

УДК 576.895

**РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ANCYROSERPHALUS PARADOXUS (MONOGENEA,
ANCYROSERPHALIDAE) НА ЖАБРАХ СУДАКА**

В. К. Старовойтов

Изучение особенностей распределения моногеней *A. paradoxus* по микробиотопам судака показало, что основными факторами, влияющими на него, являются не только скорость и направленность вентиляционного потока, омывающего жабры и связанный с этим активный поиск самим червем мест оптимального обитания, но и плотность популяции паразита, а также возраст, биология хозяина и сезон года.

В настоящее время имеется более 30 работ, посвященных особенностям распределения моногеней на теле и жабрах рыб, выполненных в основном на морских рыбах (Serfontaine, 1896, 1898; Groben, 1940; Frankland, 1955, и др.). Работы по пресноводным моногенам немногочисленны (Owen, 1963; Wiles, 1968; Wotten, 1974; Изюмова, Жарикова, 1982; Изюмова и др., 1982; Жарикова, 1986; Ясюк, 1986; Доровских, Матрохина, 1987). Все исследователи утверждают, что в распределении моногеней по жабрам рыб наблюдаются определенные закономерности, а сами черви предпочитают те или иные жабры или их сектора.

Нами уже было показано, что *A. paradoxus* — жаберный паразит судака — локализуется и на истмусе этих рыб. Причем в онтогенезе хозяина происходят существенные изменения локализации этого паразита (Старовойтов, 1986а, 1986б). Ранее мы отмечали, что эта моногенея по жабрам распределяется неравномерно (Старовойтов и др., 1985). Однако результаты этих работ носили предварительный характер. В настоящей работе излагается результат спецификации распределения и расселения *A. paradoxus* на хозяине с учетом возможных факторов, влияющих на этот процесс.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для работы собран в 1983—1986 гг. на Куршском заливе Балтийского моря (научная база АтлантНИРО, п. Лесное). Ежемесячно вскрывали, как правило, 15—20 экз. судака, в зимние месяцы несколько меньше. Всего исследовано 1025 экз. рыб возраста от 0+ до 9+, из них 511 рыб — 1+—9+.

Вскрытие рыб, сбор и фиксацию моногеней проводили по общепринятой методике. Для работы брали только живую рыбу, жабры которой или просматривали сразу, или фиксировали 4%-ным раствором формалина для последующей обработки. Наряду с жабрами смотрели истмус. Места обнаружения червей отмечали на отдельных карточках (для каждой рыбы и жабры отдельно) с последующим переносом данных в сводный журнал.

Жабры пронумерованы с 1-й по 4-ю от переднего конца к заднему, при этом каждая из них произвольно разделена еще на три равных по площади сектора —

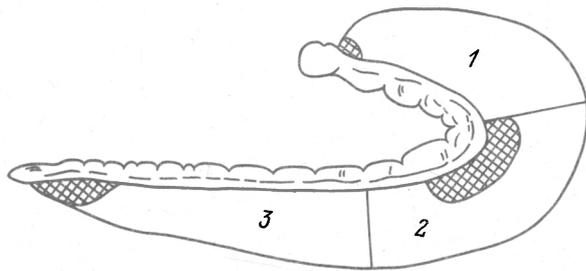


Рис. 1. Типичная локализация *A. paradoxus* на жабре.

1 — спинной сектор; 2 — срединный; 3 — брюшной.

брюшной, средний и спинной (рис. 1). На каждой жабре мы различаем: внешнюю поверхность — поверхность полужабр между двумя соседними жабрами и внутреннюю — поверхность между двумя полужабрами одной и той же жабры.

Для вычисления статистически достоверных различий численности паразитов на жабрах и различных секторах отдельной жабры были использованы критерии Фишера, Колмогорова и Смирнова.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В распределении *A. paradoxus* по жабрам в целом обнаруживается их предпочтительная встречаемость на 4-й паре, затем — по степени убывания — 1—3-й (табл. 1, 2). Почти 60 % червей локализуется на 4-й и 1-й парах жабр; на 4-й паре жабр черви располагаются в основном на полужабре, прилегающей к выстилке жаберной полости, а на 1-й паре — на полужабре, прилегающей к жаберной крышке. При этом паразиты предпочитают место крутого изгиба жабр — у границы между срединным и спинным секторами.

Нами установлено, что *A. paradoxus* локализуется преимущественно в трех местах жабр — на окончаниях брюшного и спинного секторов и на границе срединного и спинного (рис. 1). Помимо этого, при локализации на окончании спинного сектора черви предпочитают заселять ту его часть, которая прилегает к истмусу.

На всех жабрах *A. paradoxus* встречается главным образом у основания лепестков I порядка, на их внешней поверхности. Прикрепительный диск червя располагается таким образом, что спинные и брюшные срединные крючья попарно вонзаются в две соседние респираторные складки. В местах

Т а б л и ц а 1

Распределение *A. paradoxus* по жабрам судака

Жабры	Всего паразитов	Количество паразитов на одной жабре	Доля от общего числа обнаруженных паразитов
1-я	10 760	21.23	24.91
2-я	8887	17.56	20.57
3-я	7895	15.60	18.27
4-я	13 812	27.30	31.97
Истмус	1853	3.66	4.28

Примечание. Приведены данные 511 экз. обследованных рыб в возрасте 1+—9+.

Т а б л и ц а 2

Степень достоверности разности численности *A. paradoxus* на жабрах судака (критерий Фишера)

Жабры	Критерий достоверности разности	Достоверность различий
1—2-я	11.49	+++
1—3-я	27.05	+++
1—4-я	28.72	+++
2—3-я	3.77	—
2—4-я	71.70	+++
3—4-я	124.05	+++

Примечание. Здесь и в табл. 4, 6, 8: — — нет различий; + — различия обычные (95 %); ++ — различия повышенные (99 %); +++ — различия высокие (99.9 %).

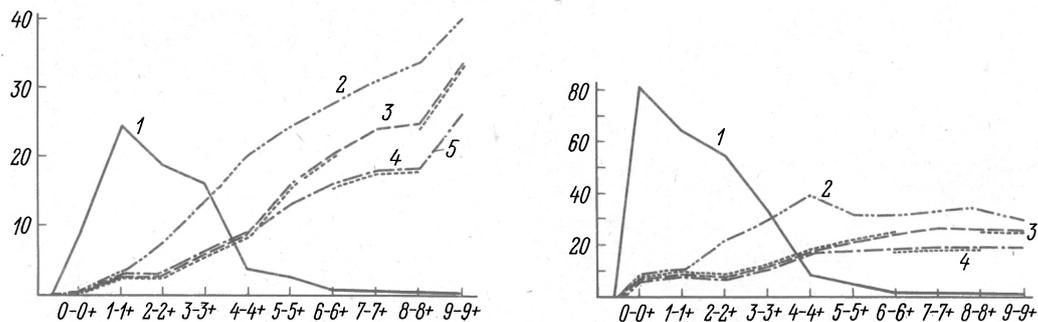


Рис. 2. Распределение *A. paradoxus* по жабрам в популяции.

1 — истмус; пары жабр: 2 — 4-я, 3 — 1-я, 4 — 3-я, 5 — 2-я; по оси абсцисс — возраст рыб; по оси ординат — интенсивность заражения.

Рис. 3. Распределение *A. paradoxus* по жабрам судака.

По оси абсцисс — возраст рыб; по оси ординат — экстенсивность заражения. Остальные обозначения такие же, как и на рис. 2.

прикрепления паразита жаберная ткань воспалена, в результате диск как бы погружен в нее.

Полученные данные свидетельствуют о четком влиянии на распределение *A. paradoxus* по микробиотопам в популяции судака таких факторов, как возраст хозяина (рис. 2,3; табл. 3,4), сезон года (табл. 5,6), интенсивность заражения паразитом (табл. 7,8).

Из результатов обследования 1025 экз. рыб возраста 0+—9+ следует, что в первый год жизни хозяина черви предпочитают локализоваться на истмусе, почти отсутствуя на жабрах. В последующие годы происходит снижение их числа на истмусе до 1% от общего числа моногеней на рыбе. Одновременно с уменьшением числа паразитов на истмусе происходит его увеличение на

Т а б л и ц а 3

Распределение *A. paradoxus* на судаке в зависимости от его возраста

Возраст, лет	Число обследованных рыб, экз.	Жабра				Сектор			Истмус
		1-я	2-я	3-я	4-я	брюшной	срединный	спинной	
1—1+	21	1.57	3.38	4.48	4.33	10.60	2.35	0.20	23.57
		4.21	9.06	11.99	11.61	29.22	7.01	0.64	63.13
2—2+	29	2.79	2.13	3.48	7.48	9.62	5.72	0.96	19.03
		8.00	6.12	9.97	21.42	26.85	16.09	2.57	54.49
3—3+	22	7.64	6.13	6.59	14.09	13.54	19.40	1.04	20.00
		14.02	11.27	12.10	25.88	25.20	36.05	2.02	36.73
4—4+	14	10.07	8.21	9.28	20.36	16.93	29.57	1.42	4.21
		19.32	15.75	17.81	39.04	32.47	56.71	2.74	8.08
5—5+	39	17.46	16.44	13.30	24.49	22.10	46.39	3.15	2.82
		23.43	22.06	17.87	32.86	29.66	62.22	4.34	3.78
6—6+	129	23.44	19.26	16.46	28.23	26.36	56.58	4.08	0.80
		26.46	21.88	18.69	32.06	30.00	64.41	4.67	0.91
7—7+	148	24.51	18.75	17.43	31.14	28.22	59.49	4.50	0.85
		26.47	20.21	18.80	33.60	30.33	63.92	4.85	0.92
8—8+	74	25.00	20.27	18.34	33.74	31.92	60.47	5.05	0.85
		25.45	20.63	18.68	34.36	32.47	61.51	5.14	0.88
9—9+	35	34.66	32.80	26.49	40.74	50.51	74.57	10.00	0.68
		25.60	24.23	19.56	30.10	37.21	54.92	7.87	0.51

Примечание. В числителе показано среднее число паразитов, экз. В знаменателе — доля обнаруженных паразитов от общего числа на рыбе, %.

Таблица 4

Степень достоверности разности (D) численности *A. paradoxus* на судаке в зависимости от его возраста (критерий Фишера)

Возраст, лет	Показатели	Жабра						Жабры—истмус				Секторы жабр			Секторы—истмус		
		1—2-я	1—3-я	1—4-я	2—3-я	2—4-я	3—4-я	1-я—истмус	2-я—истмус	3-я—истмус	4-я—истмус	брюшной—срединный	брюшной—спинной	срединный—спинной	брюшной—истмус	срединный—истмус	спинной—истмус
1—1+	F_d	2.93	4.66	4.37	0.67	0.32	0.09	14.82	12.34	10.82	11.04	10.72	16.99	16.56	18.34	22.14	28.11
	D	—	+	+	—	—	—	+++	++	++	++	++	+++	+++	+++	+++	+++
2—2+	F_d	0.89	0.51	8.79	4.70	12.21	6.64	33.24	36.80	30.48	17.04	4.57	34.99	15.92	17.34	23.44	41.12
	D	—	—	++	+	+++	+	+++	+++	+++	+++	+	+++	+++	+++	+++	+++
3—3+	F_d	0.75	0.78	11.86	0.001	21.80	18.49	8.72	11.49	10.69	1.81	3.55	36.68	58.08	14.04	3.21	69.04
	D	—	—	++	—	+++	+++	++	++	++	—	—	+++	+++	+++	—	+++
4—4+	F_d	0.55	0.43	6.70	0.16	9.41	7.36	5.37	2.55	3.54	16.53	3.88	28.63	23.79	2.42	17.13	2.04
	D	—	—	+	—	++	+	+	—	—	+++	—	+++	+++	—	+++	—
5—5+	F_d	0.09	0.18	2.92	9.86	4.21	12.85	46.85	43.34	26.62	55.59	16.43	40.32	67.85	17.51	71.08	3.59
	D	—	—	—	++	+	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	—
6—6+	F_d	4.74	14.56	6.85	2.34	0.50	38.76	77.44	71.38	65.30	83.11	79.27	170.42	309.50	121.44	408.04	21.74
	D	+	+++	++	—	—	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
7—7+	F_d	8.33	10.32	9.11	0.43	28.90	38.68	76.94	70.34	65.83	85.14	87.28	152.93	386.07	124.41	409.37	15.11
	D	++	++	++	—	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
8—8+	F_d	2.26	6.70	7.11	6.28	14.80	26.41	77.41	72.11	71.17	87.03	28.10	79.25	149.65	91.48	169.34	16.03
	D	—	+	++	+	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
9—9+	F_d	0.10	2.33	0.90	1.42	0.88	6.23	88.02	85.19	78.91	93.15	6.58	46.08	71.55	87.04	408.04	28.03
	D	—	—	—	—	—	+	+++	+++	+++	+++	++	+++	+++	+++	+++	+++

Т а б л и ц а 5
Распределение *A. paradoxus* по жабрам судака в зависимости от сезона

Жабры	Всего паразитов	В среднем на одну рыбу	Доля от общего числа обнаруженных паразитов
Лето (июль—август)			
1-я	2670	24.05	25.82
2-я	1963	17.68	18.98
3-я	2003	18.08	19.42
4-я	3700	33.33	35.78
Зима (декабрь—февраль)			
1-я	2431	28.27	27.20
2-я	2071	24.08	23.08
3-я	1639	19.19	18.17
4-я	2831	32.91	31.55

Примечание. Летом исследовано 111 экз., зимой — 86 экз. рыб.

Т а б л и ц а 6
Степень достоверности различий численности *A. paradoxus* на жабрах судака в зависимости от сезона (критерий Фишера)

Жабры	Критерий достоверности разности	Достоверность различий
1—1-я	3.20	—
2—2-я	7.22	++
3—3-я	0.29	—
4—4-я	0.03	—

Т а б л и ц а 8
Степень достоверности различий численности *A. paradoxus* на жабрах судака в зависимости от интенсивности заражения (критерий Колмогорова и Смирнова, λ)

Жабры	Критерий достоверности разности	Достоверность различий
1—1-я	1.27	—
2—2-я	1.42	++
3—3-я	1.31	—
4—4-я	1.58	++

Т а б л и ц а 7
Распределение *A. paradoxus* по жабрам судака в зависимости от интенсивности заражения

Жабры	Всего паразитов	В среднем на одной рыбе	Доля от общего числа обнаруженных паразитов
Интенсивность заражения от 0 до 50			
1-я	1010	9.01	26.50
2-я	712	6.28	18.68
3-я	671	5.99	17.61
4-я	1418	12.66	37.21
Интенсивность заражения от 150 и выше			
1-я	2994	51.62	25.28
2-я	2937	50.64	24.80
3-я	2400	41.37	20.27
4-я	3511	60.53	29.65

Примечание. При интенсивности заражения до 50 исследовано 112 экз., от 150 и выше — 58 экз. рыб.

брюшном и среднем секторах, достигая соответственно 30 и 60 %. Затем число червей стабилизируется и остается таковым в течение жизни хозяина. В спинном секторе количество *A. paradoxus* на всех жабрах на протяжении жизни рыбы постоянно низкое, около 5—6 % (рис. 4, 5).

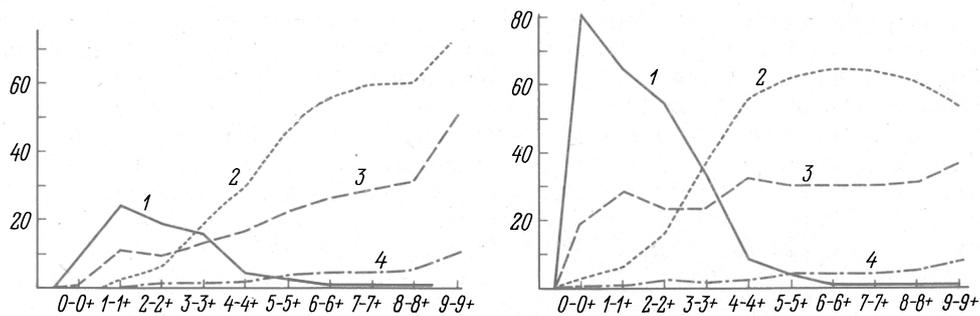


Рис. 4. Изменения локализации *A. paradoxus* по секторам жабр в зависимости от возраста судака.

1 — истмус; секторы: 2 — средний, 3 — брюшной, 4 — спинной.
Остальные обозначения такие же, как на рис. 2.

Рис. 5. Изменения локализации *A. paradoxus* по секторам жабр в зависимости от возраста судака.

По оси абсцисс — возраст рыб; по оси ординат — экстенсивность заражения.
Остальные обозначения такие же, как и на рис. 4.

Влияние сезона на распределение моногений изучено на рыбах, просмотренных в декабре—феврале и в июле—августе (табл. 5, 6). Всего исследовано 197 рыб возраста 6+—9+. Достоверности различий зараженности рыб, обследованных весной и осенью, по сравнению с зимними не обнаружено.

Для изучения пространственного распределения *A. paradoxus* на жабрах в зависимости от интенсивности инвазии брали рыб с числом червей до 50 на 1 рыбу и свыше 150 (табл. 7, 8). Всего было исследовано 170 рыб возраста 5+—9+. В расчет не принимались рыбы, выловленные зимой.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Большинство исследователей связывает распределение моногений на жабрах рыб с тем, что жабры являются комплексом экологически разнообразных биотопов, и число червей находится в прямой или обратной зависимости от объема водного потока, омывающего жабру (Hughes, Morgan, 1973; Ясюк, 1986, и др.). Используя в качестве индикаторов гложидий двустворчатого моллюска, Полинг (Paling, 1968) экспериментально показал, что наибольший поток воды проходит через 2—3-ю пары жабр. Этот эксперимент был повторен Вуттенем (Wotten, 1974), который отметил, что число моногений на жабрах ерша непропорционально объему воды, омывающему жабры. Ясюк (1986), используя этот же «глохидиевый тест», доказал, что количество дактилогирисов на жабрах леща и плотвы находится в прямой зависимости от объема потока воды, омывающего жабры.

Можно предположить, что у судака наиболее слабый поток воды создается на полужабрах 4-й и 1-й пар жабр, прилегающих соответственно к выстилке жаберной полости и жаберной крышке, а также на окончаниях брюшных секторов, прилегающих к истмусу. В этих местах локализуется соответственно 21.43, 16.7 и 27.95 % от общего числа паразитов на жабрах, т. е. значительно больше, чем на соответствующих участках 2-й и 3-й пар жабр; по-видимому, *A. paradoxus* предпочитает участки жабр с минимальным потоком воды.

Однако при рассмотрении пространственного распределения *A. paradoxus* по жабрам на протяжении жизни хозяина (табл. 3, 4; рис. 2—3) видно, что у рыб младших возрастных групп локализация червей значительно отличается от таковой у взрослых рыб. У судаков младших возрастных групп (0—2+) выявлена предпочтительная локализация паразитов на истмусе, что, по нашему

мнению, носит адаптивный характер. С одной стороны, это связано с морфологией червя: имея довольно крупные размеры тела, при относительно малых размерах прикрепительного диска, слабо дифференцированных наружном и внутреннем отростках и лезвии срединных крючьев по сравнению с таковыми у дактилогирид, червь может быть легко смыт водным потоком, омывающим жабры. С другой стороны, *A. paradoxus* может повредить еще очень нежные жаберные лепестки и привести к гибели хозяина (Старовойтов, 1986а). И только у 2-летних судаков начинает увеличиваться число червей сперва на 4-й паре жабр, которое к 3-летнему возрасту рыб достигает 30 % от общего числа червей и поддерживается на протяжении всей жизни хозяина. Несколько позже начинает увеличиваться количество червей на 1-й паре жабр, к 6-летнему возрасту оно достигает 25 % и далее поддерживается на этом уровне. На 2—3-й парах жабр постоянно обитает 18—20 % от общего числа червей. Выявленные различия носят достоверный характер (табл. 4).

Увеличение числа червей зимой на 2-й паре жабр по сравнению с таковым летом (табл. 5), видимо, вызвано особенностями поведения судака. Летом судак активен, зимой он более пассивен и предпочитает «стоять» на глубоких местах. Как следствие этого, происходит смена ритма и типа дыхания, и, таким образом, изменяются скорость водного потока и его объем, проходящий через жабры, а возможно, происходит и определенное перераспределение потока по жабрам.

Изменение распределения *A. paradoxus* по жабрам судака при высокой интенсивности инвазии (табл. 7) по сравнению с таковым у рыб с низкой интенсивностью заражения, вероятнее всего, вызвано повышением как пищевой конкуренции у паразитов, так и конкуренцией за место обитания. Это заставляет часть червей заселять участки жабр с менее благоприятными условиями, каковыми являются 2-я и 3-я пара жабр.

Таким образом, основополагающими факторами в распределении *A. paradoxus* по жабрам судака, вероятно, служат не только скорость и объем водного потока, омывающего жабры, активный поиск самим червем мест оптимальной локализации, но и плотность популяции паразита, биология хозяина и сезон.

Поскольку на распределение моногеней по жабрам может влиять ряд факторов, что наглядно показано приведенными выше примерами, необходимо с достаточной осторожностью подходить к тем опубликованным данным, где эти показатели не учитывались.¹

Л и т е р а т у р а

- Д о р о в с к и х Г. Н., М а т р о х и н а С. Н. Распределение некоторых видов паразитов на жабрах ерша // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 1. С. 64—68.
- Ж а р и к о в а Т. И. Влияние скорости течения на численность и локализацию паразитов рода *Dactylogyrus* Dies., 1850 (Monogenea) // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1986, № 53/56. С. 185—194.
- И з ю м о в а Н. А., Ж а р и к о в а Т. И. О некоторых особенностях распределения *Dactylogyrus anchoratus* и *D. chranilowi* Monogenoidea (Beneden) Burchowsky, 1937; *Dactylogyrus* Burchowsky, 1937 на жабрах карася, карпа и синца // Гидробиологические характеристики водохранилищ Волжского бассейна. Л.: Наука, 1982. С. 89—100.
- И з ю м о в а Н. А. и др. Некоторые факторы, определяющие численность и структуру популяции дактилогирид карповых рыб // Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982. С. 17—31.
- С т а р о в о й т о в В. К., Г е р а с е в П. И., Х о т е н о в с к и й И. А. Распределение по хозяевам некоторых видов диплозид и *Ancyrocephalus paradoxus* // 8-е Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. Астрахань, апрель, 1985. (Тез. докл.) Л., 1985. С. 130—132.
- С т а р о в о й т о в В. К. Особенности локализации *Ancyrocephalus paradoxus* (Monogenea) на судаке *Stizostedion lucioperca* // Паразитология. 1986а. Т. 20, вып. 6. С. 491—492.
- С т а р о в о й т о в В. К. Об особенностях заражения и локализации *Ancyrocephalus paradoxus* в зависимости от возраста хозяина // Тез. 10-й конф. УрНОП. Ч. 2. 1986б. С. 235.

¹ Автор считает приятным долгом выразить свою благодарность А. В. Гаевской, П. И. Герасеву, А. В. Гусеву и О. Н. Пугачеву за ценные советы, помощь и замечания.

- Ш м и д т В. М. Математические методы в ботанике. Л.: Наука, 1984. С. 35—37.
- Я с ю к В. П. О некоторых особенностях распределения дактилогирисов и глохий двусторчатых моллюсков на жабрах леща, плотвы и синца // Экология и физиология рыб Куйбышевского водохранилища. Ульяновск, 1986. С. 129—135.
- C e r f o n t a i n e P. Contribution a l'etude des Octocotylides // Arch. Biol. 1896. Vol. 14 (13). P. 497—560.
- C e r f o n t a i n e P. Contribution a l'etude des Octocotylides. IV Nouvelles observation de Dactylocotyle luscae // Arch. Biol. 1898. Vol. 15, N 2. P. 301—328.
- H u g h e s G. M., M o r g a n M. The structure of fish gills in relation to their respiratory function // Biol. Rev. 1973. Vol. 48. P. 419—475.
- F r a n k l a n d H. M. T. The life history and bionomics of *Diclidophora denticulata* (Trematoda: Monogenea) // Parasitology, 1955. Vol. 45, N 3/4. P. 313—351.
- G r o b e n G. Beobachtungen über die Entwicklung verschiedener Arten von Fischschmarotzern aus der Gattung *Dactylogyrus* // Z. Parasitenkunde. 1940. Vol. 11, N 5. P. 611—636.
- O w e n I. L. The attachment of the monogenean *Diplozoon paradoxus* to the gills of *Rutilus rutilus* L. I. Microhabitat and adhesive attitude // Parasitology. 1963. Vol. 53. P. 455—461.
- P a l i n g J. E. A method of estimating the relative volumes of water flowing over the different gills of a freshwater fish // J. exp. Biol. 1968. Vol. 48. P. 533—544.
- W i l e s M. The occurrence of *Diplozoon paradoxum* Nordmann 1832 (Trematoda: Monogenea) in certain waters of northern England and its distribution on the gills of certain Cyprinidae // Parasitology. 1968. Vol. 58. P. 61—70.
- W o t t e n R. The spatial distribution of *Dactylogyrus amphibothrium* on the gills of ruffe *Gymnocephalus cernua* and its relation to the relation amounts of water passing over the parts of the gills // J. of Helminthol. 1974. Vol. 48. P. 167—174.

АтлантНИРО, Калининград

Поступила 3. 09. 1987

THE DISTRIBUTION OF *ANCYROCEPHALUS PARADOXUS* (MONOGENEA,
ANCYROCEPHALIDAE) ON GILLS OF *STIZOSTEDION LUCIOPERCA*

V. K. Starovoytov

S U M M A R Y

A study of the distribution of *Ancyrocephalus paradoxus* in gill microbiotopes of *Stizostedion lucio-perca* has shown that the main factors affecting it are not only the speed and direction of the ventilation stream washing the gills and active search for the places of optimal habitat by the parasite itself but also the density of the parasite population, host's age and biology, and season.
