чайки, цапли, поганки и др.).

Из числа обнаруженных нами 20 видов гельминтов паразитируют на разных стадиях во внутренних органах и тканях окуней. Адультивные формы 9 видов локализуются в пищеварительном тракте, инцистированные личиночные формы *Cotylurus* spp, *T. nodulosus* и *R. acus* — печени, на серозных покровах органов брюшной полости, плавательного пузыря и почках — метацеркарии всех обнаруженных видов котиллюросов, на перикарде — *C. platycephalus*. В хрусталиках глаз обнаружен *D. paracaudum*, в тканях глаза *D. volvens*, *P. brevicaudatum*, *T. clavata*, *Desmiodocercella* sp. В брюшной полости в свободном состоянии обнаружены плероцеркоиды *Diphyllbothrium* sp., в мускулатуре — *P. ovatus*. Всего два вида контактируют с внешней средой на протяжении всего жизненного цикла: на жабрах — *A. percae*, на коже и плавниках — *G. gasterostei*.

Среди выявленных у окуня гельминтов нет форм, которые были бы присущи только этому виду рыб. Все они связаны паразитарными связями со многими представителями ихтиофауны озерных биоценозов и обладают обширными ареалами. В разных частях ареала адаптивные реакции этих видов могут быть различными, проявляясь в альтернативности течения жизненного цикла, викариате промежуточных хозяев, изменениях ритмов и сроков развития отдельных фаз онтогенеза, неодинаковых механизмах поддержания структуры и численности популяций, характере ценотических связей. Диапазон адаптивной радиации гельминтов проявляется в конкретных условиях среды водоемов в результате воздействия сложного комплекса биотических и абиотических факторов. За малым исключением анализируемые виды гельминтов окуня можно охарактеризовать как эврибионтные формы.

Эврибионтность обуславливает возможность существования названных гельминтов в биоценозах водоемов с различными лимнобиологическими признаками и уровнем продукционных процессов. Однако ни наши наблюдения, ни анализ литературы не позволяет безоговорочно утверждать о прямой связи уровня продукционных процессов озер с видовым составом гельминтофауны окуня, населяющего их. Возможность характеризовать тип трофности водоема по составу гельминтофауны рыб практически не осуществима. Ранее к подобному выводу пришли и другие авторы [Halvorsen, 1971; Kennedy, 1975a, b, 1978; Kennedy, Burrough, 1978; Wootten, 1973].

Сложный характер жизненных циклов рассматриваемых видов гельминтов окуня обуславливает разнообразие ценотических связей этих паразитов в биоценозах. В то же время циркуляция многих видов в водоеме происходит при участии одних и тех же или близких видов беспозвоночных. Это влияние указывает на возможность существования конкурентных отношений между личиночными формами гельминтов, биология которых связана с

одним или близкими видами беспозвоночных. В свою очередь, наличие конкурентных отношений может оказать лимитирующее влияние на численность популяций того или иного вида гельминтов.

В биологии многих анализируемых видов гельминтов прослеживается ряд общих моментов. Они проявляются как в сходных адаптациях к физическим условиям среды (температура, pH и др.), так и близких механизмах поддержания численности популяции вида в природе (удлинение сроков жизненного цикла, продолжительное существование личиночных стадий в хозяевах разных категорий, многообразные ценотические связи в биоценозах и др.).

Значение биологических адаптаций гельминтов интересно не только в теоретическом плане, оно необходимо для выявления закономерностей изменения гельминтологической ситуации водоемов и ее прогнозирования, а также разработки основ биологического метода борьбы с гельминтозами рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрюк Л. В. Развитие скребня *Acanthocephalus lucii* (Muller, 1776), Lune, 1911 (*Echinorhynchidae*) в промежуточном хозяине.— Бюл. Всесоюз. ин-та гельминтологии, 1974, вып. 13, с. 9—13.
- Андрюк Л. В. Зараженность водяного ослика (*Asellus aquaticus*) личинками скребней рода *Acanthocephalus* в бассейне Верхнего Днепра.— В кн.: II Всесоюз. симпозиум по болезням и паразитам водных беспозвоночных: Тез. докл. 28—30 янв. Л.: Наука, 1976, с. 5.
- Андрюк Л. В. Циклы развития скребня *Acanthocephalus lucii* (*Echinorhynchidae*).— Паразитология, 1979, т. 13, № 5, с. 530—539.
- Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 520 с.
- Бизюлявичус С. К вопросу гельминтофауны населения Литовской ССР — Acta Parasitol. Lithuanica, Vilnius, v. 1, 1958, S. 52—69.
- Бирюкова Л. П. К эпизоотологии бунодероза подмосковных водохранилищ.— В кн.: Материалы к науч. конф. ВОГ. М., 1965, ч. 3, с. 40—42.
- Божков Д. Постциклический паразитизм и постциклические хозяева у гельминтов.— Изв. на зоологические институте с музеем, кн. XXIX. София, 1969, с. 183—189.
- Быховская И. Материалы по паразитологии рыб Карелии. Паразитофауна рыб мелких водоемов «ламб».— Тр. Бородинской биол. станции, 1936, т. 8, вып. 2, с. 123—138.
- Быховская-Павловская И. Е. Влияние возраста на изменение паразитофауны у окуня.— Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 1940, т. 8, с. 99—130.
- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их системы и филогения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 509 с.
- Гвоздев М. А., Ермакова С. В. Новые данные о строении и биологии церкарий *Cercaria splendens* Szidat, 1932.— Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 93, с. 121—123.
- Гинецинская Т. А. Жизненные циклы и биология личиночных стадий паразитических червей рыб.— В кн.: Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1958, с. 144—183.
- Гинецинская Т. А. К фауне церкарий моллюсков Рыбинского водохранилища. Систематический обзор церкарий.— В кн.: Экологическая паразитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1959, ч. 1, с. 96—149.
- Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968. 411 с.

- Гинецинская Т. А., Кошева А. Ф. К вопросу о жизненном цикле и систематическом положении *Paracoenogonimus ovatus* Katsur (*Trematoda*) и об идентичности метацеркарий этого вида с *Neodiplostomulum hughesi* Markewitsch.— Вестн. ЛГУ, 1959, т. 9, с. 68—75.
- Демишин Н. И. Олигохеты и пиявки как промежуточные хозяева гельминтов. Новосибирск: Наука, 1975, 190 с.
- Дубинин В. Б. Экспериментальные исследования над циклами развития некоторых паразитических червей животных дельты Волги.— Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука, 1949, т. 11, с. 126—160.
- Енгасова В. Г. Инвазивность промысловых рыб нематодой *Raphidascaris acus* в дельте Аму-Дарьи.— Тр. Московской вет. академии. М., 1965, с. 107—110.
- Иванцов В. В. Изучение влияния различных факторов на интенсивность выхода и продолжительность свободной жизни церкарий *Rhipidocotyle illense* (Ziegler, 1883).— В кн.: II Всесоюз. симпозиум по болезням и паразитам водных беспозвоночных: Тез. докл. 28—30 янв. 1976. Л.: Наука, 1976, с. 29—30.
- Кашковский В. В., Размашкин Д. А., Скрипченко Э. Г. Болезни и паразиты рыб рыбодовных хозяйств Сибири и Урала. Свердловск: Средне-Уральское кн. изд-во 1974. 160 с.
- Комарова М. С. К познанию жизненного цикла *Bunodera lucioperca* (Trematoda, Digenea).— Докл. АН СССР, 1941, т. 31, вып. 2, с. 184—185.
- Комарова М. С. К вопросу о жизненном цикле скребня *Acanthocephalus lucii* Müll.— Докл. АН СССР, 1950, т. 70, № 2, с. 359—360.
- Косинова В. Г. О цикле развития нематоды *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779) Raillet et Henry, 1915 — паразита рыб.— В кн.: Материалы науч. конф. ВОГ. М., 1965, ч. 2, с. 128—131.
- Кротас Р. Материалы по паразитофауне рыб Тракайских озер.— *Acta parasitologica Lithuanica*. Vilnius, vol. 1, 1958, с. 89—100.
- Кротас Р. А. Паразитофауна рыб озера Жувинтас.— В кн.: Заповедник Жувинтас. Вильнюс: Минтис, 1968, с. 179—191.
- Кулемина И. В. Возрастные изменения паразитофауны некоторых рыб озера Селигер.— В кн.: Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969, с. 87—136.
- Кулемина И. В. О способе расселения пресноводных гиродактилюсов.— В кн.: VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл., сент. 1979 г. Л.: Наука, 1979, с. 59—61.
- Куперман Б. И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* — паразиты рыб. Л.: Наука, 1973. 207 с.
- Куперман Б. И. Экологический анализ цестод рыб водоемов Волго-Балтийской системы (Рыбинское, Шекснинское водохранилища, Белое, Онежское, Ладожское озера).— В кн.: Физиология и паразитология пресноводных животных. Л.: Наука, 1979, с. 133—159.
- Куприянова Г. А. К биологии нематод рыб *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776) и *C. truncatus* (Rud., 1814) (*Nematodes spirurata*).— Докл. АН СССР, 1954, т. 97, № 2, с. 373—376.
- Ляйман Э. М. Новые данные по жизненному циклу сосальщиков *Bunodera luciopercae* (O. F. Müller).— Бюл. Моск. о-ва естествоиспытателей природы. Отд. биол., 1940, т. 3—4, с. 173—180.
- Ляйман Э. М. Курс болезней рыб. М.: Пищепромиздат, 1949. 306 с.
- Малахова Р. П. Сезонные изменения паразитофауны некоторых пресноводных рыб Кончезера.— В кн.: 10-е совещ. по паразитол. пробл. и природным болезням. Л., 1960, т. 2, с. 191—192.
- Малахова Р. П. Сезонные изменения паразитофауны некоторых пресноводных рыб озер Карелии (Кончезера).— Тр. Карельск. фил. АН СССР. Петрозаводск, 1961, т. 30, с. 55—78.
- Малахова Р. П. Сезонная изменчивость *Bunodera luciopercae* (O. F. Müller, 1776) и *Sphaerostoma bramae* (O. F. Müller, 1776) (*Trematodes*) в условиях Карелии.— Зоол. журн., 1963, т. 42, № 10, с. 1453—1461.
- Малахова Р. П. Сезонные изменения паразитофауны некоторых рыб озера Кончезера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1964.

- Маркова Т. Г. Сезонные изменения паразитофауны щуки реки Оки.— Зоол. журн., 1958, вып. 12, с. 1801—1807.
- Петрушевский Г. К., Быховская И. Материалы по паразитологии рыб Карелии. 1. Паразиты рыб озер района Кончезера.— Тр. Бородинск. биол. станции в Карелии, 1935, т. 8, вып. 1, с. 3—77.
- Полянский Ю. И., Шульман С. С. Возрастные изменения паразитофауны рыб.— Тр. Карело-финск. фил. АН СССР. 4-я сер. паразитологии. Петрозаводск: Изд-во АН СССР, 1956, с. 3—26.
- Пронин Н. М., Шагуров Б. Х. Возрастные изменения паразитофауны окуня озера Гусиное.— Тр. Бурят. ин-та естествознания, 1977, вып. 18, с. 56—67.
- Рауцкис Э. Ю. Сезонная зараженность окуня паразитами в разнотипных по термическому режиму озерах Дуся, Обяля, Шлавантас, Галстас.— Тр. ЛитССР. Сер. В, 1977, № 4, с. 63—73.
- Ройтман В. А., Казаков Б. Е. Некоторые аспекты изучения морфологической изменчивости гельминтов (на примере трематод рода *Azygia*).— В кн.: Цестоды и трематоды. М.: Наука, 1977, с. 110—128.
- Румянцев Е. А., Пермьяков Е. В., Дрижаченко Е. Л. Паразитофауны рыб Пяозера.— В кн.: Болезни рыб и борьба с ними. М., 1979, вып. 23, с. 149—171.
- Скрябина Е. С. *Neoechinorhynchus rutili* (*Acanthocephala: Neoechinorhynchidae*) от рыб водоемов Ледовитоморской провинции и Амурской (переходной) области.— В кн.: Гельминты животных и растений.— Тр. ГЕЛАН, 1979, т. 29, с. 131—135.
- Судариков В. Е. Отряд *Strigeidida* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959.— В кн.: К. И. Скрябина «Трематоды животных и человека». М.: Наука, 1971, т. 24, с. 71—272.
- Судариков В. Е. Отряд *Strigeidida* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959.— В кн.: К. И. Скрябина «Трематоды животных и человека». М.: Наука, 1974, т. 25, с. 29—244.
- Фреze В. И. Протеоцефалы — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий.— В кн.: Основы цестодологии. М.: Наука, 1965, т. V. 538 с.
- Фролова Е. Н. Зараженность моллюсков озера Пертозера партогенетическими поколениями и личинками трематод.— Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та им. Герцена, 1958, т. 143, с. 217—259.
- Фролова Е. Н. Личинки трематод в моллюсках озер Южной Карелии. Л.: Наука, 1975. 183 с.
- Фролова Е. Н., Щербина Т. В. Новый вид рода *Azygia* Looss, 1899 (*Trematoda, Azygiidae*).— Паразитология, 1975, т. 9, № 6, с. 489—493.
- Черткова Л. П. Распространение трематоды *Bunodera luciopercae* у рыб подмосковных водоемов.— В кн.: Материалы к науч. конф. ВОГ. М., 1966, ч. 1, с. 271—274.
- Черткова Л. П. Некоторые вопросы эпизоотологии бунодероза и эмбриогенеза возбудителя.— В кн.: Всес. конф. молодых специалистов по прудовому рыбоводству (22—24 марта 1967, г. Рыбное): Тез. докл. М., 1967, с. 74.
- Шигин А. А. К вопросу о плодовитости гельминтов.— В кн.: Паразитические черви домашних и диких животных. Работы по гельминтологии к 40-летию научн. и педагог. деят. проф. А. А. Соболева. Владивосток, 1965, с. 328—333.
- Шигин А. А. Морфология, биология и таксономия рода *Diplostomum* от чайковых птиц Палеарктики. Цестоды и трематоды.— Тр. ГЕЛАН, 1977, т. 27, с. 5—64.
- Шигин А. А. О валидности вида *Diplostomum volvens* Nordmann, 1832 (*Trematoda, Diplostomatidae*).— В кн.: Материалы науч. конф. ВОГ. М., 1978, вып. 30, с. 170—176.
- Шульман Р. Е., Кулелина И. В., Обзор паразитов рыб озера Селигер.— В кн.: Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Л.: изд-во ЛГУ, 1969, с. 13—58.
- Шульман Р. Е., Чернышева Н. Б. Паразитофауна отдельных видов рыб озера Селигер.— В кн.: Эколого-паразитические исследования на озере Селигер. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969, с. 59—86.
- Шульман С. С., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. Л.: Наука, 1974. 108 с.

- Andersen K. The helminths in the gut of Perch (*Perca fluviatilis* L.) in a small oligotrophic lake in Southern Norway.—Ztschr. Parasitenk., 1978, Bd. 56, S. 17—27.
- Andrews C. Host specificity of the parasite fauna of perch *Perca fluviatilis* L. from the British Isles, with special reference to a study at Llyn Tegid (Wales).—J. Fish. Biol., 1979, vol. 15, N 2, p. 195—209.
- Baturo B. *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827 and *Rhipidocotyle illense* (Ziegler, 1883) (Trematoda, Bucephalidae): Morphology and biology of developmental stages.—Acta parasitol. pol., 1977, vol. 24, N 20/27, s. 203—220.
- Bozhkov D. K., Odening K. On the problem of variable numbers of hosts in the Life-cycles of helminths.—Folia parasitol. (Praha), 1976, vol. 26, p. 15—19.
- Compana-Rougel Y. Remarque sur le cycle evolutif de *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776) et la phylogenetique des *Camallanidae*.—Ann. parasitol. Roma, 1964, t. 1, p. 25—433.
- Cannon L. R. G. The life cycles of *Bunodera sacculata* and *B. luciopercae* (Trematoda: Allocreadiidae) in Algonquin Park, Ontario.—Canad. J. Zool., vol. 49, 1971, p. 1417—1429.
- Cannon L. R. G. Studies on the ecology of the papillose allocreadiid trematodes of the yellow perch in Algonquin Park, Ontario.—Canad. J. Zool., vol. 50, 1972, p. 1231—1239.
- Cannon L. R. G. Diet and intestinal helminths in a population of perch *Perca flavescens*.—J. Fish. Biol., 1973, vol. 5, p. 447—457.
- Chubb J. C. On the characterization of the parasite fauna of the fish of Llyn Tegid.—Proc. Zool. Soc. London, 1963, vol. 141, pt 3, p. 609—621.
- Chubb J. C. Observation of the occurrence of the plerocercoids of *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) (Cestoda: Pesudophyllidae) in the perch *Perca fluviatilis* L. of Llyn Tegid (Bala Lake) Merioneth.—Parasitology, 1964, vol. 54, p. 481—491.
- Chubb J. C. The parasites of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. in an oligotrophic lake, Llyn Padarn, North Wales.—J. Parasitol., 1970, vol. 56, N 4, sec. II, pt 1, p. 56.
- Dönges J. Der Lebenszyklus von *Posthodiplostomum brevicaudatum* (Trematoda) eines Parasiten in den Augen von Süsswasserfischen.—Zoologica (Stuttg.), 1965, Bd. 40(4), S. 39.
- Esch G. W. Impact of ecological succession on the parasitofauna in centrarchids from oligotrophic and eutrophic ecosystems.—Amer. Midl. Natur., 1971, vol. 86, p. 160—168.
- Fischer H. The life cycle of *Proteocephalus fluviatilis* Bangham (Cestoda) from smallmouth bass, *Micropterus dolomieu* Lacepede.—Canad. J. Zool., 1968, vol. 46, p. 569—579.
- Gläser H.-J. Sechs neue Arten der *Gyrodactylus* — *wageneri* — Gruppe (Monogenea, Gyrodactylidae) nebst Bemerkungen zur Präparation, Determination, Terminologie und Wirtsspezifität.—Zool. Anz., Jena, 1974, Bd. 192, N 1/2, S. 56—76.
- Holvorsen O. Studies on the helminth fauna of Norway XVIII: On the composition of the parasite fauna of coarse fish in the River Gloma, South-Eastern Norway.—Norw. J. Zool., 1971, vol. 19, p. 181—192.
- Hoffman C. E., Kilambi R. V., Becker D. A. Limnological, ichthyological and parasitological investigations on Arkansas reservoirs in relation to water quality.—Arkansas Water Resour. Res. Centr. Publ., 1974, vol. 22, p. 272.
- Jarecka L. Life-cycle of tapeworms from lakes Goldapiwo and Mamry Polnocne.—Acta parasitol. pol., 1960, vol. 8 (4), s. 48—66.
- Kennedy C. R. Ecological animal parasitology. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1975a. 163 p.
- Kennedy C. R. The natural history of Slapton Ley Nature Reserve VIII. The parasites of fish, with special reference to their use as a source of information about the aquatic community.—Fld. Stud., 1975b, vol. 4, p. 177—189.
- Kennedy C. R. An analysis of the metazoan parasitocoenoses of brown trout *Salmo trutta* from British Lakes.—J. Fish. Board, 1978, vol. 13, p. 255—263.

- Kennedy C. R., Burrough R. The population biology of two species of eyefluke *Diplostomum gasterostei* and *Tylodelphys clavata*, in perch.—J. Fish. Biol., 1977, vol. 11, N 6, p. 619—633.
- Kennedy C. R., Burrough R. Parasites of trout and perch in Malham Tarn.—Fid. Stud., 1978, vol. 4, p. 617—629.
- Kozicka J. Diseases of fishes of Druzno Lake. (Parasitofauna of the biocoenoses of Druzno Lake — pt VII).—Acta parasitol. pol., 1958, vol. 6, p. 1—72.
- Kozicka J., Niewiadomska K. Life cycle of *Paracoenogonimus viviparae* (Linstow, 1877) Sudarikov, 1956 (*Trematoda*, *Cyathocotylidae*).—Bull. Acad. pol. sci., 1958, Cl. II, vol. 6 (9), s. 377—382.
- Kozicka J., Niewiadomska K. Studies on the biology and taxonomy of trematodes of the genus *Tylodelphys* Diesing, 1850 (*Diplostomatidae*).—Acta parasitol. pol., 1960, vol. 8, s. 379—401.
- Merritt Sh. V., Pratt I. The life history of *Neoechinorhynchus rutili* and its Development in the intermediate host (*Acanthocephala*: *Neoechinorhynchidae*).—J. Parasitol., 1964, vol. 50, N 3, p. 394—400.
- Moravec F. Observations on the development of *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776) (*Nematoda*: *Camallanidae*).—Věstn. Českosl. společ. zool., 1969a, sv. 33, N 1, S. 15—33.
- Moravec F. On the early development of *Bunodera luciopercae* (Müller, 1776) (*Trematoda*: *Bunoderidae*).—Věstn. Českosl. společ. zool., 1969b, sv. 33, N 3, s. 229—237.
- Moravec F. Studies on the development of *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779) (*Nematoda*: *Heterocheilidae*).—Věstn. Cs. spol. (Acta soc. zool. Bohemosl.), 1970, sv. 34, s. 33—49.
- Odening K. Lebenszyklus von *Cotylurus variegatus* (-*cumulitestis*) aufgeklärt.—Angew. Parasitol., 1970, Bd. 11, N 1, S. 48—49.
- Odening K. Conception and terminology of hosts in parasitology.—Adv. Parasitol., 1976, vol. 14, p. 1—93.
- Odening K. Der Lebenszyklus von *Azygia lucii* (*Trematoda*) — Untersuchungen in Gebiet der DDR.—Biol. Zbl., 1978, Bd. 95, S. 57—94.
- Odening K., Bockhardt I. Der Lebenszyklus des Trematoden *Cotylurus variegatus* in Spree — Havel — Seengebiet.—Biol. Zbl., 1971, Bd. 90, Hf. S. 49—84.
- Odening K., Bockhardt I. Zum jahreszeitlichen Auftreten von *Azygia lucii* (*Trematoda*) bei *Esox lucius* (*Pisces*).—Zool. Anz., Jena, 1976, Bd. 196, N 3/4, S. 182—188.
- Odening K., Mattheis Th., Bockhardt I. Status und Lebenszyklus des Trematoden *Cotylurus platycephalus*.—Angew. Parasitol., 1969, Bd. 10, S. 72—80.
- Skorping A. Seasonal variations in population structure of *Bunodera luciopercae* in perch in a small Norwegian forest lake.—Norw. J. Zool., 1976, vol. 24 (4), p. 466.
- Wierzbicka M. Wyniki sztucznego zarazenia *Cyclops vicinus* Ulj larwami *Proteocephalus percae* (O. Müller).—Acta parasitol. pol., 1956, vol. 4, fasc. 1/7, s. 89—100.
- Wierzbicki K. The parasite fauna of the perch, *Perca fluviatilis* L. of Lake Dragin.—Acta parasitol. pol., 1970, vol. 18, s. 45—55.
- Wisniewski W. L. Characterization of the parasite fauna of an eutrophic lake Parasitofauna of the biocoenosis of Druzno Lake — part I).—Acta parasitol. pol., 1958a, vol. 6, s. 1—64.
- Wisniewski W. L. The Development Cycle of *Bunodera luciopercae* (O. F. Müller).—Acta parasitol. pol., 1958b, vol. 6, fasc. 8/21, s. 289—307.
- Wisniewski W. L. The development cycle of *Posthodiplostomum brevicaudatum* (Nordmann, 1832) Kozicka, 1958.—Acta parasitol. pol., 1958c, vol. 6, s. 251—272.
- Wootten R. Occurrence of *Bunodera luciopercae* (*Digenea*: *Allocreadiidae*) in fish from Hanningfield Reservoir, Essex.—J. Helminthol., 1973, vol. 47, p. 399—408.
- Wootten R. Studies on the life history and development of *Proteocephalus percae* (Müller) (*Cestoda*: *Proteocephalidae*).—J. Helminthol., 1974, vol. 48, p. 269—281.

К изучению экологии нематод рода *Contracaecum* (Ascaridata: Anisakidae) — паразитов рыбоядных птиц

М. К. Семенова

Лаборатория гельминтологии АН СССР, Москва

В литературе последних десятилетий появилось много работ по вопросам экологии аскаридат, преимущественно наземных позвоночных. Экология анисакид, паразитирующих у животных, связанных с водными биоценозами, представлена слабо.

В данной статье приводятся анализ результатов собственных экспериментов и наблюдений по некоторым вопросам экологии четырех видов рода *Contracaecum* (*C. microcephalum*, *C. micropapillatum*, *C. ovale*, *C. spiculigerum*), широко распространенных на территории нашей страны. Виды эти характеризуются довольно узкой гостальной специфичностью на имагинальной стадии и широкой — на начальных стадиях развития.

Подобно другим аскаридатам представители рода *Contracaecum* — яйцекладущие паразиты. На примере *C. micropapillatum* нами выявлено, что оплодотворение у этих нематод однократное, происходит в яйцеводах. К моменту накопления в матке и ее ветвях значительного количества (12—30 тыс.) зрелых яиц довольно крупная хитиноидная крышечка, образующаяся над вульвой после копуляции, отпадает. Во внешнюю среду яйца попадают несегментированными и на начальных этапах дробления. Яйца покрыты слизистым секретом, с помощью которого они приклеиваются к субстрату. Типичной средой для развития яиц и личинок служит пресная вода, менее типичными — морская вода и обильно увлажненная почва. Ниже 10° развитие личинок не происходило, а при 35° сроки развития эмбриона и личинок резко сокращались. Личинками II стадии из однородной культуры, содержащейся весь период (4 суток) развития яиц и личинок в термостате при 35°, были заражены 600 экз. веслоногих ракообразных подотряда *Cyclopoida* из расчета по две личинки на каждую особь.

Одновременно при одинаковых условиях проведено три опыта по 200 ракообразных в каждом и один контрольный опыт с таким же количеством копепод, но зараженных личинками, выращенными в комнатных условиях при температуре 19—20°. Через сутки во всех опытах личинки были съедены ракообразными, но при исследовании подопытных копепод через 3, 5, 10 суток в первых трех опытах было обнаружено 0,7—1,5% зараженных копепод, в контрольном — 70%, при интенсивности 1—3 экз. Следовательно, относительно высокие температуры оказывают лимитирующее воздействие на личинок этих нема-

тод. Зародыш и личинки I и II стадий не устойчивы к высушиванию, 5—7-минутное подсыхание вызывает их гибель.

Личинки I и II стадий развиваются в скорлупе яиц, при нарушении целостности которой (действие грызущих насекомых и другие виды повреждения) эмбрион и неинвазионные личинки погибают, либо оставаясь в скорлупе, либо после выхода из нее. Инвазионные личинки II стадии самостоятельно выходят из скорлупы яиц в чехлике, не повреждая последнего в момент выхода. Лишь в исключительных случаях (очень резкие колебания температуры в период развития) часть личинок остается в скорлупе яиц и некоторое время личинки II стадии сохраняют там инвазионную способность. Свободные личинки II стадии *C. ovale*, *C. spiculigerum* могут образовывать в воде скопления вокруг твердых частиц. Подобное явление отмечено Ли [Lee, 1965, по Шульцу, Гвоздеву, 1971] и у других нематод и называется в литературе агрегациями. Природа этих агрегаций не ясна. Виды *C. microcephalum* и *C. micropapillatum* агрегаций в воде не образуют. У личинок, не образующих агрегаций, можно выделить три этапа их жизни во внешней среде: этап свободного плавания, прикрепления и придонного образа жизни. Продолжительность каждого этапа зависит от количества запасных питательных веществ у личинок (личинки II стадии не питаются). При температурах 20—25° вышедшие из яйца личинки проявляют максимальную активность на первом этапе жизни, продолжающемся 4—6 суток, и за это время они растрачивают обычно больше одной трети запасных питательных веществ. Личинки находятся в толще воды, располагаясь часто почти параллельно ее поверхности. В период наибольшей активности инвазионная способность личинок очень высока. В опытах установлено, что при заражении такими личинками облигатных промежуточных хозяев — веслоногих ракообразных (*Cyclopoida*) — наблюдаются почти 100-процентные их прививаемость и приживаемость у этих хозяев [Семенова, 1971]. В течение периода наибольшей активности в пространстве между телом личинки и чехликом скапливаются, вероятно, продукты метаболизма. В результате этого чехлик сильно расширяется, приобретает форму личинок I стадии, размеры которых превышают размеры личинок II стадии. Чехлик отслаивается по всей длине личинки, но личинка в чехлике не может менять своего положения, как это наблюдается у личинок *C. aduncum* [Markowski, 1937]. С отслоением чехлика личинки начинают прикрепляться передним концом к твердому субстрату (второй этап их жизни). Прикрепленные личинки еще довольно активны 2—4 суток, после чего они отделяются от субстрата, опускаются на дно, где вскоре погибают. Лишь единичные личинки погибают, оставаясь прикрепленными. При температуре 22—25° личинки погибают в большинстве своем на 8—10-е сутки, но отдельные особи *C. micropapillatum* и *C. spiculigerum* выживали до 12—15 суток; при 4—10° этот срок удлиняется до 25—30 суток.

Личинки III стадии являются полостными и тканевыми паразитами беспозвоночных, рыб, реже — амфибий и экологически связанных с водой млекопитающих (норка). На приживаемость, рост и развитие личинок в резервуарных хозяевах оказывают влияние такие факторы, как облигатность по отношению к хозяину, возраст личинок (в пределах III стадии), интенсивность инвазии. Ранее нами [Семенова, 1973] было установлено, что при одинаковых условиях опытов у облигатных резервуарных хозяев — рыб личинки III стадии — лучше приживаются и интенсивнее растут, чем у факультативных — личинок насекомых. При стабильных условиях опытов (температура 20—22°), а также средней интенсивности инвазии (10—30 экз.) личинки в рыбах могут в течение 3—4 мес. находиться неинкапсулированными или частично инкапсулированными (капсулы на середине тела). Слабо инкапсулированными остаются личинки в последующие 7—10 месяцев. Инкапсуляция происходит постепенно, и личинки имеют возможность питаться в капсулах. Капсулы не плотно прилегают к личинкам; личинки могут перемещаться в них вперед или назад, не меняя своего положения. Однако личинки чаще продвигаются вперед, вероятно, в поисках пищи и длина капсулы начинает увеличиваться за счет новообразования у переднего конца. На заднем конце личинки участок капсулы остается пустым и постепенно удлиняется. У подопытных рыб (*Alburnus alburnus*), исследованных нами через 2,5 года после заражения, почти вся брюшная и серозные покровы внутренних органов были пронизаны пустыми капсулами (ходы личинок). За указанное выше время личинки *C. micropapillatum* увеличивались в длине в 5—10 раз, достигнув 2,7—6,0 мм. У спонтанно зараженных рыб (лещ, линь, густера, красноперка, тарань, сазан) разных возрастов личинки *C. micropapillatum* и биологически близкого *C. microcephalum* в большинстве случаев были покрыты сплошными капсулами и имели меньшие размеры. У тех же видов спонтанно зараженных рыб личинки *C. ovale* и *C. spiculigerum* были несколько крупнее. Личинки последнего, как известно из сообщения Дубинина [1949], могут достигать у рыб крупных размеров. Следует полагать, что в стабильных условиях опытов (относительно высокая температура) личинки длительное время остаются активными и интенсивнее питаются, чем в природных условиях. При низких температурах активность личинок резко снижается, что способствует более быстрой инкапсуляции их. К тому же личинки первых двух видов, вероятно, более чувствительны к биотическим (защитные реакции хозяина) и абиотическим (температура) факторам. Личинки нематод рода *Contracaecum* способны неоднократно пассажироваться. На примере *C. micropapillatum* нами проводилось двух-трехкратное пассажирование. Во всех опытах наиболее высокие показатели приживаемости и приживаемости отмечены при заражении рыб и лягушек молодыми личинками (первые 1—3 мес. после линьки) III ста-

дии. Личинки более позднего возраста часто переваривались у этих животных. Следует также отметить, что при интенсивном заражении (в среднем 50 личинок на особь) рыб *Scardinius erythrophthalmus*, *Rutilus rutilus*, *Blicca bjoerkna* 1+ — 2+ отмечалась высокая прививаемость их в рыбах, однако вскоре после внедрения большинство личинок инкапсулировалось. Личинок плотно окружали сплошные волокнистые капсулы. Подопытные рыбы погибали в большинстве случаев в течение первых 10 суток после заражения. У оставшихся единичных особей, исследованных через 30—40 суток, в капсулах обнаружены слабо подвижные личинки с крупными и средними вакуолями в гиподерме и кишечнике. Такой вид капсул у личинок в рыбах имеет место только при одновременном массовом внедрении их в хозяина. В природных условиях (Мал. Кызылагачский залив — Азербайджан, Аграханский залив — Дагестан, Приазовские лиманы — Краснодарский край) экстенсивность инвазии взрослых рыб составляла 1—40%, но интенсивность редко достигала 20—30 экз. В тех же широтах у акклиматизированных рыб (*Salmo fario*) интенсивность инвазии была в среднем 100 экз. на одну особь [Микайлов, 1975].

Личинки IV стадии развиваются только в организме дефинитивных хозяев — птиц. Они локализуются в поверхностном слое слизистой желудка и пищевода. Личинки снабжены относительно высокими островершинными главными губами, которые способствуют их продвижению в тканях хозяина. Изучены личинки *C. microcephalum* и *C. micropapillatum*.

Ювенильные нематоды *C. microcephalum*, *C. micropapillatum*, *C. spiculigerum* обитают в просвете желудка и нижнего отдела пищевода. Встречались как свободные, так и прикрепленные особи. При смешанном заражении обычно доминировал один какой-либо вид, являющийся облигатным паразитом той или иной систематической группы хозяев. Так, у пеликанов (*Pelecanus crispus*) в среднем на 100 особей *C. micropapillatum* приходилось 7 *C. spiculigerum*, у большого баклана (*Phalacrocorax carbo*) были обнаружены только нематоды *C. spiculigerum*, у малого баклана (*Phalacrocorax pigmaeus*) на 30—50 особей *C. spiculigerum* — 3—8 экз. *C. microcephalum*, у рыжей цапли (*Ardea purpurea*) на 100 особей *C. microcephalum* — 7—12 особей *C. spiculigerum*. Нематоды *C. ovale* были обнаружены только у поганок (*Podiceps cristatus*, *P. ruficollis*) в тонком кишечнике. При интенсивной зараженности птиц (свыше 100 экз. на особь) первыми тремя видами в желудке птиц мы обнаруживали мелкие и крупные изъязвления, глубокие язвы, в которых находились нематоды. Передние концы этих нематод имели красноватый цвет, что является показателем присутствия в них гемоглобина крови хозяина. Отсюда можно предполагать, что взрослые нематоды могут питаться тканями хозяина. Специальных работ по питанию нематод рода *Contracaecum* не проводи-

лось. Существует предположение, что взрослые нематоды этого рода могут питаться и за счет пищи хозяина [Дубинин, 1949].

Анализируя литературные данные, а также результаты собственных экспериментов и наблюдений, можно отметить, что разные виды рода *Contracaecum* приурочены в имагинальной стадии к определенным систематическим группам птиц. Для *C. microcephalum* облигатными хозяевами являются голенастые (*Ciconiiformes*), для *C. micropapillatum* и *C. spiculigerum* — веслоногие (*Pelecaniiformes*), для *C. ovale* — поганки (*Podicipitiformes*). Схемы их жизненных циклов — однотипны, но в зависимости от характера водного биоценоза в жизненном цикле могут иметь место некоторые модификации за счет включения в биологический цикл необязательных хозяев той или иной категории. В онтогенезе нематод рода *Contracaecum* имеются и типичные свободноживущие (личинка II стадии) и типичные паразитические (личинки III—IV стадий, ювенильные и имагинальные нематоды) формы. На различных стадиях развития эти нематоды имеют определенные адаптации к условиям жизни. Специфичные адаптации личиночных стадий к условиям жизни находятся в зависимости от жизнедеятельности их хозяев. Так, адаптации личинок нематод рода *Contracaecum* к условиям существования могут служить надежным ориентиром в поисках промежуточных хозяев. Инвазионные личинки являются свободноживущими организмами, и все их приспособления к жизни во внешней среде направлены прежде всего на то, чтобы сделать их заметными для промежуточного хозяина. Свободноживущие личинки не отыскивают хозяина, а попадают к нему как кормовой объект. Немаловажную роль для свободноживущих личинок имеет окружающий их кутикулярный чехлик. Чехлик служит личинкам не только защитой от неблагоприятных условий, но является и приспособлением для удерживания их в воде. Сплюснутый чехлик только что вышедших из яиц личинок не мешает им совершать частые и резкие попеременные изгибания тела, а своей величиной он поддерживает личинок в толще воды. Резкие изгибания тела личинок обеспечивают им не столько поступательное движение, сколько «парение» их в толще воды. Личинки делают хорошо заметными для хищных планктонных беспозвоночных и мальков рыб. На втором этапе жизни личинок, когда чехлик расширяется и делается громоздким, он затрудняет резкие колебания тела. Личинки с увеличившимся чехликом начинают прикрепляться передним концом к твердому субстрату, растениям. Длинный задний конец чехлика делает хвостовой конец личинки легче головного, в результате чего хвостовые концы прикрепленных личинок направлены обычно вверх. Прикрепление способствует экономии запасных питательных веществ и увеличению продолжительности жизни инвазионных личинок во внешней среде. Прикрепленные личинки активны и хорошо заметны для планктонных животных. К тому же прикрепление личинок может способствовать и рас-

ширению круга промежуточных хозяев за счет включения животных, обитающих на водных растениях и в придонных слоях воды. Как приспособление паразита на начальных этапах развития можно считать способность яиц приклеиваться в воде к субстрату, что способствует накоплению и сохранению инвазионного начала в типичных для дефинитивного хозяина стациях. Значительный интерес в экологическом отношении представляют личинки III стадии. Личинки III стадии — наиболее экологически лабильная личиночная стадия в онтогенезе нематод рода *Contracaecum*. Их способность паразитировать у беспозвоночных и позвоночных животных, относящихся к различным систематическим группам, а также возможность неоднократно пассажироваться способствуют, вероятно, расцвету резервуарного паразитизма, который широко представлен у нематод этого рода на третьей личиночной стадии. Благодаря экологической лабильности личинок II и III стадий в значительной степени обеспечивается биологический прогресс видов рода *Contracaecum*. Развитие личинок и личинок нематод этого рода и сохранение инвазионного начала может иметь место в водоемах любого типа. В целом для указанных выше видов рода *Contracaecum* можно отметить, что *C. microcephalum*, *C. micropapillatum*, *C. ovale* характеризуются широкой лабильностью на личиночных стадиях, а *C. spiculigerum* и на последних стадиях развития. Ареал и круг хозяев этого вида значительно шире, чем у трех предыдущих.

ЛИТЕРАТУРА

- Дубинин В. Б. Экспериментальное исследование над циклами развития некоторых паразитических червей животных дельты Волги.— Паразитол. сб. ЗИН, 1949, т. 11, с. 126—160.
- Дубинин В. Б. Фауна личинок паразитических червей позвоночных животных дельты Волги.— Паразитол. сб. ЗИН, 1952, т. 14, с. 213—219.
- Микайлов Т. К. Паразиты рыб водоемов Азербайджана. Баку: Илим, 1975.
- Семенова М. К. Жизненный цикл *Contracaecum micropapillatum* (Stossich, 1890) Baylis, 1920 — паразита пеликанов.— Тр. ГЕЛАН, 1971, т. 22, с. 148—152.
- Семенова М. К. Резервуарные хозяева нематоды *Contracaecum micropapillatum* (Stossich, 1890) Baylis, 1920 (*Ascaridata: Anisakidae*).— Тр. ГЕЛАН, 1973, т. 23, с. 136—140.
- Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. М.: Наука, 1971, т. 2.
- Markowski S. Über die Entwicklungsgeschichte und Biologie der Nematode *Contracaecum aduncum* (Rudolphi, 1802).— Bul. Acad. Polon. Sc. et Let. Ser. B (2), 1937, S. 227—247.

Распределение некоторых видов нематод в популяциях их хозяев

Д. Г. Цейтлин

Лаборатория гельминтологии АН СССР, Москва

В настоящее время перед ихтиопаразитологами встает задача разработки методов прогнозирования паразитологической ситуации на озерах при различных типах их хозяйственного использования. В связи с этим все большее значение приобретают работы, посвященные различным аспектам экологии паразитов рыб — распространение и динамика встречаемости паразитов в пространстве, во времени и у различных хозяев. Немаловажное значение приобретает изучение факторов, регулирующих взаимоотношения хозяина с паразитом на уровне отдельных особей, а также на уровне популяций. Все большее развитие в экологии паразитов приобретают количественные методы исследования.

Изучение взаимоотношений популяций паразитов и хозяев с учетом факторов, участвующих в регуляции их численности, позволит выяснить вопросы и методы паразитологического прогнозирования в биоценозах.

Как известно, под структурой популяции имеется в виду состав ее из особей различных категорий (возрастной состав, соотношение полов). В отличие от свободноживущих организмов популяция гельминтов имеет более сложную структуру. Основная масса особей гельминта, как правило, распределена в популяции хозяина. Используя термин «популяция гельминта» (гельминт со сложным циклом развития), нами должны учитываться особи личиночных стадий паразита, которые находятся во внешней среде, особи всех личиночных стадий паразита, находящихся в различных категориях промежуточных хозяев, а также особи паразита, находящиеся в окончательных хозяевах [Бауер, Лопухина, 1973].

При изучении структуры популяций необходимо также уделять внимание соотношению полов. Как отмечает Р. Риклефс [1979], отношение числа самцов к числу самок в популяциях большинства животных равно примерно 1 : 1. В соотношении полов у некоторых паразитических видов, и у общественных насекомых наблюдается сильный сдвиг в сторону самок. Роль самцов в размножении сводится у этих видов к оплодотворению яиц, в то время как у многих позвоночных самцы участвуют в заботе о потомстве.

Для выявления процессов регуляции численности популяции значительная роль принадлежит пространственной структуре популяций. Р. Риклефс [1979] отмечает, что популяции состоят из многих особей, разбросанных по географическому ареалу

неравномерно, различают три типа распределения в популяциях: скученное (недорассеянное), случайное и равномерное. Скученное распределение возникает в результате того, что все особи стремятся к какому-то одному месту, которое либо по своим свойствам представляет собой подходящую среду, либо является сборным пунктом для выполнения таких функций, как спаривание. Равномерное распределение, напротив, порождается антагонистическими взаимодействиями между особями. Если животные не стремятся образовывать разного рода скопления, то особи распределяются случайно, независимо от местонахождения остальных членов популяции. Для паразитических организмов наиболее обычно два типа распределения, более или менее равномерное и перерассеянное [Бреев, 1972, 1977; Kennedy, 1968, 1970; Kennedy, Hine, 1969; Croffton, 1971; Pennicuik, 1971; Skorpington, 1980; Uznanski, Nickol, 1980; Lankester, Smith, 1980]. При перерассеянном распределении основная масса паразитов находится в небольшом количестве их хозяев, иногда в единичных экземплярах, но при высокой интенсивности заражения.

Как отмечают К. П. Федоров и Б. Ф. Ласкин [1980], развитие общего экологического направления в паразитологии и гельминтологии невозможно без соответствующего развития математических методов анализа взаимодействия хозяев и их паразитов на популяционном уровне с применением современных быстродействующих и запоминающих устройств (ЭВМ).

Применение математических методов связано с разного рода оценками хозяин-паразитарных отношений на популяционном уровне, т. е. с оценками встречаемости и численности паразитов в популяциях хозяев.

Как отмечает К. А. Бреев [1972, 1975, 1977], при первичной обработке данных о численности для получения сопоставимых результатов обязательно определение следующих параметров: N — объем выборки; M — средняя численность паразита на одну особь хозяина; s^2 — дисперсия

$$s^2 = \frac{\sum fx^2 - \frac{(\sum fx)^2}{N}}{N - 1}.$$

Численность паразита, определяемая средним числом его особей на одну особь хозяина, с математической точки зрения является случайной величиной.

Определив отношение s^2/M , можно получить предварительное представление о типе распределения.

Так, если $s^2/M=1$, распределение будет носить строго случайный характер, при $s^2/M<1$ распределение называют недорассеянным, при $s^2/M>1$ — перерассеянным.

Тип распределения отражает закономерность вероятности появления отдельных значений, другими словами, того или иного числа паразитов в отдельных особях хозяев. Определение

типа распределения сводится к выяснению степени адекватности эмпирических данных теоретическим закономерностям, отраженных в типе распределения.

Все типы распределений в своей основе отражают сочетание вероятностей осуществления (p) и неосуществления (q) события. Если эти вероятности равны ($p=q$), т. е. имеют место равные шансы свершения и несвершения события, то получаем нормальное распределение $(p+q)^k$, где k — кратность повторения ситуации. Если « p » значительно больше « q », а « k » очень велика, то имеет место распределение, относящееся к ряду Пуассона, которое отражает частотное распределение редких событий (при большом числе). Если исследуемое явление складывается из событий, которые можно выразить формулой $(p-q)^{-k}$, то имеет место негативно-биномиальное распределение. Для распределения Пуассона характерно равенство математического ожидания и дисперсии. Тогда как при негативно-биномиальном распределении дисперсия всегда больше средней. Поэтому это распределение называют перерасеянным. Негативно-биномиальное распределение описывается тремя параметрами: математическим ожиданием, дисперсией и параметром распределения (k)

Большинство исследователей считают, что паразитологическим эмпирическим данным лучше соответствует негативно-биномиальное распределение [Бреев, 1972, 1977; Croffton, 1971; Pennicuik, 1971; Skorpung, 1980].

Пенникуик [Pennicuik, 1971] исследовала распределение паразитов в популяции хозяина на примере трех видов паразитических червей у трехиглой колюшки — скребне *Echinorhynchus clavula*, метацеркариях *Diplostomum gasterostei* и цестоде — *Schistocephalus solidus*.

Автором установлено, что наилучшее соответствие эмпирические распределения паразитов имеют с негативно-биномиальным теоретическим распределением. При этом изучение разных выборок хозяев, зараженных одним из трех паразитов при разной экстенсивности инвазии, показало следующее.

1. Все параметры, характеризующие зараженность, взаимно скоррелированно изменчивы.

2. Вероятность заражения (p) изменяется синхронно с показателем сверхдисперсии $q = \sigma/M$

3. Варианса коррелирует со сверхдисперсией.

4. Процент инвазированных хозяев возрастает по мере увеличения вероятности заражения (p) и экспоненты распределения (k). Таким образом, эмпирические материалы указывают на то, что в зависимости от экстенсивности инвазии соответствие эмпирических данных негативно-биному меняется. При нарушении указанного соответствия распределение приближается к ряду Пуассона.

Нами изучалось распределение численности некоторых нематод в популяциях их хозяев в условиях озерных биоценозов.

В связи с этим были рассмотрены распределения отдельных видов нематод в 26 выборках рыб из различных водоемов Литовской ССР. При этом мы ставили целью выяснить различия в распределении численности нематод у рыб в различные сезоны года в зависимости от размера хозяина, а также его местообитания.

Математическая обработка материалов проведена на ЭВМ Минск-22 в Институте биологии внутренних вод АН СССР (пос. Борок, Ярославской область). Обработка материалов проводилась по методике, предложенной К. А. Бреевым [1972].

Анализ полученных данных свидетельствует, что эмпирические распределения нематод в популяциях своих хозяев хорошо соответствуют негативному биному. Критерий Пирсона, отражающий достоверность соответствия эмпирических данных теоретическим, достаточно высок в большинстве случаев; таким образом вероятность случайности имеющих отклонений эмпирического ряда и теоретического в большинстве случаев высока и превышает 60—70%. Величина « k » не превышала 3—4 во всех случаях. « k » — коэффициент агрегированности, определяющий меру интенсивности скопления паразита на одной особи хозяина.

При анализе распределения отдельных видов нематод в популяциях хозяев обращает внимание изменение величины « k ».

Проанализируем вышеуказанные моменты, касающиеся различий в распределении некоторых видов нематод в различных озерах и в различные сезоны года.

Тип распределения у *Camallanus lacustris* не остается постоянным, как видно на примере заражения одноразмерного (10—20 см) окуня *C. lacustris* из оз. Лаумякис и Голубое, различающихся по своему трофическому уровню (табл. 1). У окуня в небольшом дистрофном олигоацидном озере (оз. Голубое) распределение *C. lacustris* соответствует негативному биному, а в условиях оз. Лаумякис (мезотрофное, нейтрально-щелочное) — распределению Пуассона.

При определении характера распределения *C. lacustris* в популяции окуня в небольшом олиготрофном озере близ Осло, Скорпинг [Skorping, 1980] отмечает, что во все периоды обследования распределение численности этого вида имеет перерассеянный характер и описывается отрицательным биномом.

Отмеченные различия в типах распределения *C. lacustris* одноразмерного окуня из двух указанных озер свидетельствует о разных типах распределения и в конечном счете численности популяции этого вида в исследуемых водоемах.

При сравнении спектров питания окуня в этих двух озерах различной трофности необходимо отметить, что в оз. Голубое окунь-стенофаг питается, по нашим наблюдениям, планктонными рачками, в том числе диаптомусами, — промежуточными хозяевами *C. lacustris*, а также в меньшей степени бентосом — личинками различных насекомых. В оз. Лаумякис, где ихтиофауна представлена, по нашим данным, 8 видами окуня-эври-

Т а б л и ц а 1

Параметры распределения *Camallanus lacustris* у окуня (L=10—20 см) в озерах Национального парка 1978 г.

Место и дата	N	%	M	mM	s ²	s ² /M	k	x ² ; %
о. Голубое, VI	47	78,7	4,08	0,64	19,69	4,8	1,029	80
» , IX	44	79,6	3,25	0,45	9,21	2,8	1,456	70
» , V	37	94,6	3,64	0,68	17,40	4,7	1,539	30
оз. Лаумякис, VI	19	42,1	0,68	0,20	0,78	1,1	3,977	42

Т а б л и ц а 2

Параметры распределения личинок *Raphidascaris acus* у красноперки, леща и плотвы в оз. Дрингис VI—VIII. 1978 г.

Рыба	N	%	M	mM	s ²	s ² /M	k	x ² (%)
Лещ, L=20—30 см	29	79,3	4,93	0,85	21,06	4,2	1,182	99,5
Плотва, L=10—15 см	68	55,8	2,08	0,37	9,24	4,4	0,528	80
Красноперка, L=5—10 см	28	39,3	1,75	0,60	9,97	5,7	0,254	70

Т а б л и ц а 3

Параметры распределения *Raphidascaris acus* у щуки (L=30—50 см) в оз. Дрингис 1978 г.

Дата	N	%	M	mM	s ²	s ² /M	k	x ² , %
II—III	10	100	6,30	1,68	28,23	4,5	2,594	60
VI	18	55,5	4,05	2,16	83,93	20,7	0,300	10
VII—VIII	26	46,2	1,53	0,42	4,57	2,9	0,476	30

фага, следовательно, возможность заражения его *C. lacustris* через планктонных ракообразных значительно ниже. Таким образом, в оз. Лаумякис регуляция численности *C. lacustris* у окуня во многом зависит от ряда внешних факторов — большое количество видов рыб, которые способны элиминировать инвазированных личинками камаллянусов рачков; значительное разнообразие видового состава зоопланктона, т. е. видов, способных заглатывать личинок *C. lacustris*.

Как отмечает К. А. Бреев [1972], распределение паразитов в популяции хозяина подчиняется закону Пуассона, когда вероятность заражения тем или иным числом паразитов невелика и практически одинакова для всех членов популяции хозяина и когда заражение хозяина одной или несколькими особями паразита не влияет на выживание паразита.

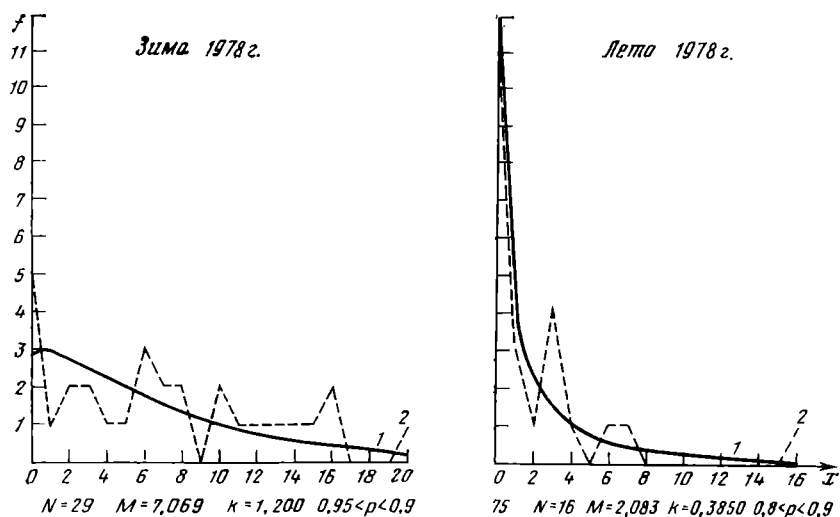


Рис. 1. Распределение *Raphidascaris acus* у щуки в оз. Дрингис ($L=30-50$ см)
1 — теоретический ряд негативного биномиального распределения; 2 — эмпирическое распределение

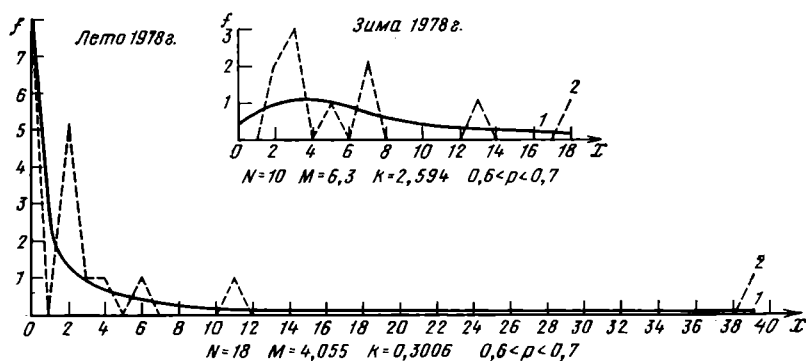


Рис. 2. Распределение личинок *Raphidascaris acus* у плотвы в оз. Дрингис ($L=5-15$ см)

1 — теоретический ряд негативного биномиального распределения; 2 — эмпирическое распределение

При сравнении параметров распределения *Raphidascaris acus* у щуки размерами 30—50 см в разные сезоны года показатель агрегированности « k » в значительной мере выше в зимний период по сравнению с летним. И в том, и в другом случае распределение *R. acus* у щуки соответствует негативному биному, причем критерий Пирсона достаточно высок (0,6). Это говорит

Таблица 4

Параметры распределения нематод у плотвы в озерах Национального парка Литовской ССР V.1979 г.

Вид	N	%	M	m _M	s ²	s ² /M	k	x ² (%)
<i>R. acus</i> , оз. Лаумякис, L=13—15 см	17	70,6	3,35	0,96	15,61	4,6	0,717	60
<i>R. acus</i> , оз. Дрингис, L=20—30 см	18	55,5	3,77	1,25	28,18	7,4	0,341	40
<i>Ph. ovata</i> оз. Лаумякис L=13—15 см	21	66,6	1,95	0,43	3,94	2,0	1,489	50
<i>Ph. ovata</i> , оз. Дрингис L=13—15 см	21	42,9	0,62	0,19	0,74	1,2	3,492	50

о том, что зараженность щуки этим видом увеличивается в зимний период (табл. 2).

При сравнении показателей распределения личиночных форм этого вида нематод у второго промежуточного хозяина — плотвы — отмечено, что показатель «*k*» зимой превышает таковой в летний период года более чем в три раза. Причем этот же показатель к осени увеличивается. При сравнении распределения *R. acus* у щуки и плотвы нетрудно заметить, что кривые распределения у этих двух видов хозяев в определенные сезоны года имеют сходную картину (рис. 1, 2).

Как известно, промежуточным хозяином *R. acus* является широкий круг беспозвоночных животных (как бентосных, так и планктонных). Заражение плотвы, как нами отмечено, значительно увеличивается к осени и зиме, что, по всей видимости, может быть связано с переходом плотвы в это время на питание бентосом и планктоном, в то время как в летний период (наши наблюдения) плотве свойственна фитофагия.

При сравнении параметров распределения *R. acus* (табл. 3) по вторым промежуточным хозяевам в оз. Дрингис наблюдается высокий коэффициент агрегированности «*k*» у леща (L=20—30 см), в то время как у плотвы и красноперки он значительно ниже (в 2—4 раза соответственно). Это может быть связано с тем, что крупный лещ может быть своеобразным тупиком в цикле развития *R. acus*, так как он уже не может быть добычей щуки. Таким образом, являясь активным бентофагом, лещ накапливает в себе значительное количество личинок *R. acus*.

Сопоставление типов распределений и показателей средней численности *Philometra ovata* в озерах Лаумякис и Дрингис у однопоразмерной плотвы свидетельствует о различиях распределения *Ph. ovata* в исследуемых озерах (табл. 4).

Различия в численности *Ph. ovata*, по нашему мнению, связаны с численностью планктонных ракообразных — возможных промежуточных хозяев этого вида нематоды в этих водоемах. По данным ряда авторов [Molnar, 1966; Moravec, 1980], проме-

жуточными хозяевами *Ph. ovata* являются *Cyclops strenuus*, *Mesocyclops albidus*, *Acanthocyclops viridis* — виды, способные заглатывать личинок, оказавшихся в воде. По данным гидробиологических исследований, в оз. Лаумякис численность хищных ракообразных в летний период (июнь-июль) значительно выше, чем в оз. Дрингис, где хищные формы подавлены фильтраторами. Как известно [Molnar, 1966], личинки *Ph. ovata* поступают в водоем в начале лета. Таким образом, возможность поедания личинок в промежуточного хозяина значительно выше в оз. Лаумякис, чем в оз. Дрингис, в связи с этим численность *Ph. ovata* в оз. Лаумякис поддерживается на более высоком уровне.

Таким образом, проведение статистического анализа распределения наиболее массовых видов нематод (*R. acus*, *C. lacustris*, *Ph. ovata*) в дефинитивных хозяевах, а также личиночных форм *R. acus* во вторых промежуточных хозяевах (некоторые виды карповых) в озерных биоценозах показало, что распределение имеет перерассеянный характер и описывается отрицательным биномом с высокой достоверностью («*p*» от 0,3 до 0,99). Мера агрегированности численности указанных видов изменяется по сезонам года и в зависимости от уровня трофности водоема (0,3—3,0). У личинок *R. acus* мера агрегированности их численности в популяциях разных видов вторых промежуточных хозяев (плотва, лещ, красноперка) различна, что обусловлено особенностями характера питания этих рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Бауер О. Н., Лопухина А. М. Популяция и динамика ее численности у гельминтов: Тез. докл. XI совещ. по паразитол. проблемам. Л., 1973, с. 55—59.
- Бреев К. А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов.— В кн.: Методы паразитологических исследований. Л., 1972. 70 с.
- Бреев К. А. Применение математических методов в паразитологии.— Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 105, с. 118—135.
- Бреев К. А. Об уровнях численности подкожных оводов сельскохозяйственных животных.— Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1977, т. 27, с. 192—229.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
- Федоров К. П., Ласкин Б. Ф. Автоматизированная обработка гельминтологических материалов.— Новосибирск: Наука, 1980. 96 с.
- Croffton H. D. A quantitative approach to parasitism.— Parasitology, 1971, vol. 62 (2), p. 179—193.
- Kennedy C. R. Population biology of the cestode *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas, 1781) in dace, *Leuciscus leuciscus* L., of the river Avon.— J. Parasitol., 1968, N 54, p. 538—543.
- Kennedy D. R. The populations biology of helminths of British freshwater fish.— In: Symp. Brit. Soc. Parasitol., 1970, vol. 8, p. 145—159.
- Kennedy C. R., Hine P. M. Population biology of the cestode *Proteocephalus torulosus* (Batsch) in dace *Leuciscus leuciscus* (L.) of the river Avon.— J. Fish. Biol., 1969, N 1, p. 209—219.
- Lankester M. W., Smith J. D. Host specificity and distribution of the swin-bladder nematodes, *Cystidicola farionis* Fischer, 1798 and *C. cristivomeri* White, 1941 (Habronematoidea), in salmonid fishes of Ontario.— Canad. J. Zool., 1980, N 58, p. 1298—1305.
- Molnar K. Life-History of *Philometra ovata* (Zeder, 1803) and *Ph. rischta* Skrjabin. 1917.— Acta vet. Acad. sci. hung., 1966, vol. 16 (2), p. 227—242.

- Moravec F. Development of the nematode *Philometra ovata* (Zeder, 1803) in the copepod intermediate host.—Folia parasitol. 2, 1980, vol. 27, N 1, p. 29—37.
- Pennicuk L. Frequency distributions of parasites in a population of three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L., with particular reference to the negative binomial distribution.—Parasitology, 1971, vol. 63 (3), p. 389—406.
- Skorping A. Population biology of the nematode *Camallanus lacustris* in perch, *Perca fluviatilis* L., from an oligotrophic lake in Norway.—J. Fish. Biol., 1980, N 16, p. 483—492.
- Uznanski R. L., Nickol B. B. Parasite population regulation: lethal and sublethal effects of *Leptorhynchoides thecalus* (Acanthocephala: Rhadinorhynchidae) on *Hyaella aszteca* (Amphipoda).—J. Parasitol., 1980, vol. 66 (1), p. 121—126.

УДК 576.895.122

Диплостомозы пеляди в Игналинском рыбзаводе и озерах Литовской ССР

А. А. Шигин

Лаборатория гельминтологии АН СССР, Москва

Пелядь (*Coregonus peled*) — один из ценных и перспективных объектов озерно-товарного рыбоводства. Обладая хорошими вкусовыми качествами, быстрым ростом и широкой эвритермностью, она прочно вошла в практику рыбоводства на внутренних водоемах во многих регионах нашей страны. Вместе с тем эта рыба оказалась весьма восприимчивой к некоторым возбудителям диплостомозов рыб, в том числе к наиболее распространённым в Палеарктике *Diplostomum paracaudum* и *D. spathaceum*. Вызываемые ими заболевания нередко причиняют пеляжьим хозяйствам существенный ущерб, особенно ощутимый при выращивании сеголеток в рыбопроизводных заводах и рыбопитомниках [Змерзлая, 1968; Семенова, Железова, 1971; Богданова, 1977, и др.] Несмотря на это, многие вопросы эпизоотологии диплостомозов пеляди, причиняемого ими ущерба и профилактики этих заболеваний у пеляди остаются слабо разработанными и нуждаются в дальнейших углубленных исследованиях.

В задачу данного исследования входило изучение эпизоотологической ситуации по диплостомозам пеляди в прудах Игналинского рыбзавода Литовской ССР, в которых выращивается рыбопосадочный материал для зарыбления озер. Эти озера предварительно обрабатываются икhtiоцидами для уничтожения местной фауны рыб, а затем зарыбляются, как правило, пелядью и карпом. Необходимо было выяснить видовой состав возбудителей диплостомозов пеляди, эпизоотологическую ситуацию по этим заболеваниям в прудах рыбзавода и в пеляжьих озерах, а также выяснить некоторые аспекты влияния возбудителей диплостомозов на выживаемость, темп роста и упитанность рыб на всех этапах их развития до товарных размеров. Эти данные необходи-

мы для объективной оценки ущерба, причиняемого диплостомозами пеляди рыбному хозяйству, а также разработки экономически оправданных мер профилактики этих заболеваний.

Краткая характеристика района исследований

Материал и методика

Исследования проводились в Игналинском районе Литовской ССР, в интенсивном очаге диплостомозов, центром которого являются пруды Игналинского рыбозавода.

Как и большинство других очагов, возникающих на базе прудовых хозяйств и рыбопитомников, данный очаг диплостомозов представляет собой локальное усиление чрезвычайно широкого очага диплостомозов рыб, охватывающего почти всю территорию Советского Союза и ряда сопредельных стран. По своему происхождению это типично антропогенный очаг, возникновение и становление которого тесно связано с хозяйственной деятельностью человека, в частности с интенсификацией рыбохозяйственного освоения внутренних пресноводных водоемов. Уникальность этого очага заключается лишь в том, что в его центре, в непосредственной близости от прудов Игналинского рыбзавода длительное время существовала довольно крупная (до 100 гнездящихся пар) колония обыкновенных чаек *Larus ridibundus*, являющихся, как известно, основными дефинитивными хозяевами для ряда видов рода *Diplostomum*, включая и основных возбудителей диплостомозов пеляди. Наличие этой колонии, несомненно, способствовало быстрому формированию очага и стабильному поддержанию его на предельно высоком уровне интенсивности.

Производственный процесс получения рыбопосадочного материала в Игналинском рыбзаводе начинается с получения икры и заканчивается выращиванием осенних сеголеток пеляди. Для зарыбления озер используются как личинки (весной), так и сеголетки пеляди (осенью). Выращивание товарной пеляди производится в небольших, площадью не более 100 га, хорошо изолированных озерах Игналинского и прилегающих к нему других районов республики.

Исследования в Игналинском очаге диплостомозов проводились нами с 1977 по 1980 гг. Ими охвачены как пруды Игналинского рыбзавода (пруд № 8 площадью 0,5 га и пруд № 9 площадью 4,0 га), где основные работы по сбору материала были выполнены в 1977 г., так и два «пеляжьих» озера, расположенных на территории Литовского национального парка в Игналинском районе: оз. Балтис площадью 51 га и оз. Яскутис площадью 40 га.

Из прудов Игналинского рыбзавода обследовано 166 мальков и сеголеток пеляди (табл. 1). Число обследованных рыб невелико, однако использованный нами метод анализа возрастной структуры метацеркарий рода *Diplostomum* [Шигин, 1969, 1980] позволил с достаточной полнотой проследить ход изменений за-

Таблица 1

Зараженность мальков и сеголеток пеляди метацеркариями рода *Diplostomum* в прудах Игналинского рыбзавода в 1977 г.

Дата обследования рыб	Номер пруда	Число обследованных рыб	Экстенсивность инвазии	Интенсивность инвазии	
				лимиты	средняя
11/VI	4	8	100	16—26	20,3
28/VI	8	15	100	21—52	33,5
28/VI	9	10	100	17—31	24,3
14/VII	8	10	100	32—78	52,7
14/VII	9	10	100	22—45	37,6
1/VIII	8	45	100	36—98	54,8
31/VIII	8	68	100	62—156	123,8
Всего		166	100	16—156	72,1

раженности пеляди на протяжении всего периода их выращивания в рыбзаводе. Из озер Балтис и Яскутис обследовано 82 экз. рыб в возрасте от 2+ до 6+. При этом большее внимание было уделено первому из этих озер, поскольку оно в отличие от оз. Яскутис зарыблялось не только личинками, но и сеголетками пеляди. Для характеристики уровня зараженности рыб метацеркариями рода *Diplostomum* мы, помимо широко используемых показателей экстенсивности и интенсивности инвазии, а также общего индекса обилия, широко используем удельный индекс обилия, представляющий собой число паразитов, приходящихся на 1 г массы хозяина [Шигин, 1980]. Этот показатель оказался особенно пригодным для характеристики степени патогенного воздействия паразита на хозяина.

Результаты исследования

Видовой состав возбудителей диплостомозов пеляди. В биоценозах прудов Игналинского рыбзавода и озер Игналинского района Литовской ССР нами зарегистрировано шесть видов трематод рода *Diplostomum*: *D. commutatum*, *D. mergi*, *D. paracaudum*, *D. parviventosum*, *D. spathaceum* и *D. volvens*. Вероятно, все они могут выступать в качестве возбудителей диплостомозов пеляди, чаще всего острой формы вызываемых ими заболеваний. Однако ведущее значение из них имеют только два вида — *D. paracaudum* и *D. spathaceum*. Метацеркарии этих видов встречаются у пеляди приблизительно в равном количественном соотношении, поэтому вызываемое ими заболевание пеляди можно квалифицировать как комбинированный диплостомоз «А» (возбудитель *D. spathaceum* и «J» (возбудитель *D. paracaudum*) [Шигин, 1975]. Из остальных видов этого рода у пеляди были встречены лишь единичные экземпляры инвазионных метацеркарий *D. commutatum* и *D. parviventosum*.

Таблица 2

Возрастная динамика зараженности пеляди метацеркариями рода *Diplostomum* в 1977 г.

Дата	Средняя длина рыбы, мм	Средняя масса рыбы, г	Индекс обилия						
			возрастные группы метацер- карий					общий	удель- ный
			I	II	III	IV	V		
11/VI	52,1	1,80	14,3	4,4	1,6	0	0	20,3	11,2
28/VI	37,2	0,68	8,4	5,1	16,6	3,3	0,1	33,5	49,2
14/VII	53,8	1,83	8,2	4,1	13,0	20,9	6,5	52,7	28,8
1/VIII	53,6	2,64	13,5	4,3	13,2	5,8	17,9	54,8	20,7
31/VIII	73,1	6,19	44,0	7,1	21,7	8,1	42,6	123,8	20,0
Прогноз на 1.XI		20,0	100	70	7	22	51	250	12,5

В связи с тем, что в хрусталиках мальков и сеголеток пеляди большая часть метацеркарий была представлена неинвазионными формами, а у части сильно зараженных рыб из оз. Балтис значительная часть из них оказалась пораженной микроспоридиями *Nosema diplostomi*, точная видовая принадлежность метацеркарий двух указанных видов оказалась невозможной. Поэтому мы вынуждены при характеристике зараженности обследованных рыб пользоваться суммарными показателями их зараженности метацеркариями обоих видов рода *Diplostomum*.

Эпизоотологическая ситуация по диплостомозам пеляди в прудах Игналинского рыбзавода. Полученные нами материалы позволяют проследить возрастную динамику зараженности пеляди на всех этапах ее развития в прудах Игналинского рыбзавода от личинок до осенних сеголеток. Наиболее обстоятельно этот процесс прослежен на примере рыб из пруда № 8 (табл. 2).

Из инкубационного цеха в пруды мальки пеляди были пересажены 5 мая. Есть все основания полагать, что к этому моменту их зараженность метацеркариями рода *Diplostomum* была нулевой или крайне незначительной. Весеннее заражение рыб возбудителями диплостомозов начинается при прогревании воды в водоемах до 10° и выше. В умеренной зоне страны, в том числе и в Литовской ССР, это обычно происходит не раньше первой декады мая. Следовательно, в данном случае пересадка мальков пеляди в пруды была произведена до наступления весеннего заражения рыб. Об этом же свидетельствует и тот факт, что в хрусталиках рыб из пробы от 11 июня имелись лишь метацеркарии первых трех возрастных групп, а в условиях предшествующего температурного режима в прудах на развитие метацеркарий до третьей возрастной группы требуется не менее месяца. Из этого можно заключить, что первые церкарии внед-

рились в этих рыб не ранее 10 мая, т. е. уже после пересадки рыб в пруды.

К 11 июня зараженность мальков пеляди достигала 100%, а средняя интенсивность инвазии — 20,3 паразита на рыбу. Большая часть из них (14,3) к этому времени была представлена I возрастной группой, что свидетельствует о том, что рыбы ими заражались на протяжении последних суток, т. е. в первой декаде июня. Остальные метацеркарии развились из церкарий, внедрившихся в рыб в мае, преимущественно во второй половине его. В первой половине мая рыбы заразились только теми паразитами, которые к моменту обследования первой партии рыб достигли в своем развитии уровня III возрастной группы метацеркарий, т. е. в среднем по 1,6 паразита на рыбу. Таким образом, на основании обследования пробы рыб от 11 июня среднесуточный прирост зараженности мальков пеляди составил: в первой половине мая — 0,1, во второй половине мая 0,3 и в первой декаде июня — 1,3 паразита на рыбу.

За период с 11 по 28 июня средняя интенсивность инвазии рыб метацеркариями рода *Diplostomum* поднялась до 33,5, а среднесуточный прирост зараженности оказался равным 0,7 паразита на рыбу. К концу июня в хрусталиках мальков пеляди появились первые инвазионные метацеркарии.

За последующие немногим более двух недель зараженность пеляди продолжала быстро расти и к 14 июля средняя интенсивность их инвазии достигала 52,7. Среднесуточный прирост зараженности за этот отрезок времени опять поднялся и достиг 1,22 паразита на рыбу. В связи с высокой температурой воды скорость развития метацеркарий в рыбах возросла и, как следствие этого, в хрусталиках рыб резко увеличилось число ранее почти отсутствующих метацеркарий двух последних возрастных групп, т. е. преинвазионных и инвазионных метацеркарий.

За вторую половину июля общая зараженность рыб возросла незначительно (с 52,7 до 54,8), а среднесуточный прирост зараженности упал до 0,1. Однако процесс заражения рыб в этот период не прекратился. Наличие у рыб, обследованных 1 августа, значительного числа метацеркарий двух первых возрастных групп (17,8) свидетельствует о том, что этот процесс продолжается, но в него включились другие, менее зараженные особи рыб. Складывается впечатление, что в этот период в пруду произошло некоторое пространственное перераспределение рыб, в результате чего более интенсивно инвазированные рыбы покинули микростации с повышенным риском заражения, а на их место подошли менее зараженные рыбы.

Август является периодом наибольшего роста зараженности пеляди в прудах. За один этот месяц общая зараженность рыб возросла почти в 2,5 раза и достигла в среднем 123,8 паразитов на рыбу. Высокий прирост зараженности в августе, особенно во второй половине его, подтверждается и наличием в хрусталиках рыб большого количества метацеркарий первых трех возра-

стных групп (по 72,8 паразита на рыбу), заражение рыб которыми произошло на протяжении двух последних декад августа. Высокие температуры августа способствуют быстрому развитию метацеркарий, вследствие чего к концу этого месяца число инвазионных метацеркарий в хрусталиках рыб сильно возросло, в среднем до 42,6 паразитов на рыбу.

В целом возрастная динамика зараженности пеляди в прудах Игналинского рыбзавода оказалась чрезвычайно сходной с возрастной динамикой зараженности возбудителями диплостомозов у радужной форели в рыбхозе «Сходня» Московской области (рис. 1). В обоих случаях заражение рыб начинается в первой половине мая; низкий на первых порах прирост зараженности рыб сменяется в июне резким ростом этого показателя, а к концу июля четко выраженным падением его; во второй половине августа наблюдается еще более резкий подъем и зараженности, и среднесуточного прироста ее, на смену которого в конце сентября — начале октября приходит новый спад, а затем и полное прекращение заражения рыб. Таким образом, в Игналинском рыбзаводе, как и в рыбхозе «Сходня», выявляются две четко выраженные волны заражения рыб: весенне-летняя с пиком в середине июня и летне-осенняя с пиком в конце августа — первой половине сентября.

Такое совпадение общего хода возрастной динамики зараженности пеляди и радужной форели не случайно. В его основе лежат специфические особенности биологии возбудителей диплостомозов и их промежуточных хозяев, которые, в свою очередь, определяются температурным режимом водоемов, по которым водоемы Прибалтики мало чем отличаются от аналогичных водоемов Подмоскovie. Это сходство общего характера возрастной динамики зараженности радужной форели и пеляди в указанных хозяйствах позволяет прогнозировать уровень зараженности пеляди в прудах Игналинского рыбзавода и на более поздний, не охваченный нашими исследованиями период, вплоть до момента пересадки рыбы из прудов рыбзавода в озера (октябрь-ноябрь). Из этого периода наибольший интерес представляет сентябрь, особенно его первые две декады. В это время, судя по характеру возрастной динамики зараженности форели в рыбхозе «Сходня», наблюдается самый высокий среднесуточный прирост зараженности рыб, в результате чего за сентябрь общая зараженность форели метацеркариями рода *Diplostomum* увеличилась вдвое [Шигин, 1980]. Если перенести этот темп роста зараженности на пелядь Игналинского рыбзавода, то к концу сентября, а практически к моменту пересадки рыбы в озера, средняя интенсивность инвазии сеголеток пеляди в пруду № 8 возрастет приблизительно до 250 паразитов на рыбу. Это несомненно приведет к массовому разрушению хрусталиков и к полной или почти полной слепоте рыб. Заметим, кстати, что процесс разрушения хрусталиков у пеляди начался еще в конце августа при вдвое меньшей средней интенсивности инвазии рыб.

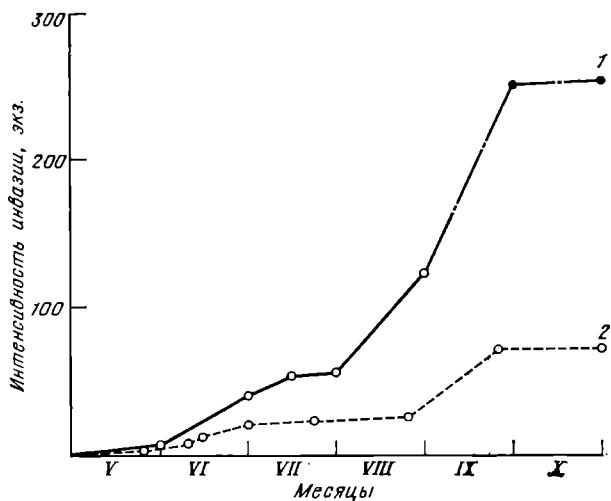


Рис. 1. Возрастная динамика зараженности метациркариями рода *Diplostomum* пеляди в Игналинском рыбзаводе (1) и радужной форели в рыбхозе «Сходня» (2)

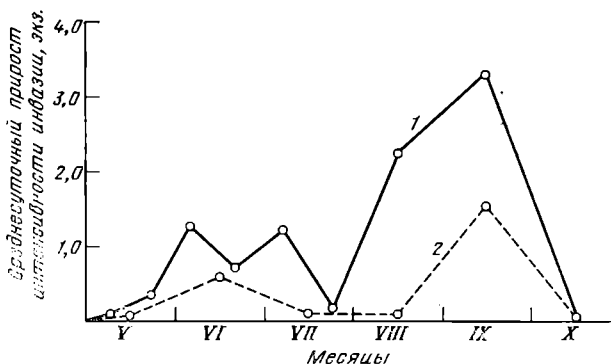


Рис. 2. Сезонные изменения среднесуточного прироста зараженности метациркариями рода *Diplostomum* пеляди в Игналинском рыбзаводе (1) и радужной форели в рыбхозе «Сходня» (2)

Все сказанное позволяет сделать вывод, что зарыбление озер осенними сеголетками пеляди совпадает во времени с периодом максимального проявления у них хронической формы диплостомоза. Это вызвано не только высокими показателями интенсивности инвазии сеголеток, но и преобладанием у них развивающихся, неинвазионных метациркаррий, интенсивно питающихся тканями хрусталиков и вызывающих их разрушение. Процесс разрушения хрусталиков, начавшийся у сеголеток пеляди в прудах рыбзавода, вероятнее всего, заканчивается весной следующего года уже в озерах после весеннего потепления воды и возобновления дальнейшего развития метациркаррий. Таким образом, пагубные для рыб последствия хронической формы

Таблица 3

Сравнительная характеристика зараженности пеляди метацеркариями рода *Diplostomum* в прудах № 8 и 9

Дата	Характеристики	Пруд № 8	Пруд № 9
28/VI.1977 г.	Средняя масса рыб, г	0,68	1,53
	Индекс обилия:		
	общий	33,5	24,3
14/VII.1977 г.	удельный	49,2	15,9
	Средняя масса рыб, г	1,83	9,04
	Индекс обилия:		
	общий	52,7	37,6
	удельный	28,8	4,2
	Среднесуточный (май)	0,20	0,21
	прирост (июнь)	1,13	0,89
	интенсивности инвазии (июль)	0,87	0,30

диплостомозов проявляются в основном после пересадки рыбы в озера и поэтому остаются незамеченными.

Эпизоотологическая ситуация по диплостомозам пеляди в девятом пруду существенно отличается от таковой в только что рассмотренном пруду № 8. В целом она более благополучная, о чем можно судить и на основании более низких показателей зараженности рыб из девятого пруда, и на основании более низкого среднесуточного прироста ее (табл. 3).

Мы не располагаем фактическими данными об уровне зараженности сеголеток пеляди из девятого пруда к моменту их пересадки в озера. Тем не менее на основании приведенного в табл. 3 уровня их зараженности по состоянию на 14 июля, а также принимая во внимание общий ход возрастных изменений зараженности пеляди в пруду № 8, мы полагаем, что к окончанию летне-осенней волны заражения средняя интенсивность инвазии пеляди в девятом пруду окажется в полтора-два раза ниже, чем у сеголеток из восьмого пруда и составит около 100—150 паразитов на рыбу. Такой уровень зараженности сеголеток из девятого пруда также достаточно велик, чтобы вызвать разрушение хрусталиков у большей части рыб либо непосредственно перед пересадкой, либо после их пересадки в озера. Таким образом, и в данном случае пересадка осенних сеголеток пеляди совпадает во времени с максимальным проявлением у них хронической формы диплостомозов, пагубные последствия которой скажутся позже, на первом году их жизни в озере.

В качестве основных причин, обуславливающих более благополучную эпизоотологическую ситуацию по диплостомозам пеляди в девятом пруду по сравнению с восьмым, можно назвать две: низкую численность прудовиков в девятом пруду и более крупные размеры этого пруда.

Учет численности моллюсков в указанных прудах показал, что в пересчете на 1 га площади прудов биомасса прудовиков в девятом пруду оказалась более чем в 350 раз ниже, чем в восьмом пруду (соответственно 1,8 и 660 г). Сильно обедненным оказался и видовой состав прудовиков в девятом пруду; в нем обнаружен только один вид прудовиков (*Lymnaea corvus*), тогда как в восьмом пруду их оказалось четыре (*L. stagnalis*, *L. auricularia*, *L. ovata* и *L. corvus*). Вследствие этого в девятом пруду практически нет местного микроочага диплостомозной инвазии, а заражение рыб в нем осуществляется почти исключительно церкариями, поступающими в пруд из источника водоснабжения. В восьмом пруду во второй половине лета развивается местный микроочаг диплостомозов, который обеспечивает дополнительную, более высокую зараженность рыб в нем.

Эпизоотологическая значимость размеров пруда определяется соотношением в нем площадей опасной и безопасной по заражению рыб зон. Исследованиями Стичинской-Юревич [Styczynska-Jurewicz, 1959] было показано, что рыбы заражаются возбудителями диплостомозов лишь в зоне обитания моллюсков (зона прибрежных зарослей макрофитов) и не далее 10 м от этой зоны к центру водоема. С увеличением площади пруда соотношение в нем опасной и безопасной зон будет возрастать в пользу последней. Так, в прудах площадью 0,5 га (пруд № 8) соотношение этих зон по площади будет приблизительно одинаковым, площадь каждой из них составит по 0,25 га. В девятом пруду, имеющем площадь 4,0 га, площадь безопасной зоны составит около 80% от общей площади пруда и будет равна 3,25 га, т. е. в 13 раз больше, чем в восьмом пруду. Следовательно, вне зависимости от других эпизоотологических факторов возможности заражения рыб в прудах большей площади оказываются значительно меньшими. В связи с этим рекомендации рыбоводов о выращивании сеголсток пеляди в прудах с площадью 15—20 га полностью соответствуют и целям профилактики диплостомозов.

Эпизоотологическая ситуация по диплостомозам пеляди в озерах Балтис и Яскутис. Балтис и Яскутис — два из обследованных нами озера, используемых Игналинским рыбхозом для выращивания товарной пеляди. Оба озера в 1964 г. были обработаны ихтиоцидом, а затем зарыблены пелядью и карпом. Оз. Яскутис зарыблялось только личинками пеляди, а оз. Балтис — и личинками и сеголетками пеляди. При зарыблении обоих озер использовался рыбопосадочный материал только из Игналинского рыбзавода.

Из озер обследовано 82 экз. рыб в возрасте от 2+ до 6+; в их числе 19 рыб из оз. Яскутис и 63 — из оз. Балтис.

По зараженности метацеркариями рода *Diplostomum* обследованные рыбы четко разделились на две группы: на группу «здоровых» — совсем свободных или зараженных единичными метацеркариями рода *Diplostomum* и группу «больных» — инва-

Таблица 4

Возрастная динамика зараженности «здоровой» пеляди метацеркариями рода *Diplostomum* в озерах Балтис и Яскуптис

№ размерной группы рыб	Длина рыбы, мм	Число рыб		Интенсивность инвазии	Индекс обилья
		вскрыто	ингазировано		
1	201—220	6	1	2	0,33
2	221—240	16	5	1—2	0,37
3	241—260	5	0	0	0
4	261—280	17	6	1—3	0,47
5	281—300	11	2	1	0,18
Всего		55	14	1—3	0,32

зированных большим количеством метацеркарий и имеющих явно выраженные клинические признаки хронической формы диплостомозов в виде помутнения хрусталиков. Все обследованные рыбы из оз. Яскуптис отнесены нами к категории «здоровых»; рыбы из оз. Балтис распределились по обеим группам: 36 рыб — в группу «здоровых» и 27 рыб — в группу «больных» (табл. 7).

Наличие в уловах из обоих озер «здоровых» рыб свидетельствует о том, что эпизоотологическая ситуация по диплостомозам пеляди в этих озерах вполне благополучная. Очевидно, что благополучной она была на протяжении всего периода рыбохозяйственного освоения озер, начиная с момента их обработки ихтиоцидом. Это благополучие обусловлено прежде всего крайней бедностью видового состава и чрезвычайно низкой численностью в озерах прудовиков — промежуточных хозяев возбудителей диплостомозов. В них зарегистрировано только два вида прудовиков — *Lymnaea lagotis* (в обоих озерах) и *L. atra* (в оз. Яскуптис). Из них в качестве промежуточного хозяина трематод рода *Diplostomum* выступает только один — *L. lagotis*. Характерной биологической особенностью этого вида прудовиков является его строгая приуроченность к узкой прибойной полосе водоема непосредственно к зоне уреза воды, куда пелядь не заходит. Видимо, в значительной мере поэтому местное заражение пеляди в озерах носит сугубо случайный характер (табл. 4).

При такой благополучной общей ситуации по диплостомозам в указанных озерах наличие в уловах из оз. Балтис «больных» рыб можно объяснить лишь тем, что эти особи рыб выросли не из личинок, а из осенних сеголеток. Это объясняет и тот факт, что все «больные» рыбы были отловлены из оз. Балтис, которое, как уже отмечалось, зарыблялось не только личинками, но и сеголетками пеляди. Такие сеголетки несут в себе «биологическую метку» в виде большого количества метацеркарий рода *Diplostomum* на протяжении многих, по крайней мере шести лет (табл. 5).

Таблица 5

Возрастная динамика зараженности «больной» пеляди метацеркариями рода *Diplostomum* в оз. Балтис

№ размерной группы рыб	Длина рыбы, мм	Число рыб в пробе	Интенсивность инвазии	
			лимиты	средняя
1	171—180	2	49—73	61,0
2	221—230	3	58—101	77,7
3	231—240	5	39—105	74,6
4	241—250	8	1—112	46,0
5	251—260	6	39—113	71,0
6	261—270	3	45—71	55,7
Всего		27	1—113	62,6

Интенсивность инвазии «больных» рыб, по нашим данным, колебалась в пределах от 1 до 113 метацеркарий и составила в среднем около 65 паразитов на рыбу. Этот показатель зараженности промысловых рыб оказался по крайней мере вдвое ниже средней интенсивности инвазии сеголеток пеляди из прудов Игналинского рыбзавода. Следовательно, за время обитания в озере пелядь либо освобождается от части паразитов, либо имеет место гибель: наиболее сильно инвазированные рыбы гибнут на первом году их жизни в озере. Первое из этих предположений нам кажется мало вероятным, так как в пределах возрастных групп от двух- до шестилеток явно выраженного снижения средней интенсивности инвазии рыб не происходит (табл. 5). Это снижение происходит на более раннем этапе развития пеляди, который во времени может быть определен двумя последними месяцами содержания сеголеток в прудах рыбзавода и первым годом их жизни в озере.

В принципе такого рода снижение средней интенсивности инвазии популяции сеголеток пеляди может иметь место вследствие разрыва капсулы хрусталиков и частичного освобождения их от паразитов. Но разрыв капсулы хрусталиков, как правило, сопровождается смещением его центральной части, а следы такой патологии сохраняются в хрусталиках рыбы на всю жизнь и довольно легко выявляются при обследовании глаз рыбы. В нашем материале из 26 «больных» рыб из оз. Балтис смещение центральной части хрусталика имело место только у одной рыбы. У остальных рыб она занимала естественное положение, что свидетельствует о том, что капсула хрусталиков у этих рыб сохранила свою изначальную целостность, что их хрусталики в прошлом не освобождались от метацеркарий рода *Diplostomum*. Исходя из этого, нам представляется наиболее вероятной вторая из указанных выше альтернатив, а именно: после пересадки сеголеток пеляди из прудов рыбзавода в озера жизнеспособными из них оказываются только особи с минимальными показателями

Таблица 6

Влияние диплостомозной инвазии на снижение массы сеголетками пеляди (пруд № 8, 31 августа 1977 г.)

№ размерной группы рыб	Длина рыбы, мм	Средняя масса рыбы, г	Удельный индекс обилья	Число рыб в пробе	Снижение массы рыбы, г	
					в среднем на рыбу	общее
1	41—45	1,00	120,6	1	26,30	26,30
2	46—50	1,66	116,9	3	25,64	76,92
3	51—55	1,94	90,4	9	25,36	228,24
4	56—60	2,80	56,1	8	24,50	196,00
5	61—65	3,70	42,3	12	23,60	283,20
6	66—70	4,44	33,1	6	22,86	137,16
7	71—75	5,20	34,8	9	22,10	198,90
8	76—80	5,70	26,3	2	21,60	43,20
9	81—85	7,40	21,3	1	19,90	19,90
10	86—90	9,45	11,4	2	17,85	35,70
11	91—95	11,85	19,6	1	15,45	15,45
12	96—100	13,45	10,4	4	13,85	55,40
13	101—105	15,15	4,7	2	12,15	24,30
14	106—110	16,48	7,9	1	10,82	10,82
15	111—115	19,48	5,2	5	7,82	39,10
16	116—125	27,30	4,45	2	0 «норма»	0
Всего		6,19	20,0	68	20,44	1390,59

телями интенсивности инвазии, не превышающими 100—120 паразитов на рыбу; рыбы с более высокой интенсивностью инвазии, вероятнее всего, гибнут на первом году их жизни в озере.

Патогенное воздействие возбудителей диплостомозов на пелядь. При оценке патогенного влияния возбудителей паразитарных заболеваний на рыб чаще всего выявляют влияние паразита на выживаемость, темп роста и упитанность хозяина [Бауер, Лопухина, 1974]. Нам удалось получить некоторые данные, характеризующие эти аспекты влияния возбудителей диплостомозов на пелядь при ее выращивании как в прудах Игналинского рыбзавода, так и в озерах. На наш взгляд, эти данные представляют особую ценность в связи с тем, что в данном случае диплостомозы были единственными паразитарными заболеваниями, в связи с чем их влияние на хозяина не осложнено никакими другими факторами паразитарной природы.

Влияние диплостомозов на темп роста сеголеток пеляди. Фактические данные, позволяющие судить о влиянии диплостомозной инвазии на темп роста сеголеток пеляди, представлены в табл. 6. Эти данные наглядно свидетельствуют о наличии четко выраженной зависимости между уровнем зараженности рыб, представленного в виде удельного индекса

обилия, и размерами и массой рыб. Наличие такой зависимости позволяет произвести расчет потерь в массе рыбы как по отдельным размерным группам, так и для всей совокупности сеголеток пеляди в пруду. В качестве условной «нормы» для этих расчетов использованы рыбы с минимальным (менее 4,5) показателем удельного индекса обилия. Заметим, однако, что эта «норма» не соответствует общепринятому пониманию нормы, в качестве которой обычно используется свободная от паразитов рыба. В нашем материале такая рыба вообще отсутствовала, поэтому при оценке данной формы патогенного влияния диплостомозов на рыб необходимо иметь в виду, что принятые за «норму» рыбы также испытали на себе определенное отрицательное влияние диплостомной инвазии.

Анализ приведенных в табл. 6 данных показывает, что по состоянию на 31 августа в пруду № 8 потери в массе сеголеток пеляди от диплостомозов составили 1390,6 г. Они оказались почти в три раза выше полученной массы рыб обследованной выборки (420,9 г). Таким образом, к началу сентября в данном пруду было выращено менее 25% от потенциально возможной массы сеголеток.

Такой высокий ущерб от диплостомозов кажется мало вероятным. Согласившись с ним, мы вынуждены будем признать, что при оздоровлении рыбхоза от диплостомозов средняя навеска выращиваемых в нем сеголеток пеляди должна быть по крайней мере в четыре раза выше ныне получаемой и составить к моменту их пересадки в озера около 50—70 г. В принципе это, видимо, вполне возможно. При обилии кормов сеголетки пеляди способны вырастать до 100 г и более [Суховерхов, Сиверцов, 1975]. Наиболее быстро растущие особи пеляди и в прудах Игналинского рыбзавода растут достаточно быстро. Уже к началу сентября они достигают почти 30 г, а к моменту их пересадки в озера, как минимум, удвоят свою массу.

Заниженный темп роста сеголеток пеляди — прямое следствие их недостаточного питания. В условиях дефицита кормов здоровые и больные диплостомозом рыбы будут расти по-разному. Здоровое стадо сеголеток ответит на дефицит кормов более или менее одинаковым снижением темпа роста всех особей стада. Пораженные диплостомозом рыбы ответят на дефицит кормов в водоеме иначе: сильно пораженные особи рыб, в силу большей ограниченности зрительной функции глаз, будут питаться хуже и расти медленнее. Они потребляют меньше кормов и тем самым высвобождают относительно большую часть кормовой базы для менее зараженных рыб, ставя их тем самым в преимущественное положение по условиям питания. В конечном итоге это с неизбежностью должно привести к прогрессивно усиливающейся дифференциации стада рыб по их размерам и массе.

Именно такую сильно выраженную дифференциацию в росте мальков и сеголеток пеляди мы и наблюдаем в пруду № 8

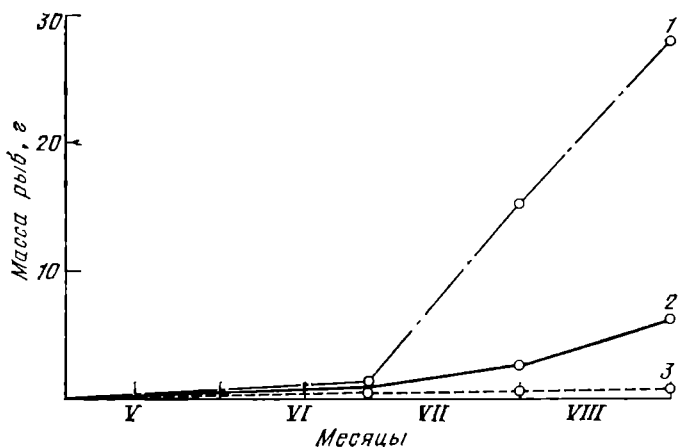


Рис. 3. Возрастные изменения максимальных (1), средних (2) и минимальных (3) показателей массы у мальков и сеголеток пеляди из пруда № 8 Игналинского рыбзавода

Игналинского рыбзавода (рис. 3). Если в конце июня мальки из этого пруда различались по массе максимум в два раза и весили от 0,5 до 1,0 г, то уже через месяц диапазон лимитов этого показателя расширился до 0,6—15,2 г, а к концу августа достиг 0,7—28,0 г. Как видно из этих данных, наиболее тугорослая часть рыб за два месяца увеличила свою массу всего с 0,5 до 0,7 г, а самая быстрорастущая — с 1 до 28,0 г. Показательно, что первые из них характеризуются максимальным, а вторые, наоборот, минимальными величинами удельного индекса обилия метацир-кариями рода *Diplostomum*.

Подводя итог сказанному, нельзя не признать, что диплостомозная инвазия оказывает очень сильное влияние на темп роста мальков и сеголеток пеляди. Сильно пораженные рыбы резко замедляют, а в крайних случаях почти полностью прекращают свой рост, в результате чего высокие потенциальные возможности их роста реализуются далеко не полностью. Наряду с этим в условиях дефицита кормов (за счет снижения пищевой активности сильно пораженных рыб) менее инвазированные особи оказываются в преимущественном положении в обеспеченности кормами. Они быстро растут и, естественно, оказываются в дальнейшем более жизнеспособными. Поэтому для увеличения средней навески сеголеток пеляди в прудах Игналинского рыбзавода одних мероприятий по профилактике диплостомозов будет недостаточно; они должны быть дополнены мероприятиями по улучшению кормовой базы выращиваемых в нем рыб.

Влияние диплостомозов на темп роста пеляди в оз. Балтис. О влиянии диплостомозов на рост пеляди в оз. Балтис можно судить на основании сопоставления численности

Таблица 7

Соотношение «здоровых» и «больных» диплостомозами рыб в уловах пеляди из оз. Балтис

Масса рыб, г	Здоровые рыбы			Больные рыбы			Всего рыб		
	число	%	масса, кг	число	%	массы, кг	число	%	масса, кг
80—120	0	0	0	2	7,4	0,18	2	3,2	0,18
121—160	1	2,8	0,15	0	0	0	1	1,6	0,15
161—200	1	2,8	0,17	4	14,9	0,78	5	7,9	0,95
201—240	2	5,6	0,47	12	44,4	2,71	14	22,2	3,18
241—280	2	5,6	0,56	6	22,2	1,62	8	12,7	2,18
281—320	6	16,6	1,84	3	11,1	0,90	9	14,3	2,74
321—360	17	47,2	5,91	0	0	0	17	27,0	5,91
361—400	7	19,4	2,72	0	0	0	7	11,1	2,72
Всего	36	100	11,82	27	100	6,19	63	100	18,01
Средняя масса рыбы, г	328,3			229,3			285,9		

и анализа весовой структуры «здоровых» и «больных» рыб из сетных уловов (табл. 7). В данном случае такое сопоставление может быть оправдано, поскольку возрастной состав обеих этих групп рыб оказался сходным: среди «здоровых» рыб отсутствовали только двухлетки.

По численности «больные» рыбы составили в уловах 42,9%, по массе — 34,4%. Большая часть из них имела навеску от 161 до 280 г, в среднем она оказалась равной 229,3 г. Среди «здоровых» рыб преобладали более крупные особи с массой тела в диапазоне от 280 до 400 г, их средняя навеска почти на 100 г выше, чем у «больных», и составила 328,3 г. За счет «больных» рыб средняя навеска промысловой пеляди, по данным наших уловов из оз. Балтис, оказалась сниженной на 12,9%. Этот процент может быть принят за основу для определения общих убытков от диплостомозов пеляди при ее выращивании в оз. Балтис на основании промысловых уловов пеляди из этого озера.

В заключение заметим, что указанный ущерб является следствием отдаленного воздействия возбудителей диплостомозов на рыб, а именно мальков и сеголеток, в прудах Игналинского рыбзавода. За время обитания в озере эти рыбы не подвергались новому заражению возбудителями диплостомозов.

Влияние диплостомозов на упитанность пеляди. Влияние диплостомозов на упитанность пеляди изучено на примере промысловых рыб из оз. Балтис и мальков и сеголеток пеляди из пруда № 8 Игналинского рыбзавода. Во всех случаях в качестве показателя упитанности рыб использован коэффициент упитанности по Фультону.

На пеляди из промысловых условий нам не удалось установить сколь-нибудь заметного влияния диплостомозной инвазии на упитанность рыб. Коэффициент упитанности и у «больных» (1,42—2,01, в среднем 1,59) и у «здоровых» (1,42—2,06, в среднем 1,62) рыб оказался практически одинаковым и по лимитам, и по средним показателям.

Этот неожиданный на первый взгляд факт можно объяснить следующими причинами.

Во-первых, с возрастом рыб степень патогенного воздействия паразитов на хрусталик постепенно ослабевает, а зрительная функция глаза соответственно восстанавливается. Это вызвано увеличением по мере роста рыб размеров хрусталиков и соответствующим уменьшением массы и объема паразитов по отношению к массе и объему хрусталика, а также резким снижением пищевой активности метацеркарий после достижения ими инвазионной стадии. В результате этих двух процессов метацеркарии у взрослых рыб оказываются локализованными в одной линзе помутнения, расположенной, как правило, в стороне от основной оптической оси глаза. Эта линза, вероятно, не оказывает существенного влияния на зрительную функцию глаз у крупных пелядей и не мешает им более или менее нормально питаться.

Во-вторых, не исключена возможность, что патогенное влияние возбудителей диплостомозов у пеляди отражается не столько на упитанности рыбы, сколько на темпе ее роста, особенно на первом году жизни рыбы. С этим предположением вполне согласуется отмеченное выше довольно сильное отставание в росте сильно зараженных сеголеток.

Воздействие диплостомозной инвазии на упитанность мальков и сеголеток пеляди носит иной характер. У сеголеток из проб от 31 августа 1977 г. наблюдалась четко выраженная обратная зависимость между коэффициентом упитанности рыб и уровнем их зараженности метацеркариями рода *Diplostomum* (табл. 8). У более молодых рыб такой зависимости не наблюдается. Более того, у мальков из пробы от 14 июля эта зависимость оказалась прямой: у них максимальные показатели коэффициента упитанности совпали с максимальными же показателями их зараженности. В целом удастся подметить следующую особенность: по мере роста рыб происходит смещение максимальных показателей коэффициента упитанности от рыб с наибольшей зараженностью к рыбам с умеренной, а затем и минимальным удельным индексом обилия.

Объяснение этого явления мы склонны выводить из индивидуальных особенностей пищевой активности отдельных особей рыб. Более активные особи рыб обычно держатся в более кормных микростациях пруда, которые совпадают с местами наибольшей концентрации церкарий в воде, например, на притоке воды. Здесь они лучше питаются и имеют поэтому несколько более высокую упитанность. В то же время они и заражаются

Таблица 8

Зависимость упитанности сеголеток пеляди (коэффициент упитанности по Фультону) от их зараженности метацеркариями рода *Diplostomum*

Дата	Число обследованных рыб	Зараженность рыб (удельный индекс обилия)						
		0—5,0	5,1—10	10,1—20	20,1—30	30,1—40	40,1—50	более 50
14/VII	10	—	—	1,10	1,04	1,20	1,26	—
1/VIII	45	1,28	1,19	1,40	1,57	1,15	—	1,12
31/VIII	68	1,48	1,32	1,22	1,12	1,13	1,14	1,09
Всего	123	1,41	1,25	1,27	1,30	1,14	1,16	1,11

интенсивнее других рыб. Со временем, когда все возрастающее у них количество паразитов начнет оказывать на рыб ощутимое патогенное влияние, эти рыбы оттесняются другими в менее кормные микростации. Там их рост задерживается, а упитанность падает. Преимущества в добывании пищи получают особи рыб с самым низким удельным индексом обилия метацеркарий, т. е. рыбы, зрительная функция которых нарушена в меньшей степени. Аналогичную картину пространственного перераспределения рыб под воздействием диплостомной инвазии мы наблюдали раньше на примере мальков радужной форели в прудах рыбхоза «Сходня» [Шигин, 1980].

В целом, судя по рассмотренным данным, диплостомозная инвазия не оказывает резко выраженного отрицательного влияния на упитанность пеляди. На рыбах промысловых размеров это влияние совсем не заметно; более выраженным оно бывает только у сеголеток пеляди в разгар развития у них явных клинических проявлений хронической формы диплостомозов.

Влияние диплостомозов на выживаемость пеляди. Для пеляди, как и для большинства других сиговых рыб наибольшую опасность представляет хроническая форма диплостомозов, вызывающая слепоту рыб. Видимо, именно этим можно объяснить тот факт, что при выращивании пеляди в прудах крайне неблагоприятного по диплостомозам Игналинского рыбзавода гибели их личинок и мальков от диплостомозов в этом хозяйстве не наблюдалось, по крайней мере до августа включительно. Лишь к концу этого месяца, т. е. в разгар летне-осенней волны заражения рыб, у сеголеток пеляди развивается частичная или полная катаракта и другие формы проявления хронической формы диплостомозов, вызывающие частичную или полную слепоту рыб, и тем самым создаются реальные предпосылки для гибели рыб от диплостомозов.

Степень слепоты рыб определяется интенсивностью их инвазии метацеркариями (наиболее полно — удельным индексом обилия) и уровнем развития последних [Шигин, 1969].

По состоянию на 31 августа 1977 г. у большей части сеголеток пеляди из пруда № 8 имела место полная катаракта хрус-

Таблица 9

Встречаемость различных форм поражения хрусталиков у сеголеток пеляди в зависимости от величины удельного индекса обилия метацеркарий рода *Diplostomum* (пруд № 8, 31/VIII.1977 г.)

Удельный индекс обилия	Число рыб в пробе	Встречаемость форм поражения хрусталиков, %			
		КЧ	КП	Ц	Х
0—5,0	6	100	0	0	0
5,1—10,0	7	71,4	28,6	0	0
10,1—20,0	6	0	100	16,7	0
20,1—30,0	9	0	100	88,9	0
30,1—40,0	14	0	100	92,9	0
40,1—60,0	8	0	100	100	25,0
60,1—100,0	11	0	100	100	0
100,1—160,0	7	0	100	100	14,3
Всего	68	16,2	83,8	70,6	4,4

Примечание. КЧ—катаракта частичная; КП—катаракта полная; Ц—центральная часть хрусталика смещена; Х—капсула хрусталика с разрывом.

таликов (у 83,8% рыб), дополненная у 70,6% рыб смещением центральной части хрусталика и у 4,4% рыб разрывом его капсулы (табл. 9). Такая картина поражения хрусталиков у сеголеток пеляди из восьмого пруда имела место при средней интенсивности их заражения метацеркариями рода *Diplostomum*, равной 123,8 паразитов на рыбу. Ко времени пересадки сеголеток пеляди в озера этот показатель приблизительно вдвое возрастает. При этом резко возрастает число неинвазионных метацеркарий, наиболее активно потребляющих ткани хрусталиков и вызывающих разрушение его капсулы. Это позволяет полагать, что к моменту пересадки пеляди в озера или в крайнем случае в весенне-летний период следующего года практически у всех рыб из восьмого пруда произойдет смещение центральной части хрусталика и разрыв его капсулы если не у всех, то у большинства рыб.

Как уже отмечалось, смещение центральной части хрусталика — это такая форма его поражения, которая сохраняется у рыб на всю их последующую жизнь и легко может быть выявлена при вскрытии глаз рыб. При обследовании «больных» рыб из сетных уловов пеляди из оз. Балтис смещение центральной части хрусталика нами наблюдалось всего у одной из 27 обследованных рыб. Это говорит о том, что жизнеспособность пеляди с такой формой поражения хрусталиков ничтожно мала; до промысловых размеров доживает не более 3% общего числа таких рыб.

О размерах гибели пересаженных в озера сеголеток пеляди можно судить и по показателям интенсивности инвазии сеголе-

ток в прудах Игналинского рыбзавода и «больных» рыб из промыслового лова из о. Балтис. По данным обследования рыб из сетных уловов в этом озере, до промысловых размеров выживают только рыбы, максимальная интенсивность инвазии которых не превышает 113 паразитов на рыбу. По состоянию на 31 августа, когда процесс заражения рыб еще далеко не закончился, средняя интенсивность инвазии сеголеток пеляди в пруду № 8 превысила указанный показатель, а минимальная интенсивность инвазии была равна 62 паразитам. К концу периода пребывания рыб в прудах рыбзавода минимальный показатель интенсивности их инвазии, как и средний, возрастает также приблизительно вдвое и окажется близким или даже превысит тот максимальный показатель интенсивности инвазии, который обеспечивает самую незначительную выживаемость рыб в озере.

Таким образом, двумя разными путями мы приходим к одному выводу, а именно выживаемость и промысловый возврат рыб из сеголеток пеляди, выращенных в восьмом пруду рыбзавода, окажется практически нулевым, а промыслового возврата можно ожидать только от сеголеток, выращенных в девятом пруду рыбзавода. Однако и от них ожидать высокого промыслового возврата не следует. Как уже отмечалось, к моменту пересадки в озера средняя интенсивность инвазии их метацеркариями рода *Diplostomum* достигнет 100—150 экз. и окажется близкой к средней зараженности сеголеток пеляди из пруда № 8 на конец августа. Поэтому наблюдаемую нами общую картину патологии хрусталиков у рыб из восьмого пруда, каковой она была 31 августа 1977 г., с некоторыми оговорками можно перенести на сеголеток пеляди из девятого пруда в конце летне-осенней волны заражения рыб, т. е. к моменту их пересадки в озера.

Как видно из табл. 8, к началу сентября смещение центральной части хрусталика на почве диплостомозов имело место у 70,6% рыб из восьмого пруда. Следует заметить, что на этом процесс разрушения хрусталиков у них не заканчивается, так как около двух третей находящихся в них метацеркарий представлено молодыми, неинвазионными формами, разрушающее действие которых на ткани хрусталика особенно велико. Мы не можем с определенностью сказать, насколько возрастет указанный процент рыб со смещенной центральной частью хрусталика к тому моменту, когда все метацеркарии достигнут инвазионной стадии и перейдут в состояние стадийной диапаузы. С несомненностью можно лишь утверждать, что он возрастет и, вероятнее всего, не менее чем на 10—15% и достигнет 80—85%. А это означает, что из сеголеток с такой зараженностью до промысловых размеров в озере доживут не более 15—20% рыб. Если эти расчеты справедливы и для сеголеток из девятого пруда, то только по причине диплостомозов их промысловый возврат составит не более 20%.

По существующим нормам промысловый возврат пеляди при зарыблении озер сеголетками составляет 60% [Суховерхов,

Сиверцов, 1975]. Этот процент, несомненно, не учитывает влияние диплостомозной инвазии рыб при таких показателях их зараженности, которые наблюдаются в изученном очаге диплостомозов. С учетом ее промысловый возврат из сеголеток пеляди из девятого пруда, видимо, окажется еще ниже и не превысит 10—15%.

Таким образом, диплостомозная инвазия оказывает очень большое влияние на выживаемость пеляди. Основной отход пеляди происходит в разгар развития у рыб клинических проявлений хронической формы диплостомозов, что имеет место в конце летне-осенней волны заражения рыб в прудах рыбзавода и на первом году жизни рыб в озерах. В профилактике диплостомозов на Игналинском рыбзаводе кроется большой резерв повышения эффективности производства по выращиванию сеголеток и расширению масштабов зарыбления пелядью озер Игналинского и прилегающих к нему районов Литовской ССР.

ЛИТЕРАТУРА

- Бауер О. Н., Лопухина А. М. Методика изучения влияния паразитов на продуктивность рыб в пределах ареала. Типовые методики исследования продуктивности видов в пределах их ареалов. Вильнюс: Минтис, ч. 1, 1974, с. 132—140.
- Богданова Е. А. Паразиты и инвазионные болезни лососевых и сиговых в рыболовных хозяйствах.— Изв. ГосНИОРХ. Л., 1977, т. 120, с. 3—161.
- Змерзлая Е. И. Заболевание сеголеток пеляди диплостомозом в Себежском рыбопитомнике.— В кн.: V Всесоюз. совещ. по паразитам рыб и водных беспозвоночных. Л., 1968, с. 37—38.
- Семенова Н. В., Железова Н. А. Диплостомоз пеляди рыбопитомника Иматозера.— В кн.: Филогения, морфология и болезни сельскохозяйственных животных. Л., 1971, с. 27—29.
- Суховерхов Ф. М., Сиверцов А. П. Прудовое рыбоводство. М.: Пищевая промышленность, 1975. 470 с.
- Шигин А. А. О патогенном воздействии на хрусталик рыб трематод рода *Diplostomum* при хронической форме диплостомоза. Проблемы паразитологии.— Тр. VI науч. конф. паразитологов УССР. Киев: Наукова думка, 1969, ч. 2, с. 283—286.
- Шигин А. А. Диплостомозы прудовых рыб. Итоги науки и техники ВИНТИ.— В кн.: Зоопаразитология, гельминтология, 1975, т. 4, с. 52—76.
- Шигин А. А. Трематоды рода *Diplostomum* в биоценозах форелевого хозяйства «Сходня».— Тр. ГЕЛАН, 1980, т. 30, с. 140—202.
- Styczynska-Jurewicz E. Expansion of cercariae of *Diplostomum spathaceum* Rud., 1819, a common parasite of fishes in the littoral zone of the lake.— *Polsk. arch. hydrobiol.*, 1959, vol. 6, N 19, p. 105—116.

Содержание

Предисловие	3
-----------------------	---

МАТЕРИАЛЫ СИМПОЗИУМА

Бауер О. Н. Регуляция численности паразитов в пресноводных экосистемах	4
Изюмова Н. А., Жарикова Т. И., Маштаков А. В., Степанова М. А. Некоторые факторы, определяющие численность и структуру популяции дактилогирид карповых рыб	17
Лопухина А. М. Воздействие гельминтов на популяции рыб при интенсивном ведении рыбного хозяйства на внутренних водоемах и методы количественной оценки ущерба от гельминтозов	31
Мусселиус В. А., Стрелков Ю. А. Биотехника рыборазведения и ее роль в регуляции численности гельминтов и профилактика гельминтозов рыб	37
Ройтман В. А. Популяционные исследования гельминтов и их значение для решения задач рыбоводства на внутренних водоемах	44
Флеров Б. А., Микряков В. Р., Куперман Б. И. Инвазионные и инфекционные процессы у рыб при токсическом воздействии	58

РАБОТЫ ПО ЭКОЛОГИИ ГЕЛЬМИНТОВ

Аникеева Л. В., Малахова Р. П. Распределение цестоды <i>Proteocephalus exiguus</i> в зависимости от возраста и пола хозяина	68
Булаев А. И. Экспериментальное изучение элиминации церкарий пресноводным рачком <i>Cyclops vicinus</i> (отряд <i>Cyclopeida</i>)	73
Дрюченко Е. А. Образование кадаверина у некоторых представителей гельминтов рыб в печени и кишечнике их хозяев	81
Дубовская А. Я. Исследование свойств фермента аргиназы у взрослых и личиночных форм цестод — паразитов пресноводных рыб	85
Илюшина Т. Л. Церкарии трематод — кормовые объекты ручейников	90
Казаков Б. Е. Моногеней рыб озер Литовского национального парка	98
Колоскова Т. Г. Выделение, очистка и некоторые свойства протеиназы нематоды <i>Rhabdias bufonis</i>	109
Маркевич Г. И., Куперман Б. И. Естественное заражение копепод процеркоидами цестод в водоеме в зависимости от различных экологических условий	113
Микряков В. Р., Работягина Г. Б., Силкин Н. Ф., Ройтман В. А., Спирин С. Л. Зараженность леща (<i>Abramis brama</i> L.) метацеркариями трематод <i>Cotylurus platycephalus</i> в зависимости от иммунофизиологического состояния организма хозяина	122

Пронин Н. М., Шиверская О. Т. О стабильности возрастной динамики зараженности окуня специфичными паразитами при разной его численности	135
Ройтман В. А., Цейтлин Д. Г. Очерк биологии некоторых гельминтов, ассоциированных с окунем в озерных биоценозах	146
Семенова М. К. К изучению экологии нематод рода <i>Contracaecum</i> (<i>Ascaridata: Anisakidae</i>) — паразитов рыбоядных птиц	194
Цейтлин Д. Г. Распределение некоторых видов нематод в популяциях их хозяев	200
Шигин А. А. Диплостомозы пеляди в Игналинском рыбзаводе и озерах Литовской ССР	208

ГЕЛЬМИНТЫ В ПРЕСНОВОДНЫХ БИОЦЕНОЗАХ

Утверждено к печати Всесоюзным обществом гельминтологов

Редактор издательства Р. Л. Цыбульская

Художник С. Б. Генкин

Художественный редактор И. Ю. Нестерова

Технический редактор Т. Д. Панасюк. Корректоры А. Б. Васильев, К. П. Лосева

ИБ № 24118

Сдано в набор 05.03.82. Подписано к печати 04.08.82. Т-14028. Формат 60×90^{1/16}. Бумага книжно-журнальная. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14,5. Условн. кр.-отт. 14,7. Уч.-изд. л. 17,2. Тираж 1000 экз. Тип. зак. 4075. Цена 2 р. 60 к.

Издательство «Наука», 117864, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90
2-я тип. издательства «Наука», 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

Регуляция численности паразита в пресноводных экосистемах. Бауер О. Н.— В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

Рассмотрен вопрос о регуляции численности паразитов рыб и беспозвоночных в пресных водоемах. Выявлены три основных механизма такой регуляции: элиминация зараженных хозяев паразита на разных этапах его развития; элиминация самого хозяина на разных этапах развития за счет других компонентов биоценоза; элиминация паразита за счет защитных реакций хозяина. Последний механизм, по-видимому, играет второстепенную роль в естественных водоемах, но его роль резко возрастает в условиях искусственного выращивания. Рассмотрены пути и методы регуляции паразитов рыб в естественных водоемах.

Библ. 51 назв.

УДК 591.69—7—51+595.122.1

Некоторые факторы, определяющие численность и структуру популяций дактилогрида карповых рыб. Изюмова Н. А., Жарикова Т. И., Маштаков А. В., Степанова М. А.— В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

Приводятся данные о влиянии на численность и структуру популяций дактилогридов карповых рыб особенностей локализации на жабрах (образование микропопуляций), скорости течения, характера горизонтальных и вертикальных миграций онкомирацидиев, температуры, физиологического состояния хозяев.

Ил. 4, табл. 11, библ. 25 назв.

УДК 576.895.10

Воздействие гельминтов на популяции рыб при интенсивном ведении рыбного хозяйства на внутренних водоемах и методы количественной оценки ущерба от гельминтозов. Лопухина А. М.— В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

Интенсификация рыбного хозяйства сопровождается выращиванием большого количества рыб на малых площадях, увеличением доли искусственных кормов в их рационе, усиленными перевозками рыб, завозом новых объектов, подавлением численности диких рыб в озерах с целью освождения экологических ниш для выращивания. Все эти явления приводят к очень сильным изменениям в популяциях рыб и их паразитов, нередко к нарастанию численности последних и их отрицательному влиянию на популяции рыб. Это влияние обусловлено гибелью рыб от паразитов, нарушением у них воспроизводительной функции, изменением некоторых физиологических и морфологических показателей и может приводить к значительным убыткам. При подсчете ущерба от гельминтозов рыб необходимо учитывать количество и стоимость погибшей рыбы, размеры потерь за счет снижения темпа роста, упитанности, плодовитости, потери рыбой товарного вида. Необходимо также учитывать возможность компенсации потерь.

Библ. 8 назв.

УДК 576.895.10

Биотехника рыборазведения и ее роль в регуляции численности гельминтов и профилактики гельминтозов рыб. Мусселиус В. А., Стрелков Ю. А.— В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

Численность гельминтов рыб при искусственном выращивании в значительной мере зависит от биотехники рыборазведения. Большая скученность рыб, как правило, приводит к увеличению численности гельминтов. В некоторых случаях, когда при выращивании в садках рыба разбросана с дном водоема, наблюдается снижение зараженности теми видами гельминтов, промежуточными хозяевами которых служат бейтошные животные. Выращивание рыб на искусственных несбалансированных кормах приводит к ослаблению их организма и усилению зараженности гельминтами. При выращивании рыбы в естественных водоемах или рыбоводных сооружениях, установленных в естественных водоемах, могут возникать стойкие очаги гельминтозов, ликвидировать которые невозможно. Все это следует учитывать при проведении профилактики гельминтозов.

Библ. 10 назв.

УДК 576.895.10

Популяционные исследования гельминтов и их значение для решения практических задач рыбоводства на внутренних водоемах. Ройтман В. А.— В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

Указывается, что от правильного понимания задач изучения популяций гельминтов зависит методический подход исследований структуры и численности внутривидовых сообществ особей гельминтов. Получение точных количественных данных об изменениях структуры и численности популяций гельминтов в зависимости от биотических и абиотических факторов необходимо для познания особенностей эпизоотологии гельминтозов рыб в естественных рыбохозяйственных водоемах и прудах рыбоводных заводов. Предлагается при оценке гельминтологической ситуации водоемов наряду с показателями встречаемости и интенсивности инвазии определять характер распределения гельминтов в популяциях рыб и других гидробионтов.

Библ. 73 назв.

УДК 576.895.10

Инвазивные и инфекционные процессы у рыб при токсическом воздействии. Флеров Б. А., Микряков В. Р., Куперман Б. И.— В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

Приводятся данные об усилении восприимчивости рыб к инвазии паразитами и более тяжелому протеканию у них паразитарных заболеваний под влиянием токсикантов. Показано на примере иктиофтириуса, что отбор на устойчивость к токсикантам может сопровождаться ослаблением защитных механизмов организма к возбудителям заболевания. Антропогенные факторы, в том числе и токсикологический, влияющий на паразитологическую ситуацию в водоеме, что показано на примере перемещений основного очага диффилоботриоза из Волжского в Шекснинский плес Рыбинского водохранилища.

Ил. 1, табл. 9, библи. 13 назв.

УДК 576.895.121

Распределение цестоды *Proteocephalus exiguus* в зависимости от возраста и пола хозяина. Анисеева Л. В., Малахова Р. П.— В кн.: Гельминты пресноводных биоценозов. М.: Наука, 1982.

Изучали влияние возраста и пола хозяина — ряпушки *Coregonus albula* — на численность цестоды *Proteocephalus exiguus*. Установлено, что в поддержании и регуляции численности паразита хозяева разного возраста и пола несут неодинаковую нагрузку. Основное ядро популяции сосредоточено в рыбах двух-четырёхлетнего возраста.

Ил. 2, табл. 3, библи. 16 назв.

УДК 585.596.122

Экспериментальное изучение элиминации церкарий пресноводным рачком *Cyclops vicinus* (отряд *Cyclopoida*). Булаев А. И.— В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

Экспериментально установлено, что рачки *Cyclops vicinus* активно элиминируют церкарии трематод родов *Diplostomum* (*Diplostomatidae*) и *Echinostoma* (*Echinostomatidae*), используя их в качестве пищевых объектов. Для церкарий рода *Diplostomum* индекс элиминации рачками колебался от 4,0 до 41,5; для рода *Echinostoma* — от 6,1 до 31,6.

Показано, что на элиминационные способности рачков оказывают влияние продолжительность контакта рачков с церкариями, концентрация церкарий в опытных сосудах и избирательная активность рачков по отношению к церкариям разных групп трематод.

Табл. 4, библи. 7 назв.

УДК 576.895.10

Образование кадаверина у некоторых представителей гельминтов рыб в печени и кишечнике их хозяев. Дрюченко Е. А.— В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

Рассматривается вопрос о возможности образования кадаверина в тканях гельминтов, кишечнике и печени их хозяев.

Установлено, что в тканях *Trienophorus nodulosus*, *Caryophyllaeus* sp., *Terranova decipiens* (личинка) и *Pyramicocephalus phocarum* (плероцеркоид), а также печени и кишечнике леща и щуки идет процесс образования кадаверина. Активность процесса декарбоксилирования лизина в тканях *T. nodulosus* и *Caryophyllaeus* sp. значительно превышает активность процесса, протекающего в кишечнике щуки и леща. Полученные данные позволяют предполагать выделение значительных количеств кадаверина в среду обитания гельминтов, что может определять их токсичность.

Библи. 12 назв.

УДК 576.895.121

Исследование свойств фермента аргиназы у взрослых и личиночных форм цестод — паразитов пресноводных рыб. Дубовская А. Я.— В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

Изучено влияние температуры и некоторых химических соединений на активность фермента аргиназы плероцеркоидов и взрослых форм цестод *Trienophorus nodulosus*, *Cyathocephalus truncatus*. Установлено, что температурным оптимумом аргиназы изученных цестод является 27°. Показано, что ионы Mg^{2+} активируют, а ионы Zn^{2+} , лизин, ЭДТА ингибируют активность аргиназы цестод.

Табл. 3, библи. 9 назв.

УДК 576.895.122

Церкарии трематод — кормовые объекты ручейников. Илюшина Т. Л.— В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

Экспериментально установлено участие личинок ручейников в элиминации церкарий трематод семейств *Echinostomatidae* и *Diplostomidae*. Выявлены основные факторы, влияющие на интенсивность данного процесса. Определены наиболее активные элиминаторы церкарий среди ручейников.

Табл. 5, библи. 5 назв.

Моногеней рыб озера Литовского национального парка. Казаков Б. Е.— В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

В 1977—1979 гг. в шести различных по морфометрии и трофности озерах обследовано 2880 экз. рыб 21 вида. Моногеней представлены 53 видами шести родов: *Dactylogyrus* (32), *Pseudacanthopentem* (1), *Ancyrocephalus* (1), *Tetraodonchus* (1), *Gyrodactylus* (13), *Diplozoon* (5). Впервые у рыб внутренних водоемов Литовской ССР регистрируются: *Dactylogyrus cordus*, *D. hemiamphibothrium*, *D. inexpectatus*, *D. izjumovae*, *Pseudacanthopentem pavlovski*, *Gyrodactylus leucisci*, *G. longiradix*, *G. lotae*, *G. prostrae*, *G. longoacuminatus*, *G. gasterostei*, *G. carassi*, *G. stankovici*. Наибольшее число видов моногеней отмечено у плотвы — 10, серебряного караса — 8, леща — 7, красноперки — 6. В оз. Дрингис — мезотрофном с признаками эвтрофии нейтрально-щелочном водоеме — у рыб зарегистрированы 39 видов моногеней, а в небольшом олиготрофном с признаками дистрофии олигоацидном лесном озере эти гельминты у рыб не обнаружены. У рыб 2 озер парка, используемых в промышленном рыбоводстве, зарегистрированы эпизоотологически опасные виды моногеней, способные паразитировать как на серебряном карасе, так и на карпе.

Ил. 2, табл. 2, библ. 22.

Выделение, очистка и некоторые свойства протениназы нематоды *Rhabdias buffonis*. Колоскова Т. Г.— В кн. Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

С помощью гель-фильтрации через Сефадукс G-100 получен электрофоретически гомогенный препарат протениназы нематод *Rhabdias buffonis* — паразита легких лягушек *Rana temporaria*.

Выделенный фермент является тиловой протениназой, активной в кислой области pH с оптимумом 2,6—2,8. Фермент гидролизует синтетический субстрат Кбз-Глю-Тир при pH 5,3 и не расщепляет субстрат БАПА. Показано также влияние на протеолиз ионов некоторых металлов.

Библ. 11 назв.

Естественное заражение копепоид процеркоидами цестод в водоеме в зависимости от различных экологических условий. Марксевич Г. И., Куперман Б. И.— В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

Исследована динамика спонтанного заражения планктонных копепоид личинками ленточных червей рода *Proteocephalus* на оз. Сиверском (Вологодской обл.) в течение 1974—1977 гг.

Обнаружена высокая (до 3%) инвазированность веслоногого рачка *Cyclops scutifer* процеркоидами, причем старшие копепоидные стадии циклопов заражены сильнее, чем половозрелые рачки и младшие копепоиды. Другие копепоиды заражены незначительно. Высокая инвазия *C. scutifer* объясняется особенностями питания и вертикального распределения этого вида. В различные годы экстенсивность заражения существенно различается.

Выявлено значительное влияние гидрологической ситуации в водоеме и экологии планктонных организмов на циркуляцию *Proteocephalus torulosus* в озере.

Ил. 6, табл. 1, библ. 19 назв.

Зараженность леща (*Abramis brama* L.) метацеркариями трематод *Cotylurus platycephalus* в зависимости от иммунофизиологического состояния организма хозяина. Микряков В. Р., Работягина Г. Б., Силкин Н. Ф., Ройтман В. А., Спирин С. Л.— В кн. Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

Изучение иммунофизиологических показателей 310 экз. лещей разного возраста, зараженных *C. platycephalus* metc., показало, что встречаемость паразитов у рыб не зависит от их жирности, а показатели интенсивности инвазии и жизнеспособности метацеркарий связаны с этим физиологическим показателем. Установлено, что среднее число живых паразитов, приживающихся у лещей, различающихся коэффициентами упитанности и жирности, несмотря на возможные реинвазии, колебалось от 4 до 8 метацеркарий. Зависимости между антигенно-биохимическими особенностями эритроцитов лещей и зараженностью котилиурисами не установлено. Полученные данные свидетельствуют, что организмы рыб с низкими величинами иммунологической реактивности более восприимчивы к паразитам, чем таковые рыб с высоким значением бактерицидной активности сыворотки крови (БАСК). Выявлены различия в белковом спектре перикарда у зараженных и свободных от инвазии лещей.

Ил. 2, табл. 6, библ. 35 назв.

О стабильности возрастной динамики зараженности окуня специфическими паразитами при разной его численности. Прохия Н. М., Шиверская О. Т. — В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

Проведено двукратное исследование возрастной динамики паразитофауны окуня оз. Гусиное в 1972–1974 и 1979 гг. За этот период численность окуня в водоеме сократилась примерно в 200 раз. Установлено, что при изменившейся экологической ситуации паразиты, составляющие ядро паразитофауны окуня, сохранили тот же тип возрастной динамики заражения хозяина, какой он был при высокой его численности. Эта стабильность определяется консервативностью возрастных изменений морфобиологических характеристик и экологии хозяина, а также особенностями циклов развития паразитов.

При значительном сокращении численности окуня он теряет неспецифичных и случайных паразитов. Зараженность специфическими паразитами по индексу обилия может увеличиваться в пределах одного порядка (в 2–3 раза), что направлено на уменьшение флуктуаций общей их численности в водоеме в связи с сокращением численности популяции облигатного хозяина.

Ил. 9, табл. 1, библ. 16 назв.

УДК 576.895.10

Очерк биологии некоторых гельминтов, ассоциированных с окунем в озерных биоценозах. Ройтман В. А., Цейтлин Д. Г. — В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

Обобщаются оригинальные и литературные сведения об особенностях структуры популяций гельминтов и изменениях количественных показателей инвазии окуня паразитическими червями в озерах разного типа трофности.

В озерах Литвы окунь инвазирован 29 видами гельминтов, причем наиболее богата его гельминтофауна в озерах мезотрофного типа с нейтрально-щелочной реакцией среды. Наиболее обеднена гельминтофауна в олиготрофном олигоацидном озере. Показано, что тип трофности озер оказывает влияние на биологию гельминтов.

Табл. 9, библ. 102 назв.

УДК 576.895.132

К изучению экологии нематод рода *Contracaecum* (Ascaridata: An'sakidae) — паразитов рыбоядных птиц. Семенова М. К. — В кн.: Гельминты животных в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

Экспериментально изучены адаптации *C. microcapillatum*, *C. microcephalum*, *C. spiculigerum*, *C. ovale* к условиям обитания на разных стадиях развития.

Библ. 7 назв.

УДК 576.895.132

Распределение некоторых видов нематод в популяциях их хозяев. Цейтлин Д. Г. — В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

Показан характер распределения численности некоторых нематод рыб в озерах различной трофности. Отмечено, что распределение *Camallanus lacustris* в популяциях окуня в дистрофном озере с высокой достоверностью описывается отрицательным биномом, в то время как в мезотрофном озере этот вид нематод дает распределение Пуассона. Распределение массовых видов нематод (*Raphidascaris acus*, *Philotetra ovata*, *Camallanus lacustris*) в популяциях дефинитивных хозяев имеет перераспределенный характер и описывается отрицательным биномом (р от 0,3 до 0,99). Мера агрегированности численности указанных видов изменяется по сезонам года (к от 0,3 до 3,0) в зависимости от уровня трофности водоема. У личинок *R. acus* мера агрегированности их численности в популяциях разных видов вторых промежуточных хозяев (плотва, лещ, красноперка) различна, что обусловлено особенностями характера питания этих рыб.

Ил. 2, табл. 4, библ. 16 назв.

УДК 576.895.122

Диплостомозы пеляди в Игналинском рыбзаводе и озерах Литовской ССР. Шигиц А. А. — В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982.

Изучена эпизоотологическая ситуация по диплостомозам пеляди в прудах Игналинского рыбзавода и в двух озерах, используемых для выращивания товарной рыбы. Установлено существование в этом районе интенсивного антропогенного очага диплостомозов рыб, охватывающего водоемы рыбзавода и прилегающие озера. Заражение пеляди возбудителями диплостомозов происходит главным образом в прудах рыбзавода, в озерах оно практически отсутствует. На основании анализа возрастной динамики зараженности выявлено две волны заражения пеляди в прудах: весенне-летней с пиком во второй половине июня и летне-осенней с пиком в конце августа — начале сентября. К моменту завершения второй волны заражения средняя интенсивность инвазии сеголеток пеляди в разных по площади прудах рыбзавода достигает 100–250 паразитов на рыбу, что приводит к частичной или полной слепоте сеголеток. Установлено влияние и дана количественная оценка воздействия диплостомной инвазии на темп роста, упитанность и выживаемость пеляди.

Ил. 3, табл. 9, библ. 9 назв.