

УДК 578.895.133 : 547.553.2

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЗАРАЖЕННОСТИ ЛОСОСЕВИДНЫХ РЫБ
ОЗ. БАЙКАЛ СКРЕБНЯМИ *ECHINORHYNCHUS SALMONIS*
И *E. TRUTTAE* (ACANTHOCEPHALA: ECHINORHYNCHIDAE)

© Д. Р. Балданова, Н. М. Пронин

Установлены различия годовых циклов относительной численности и возрастной структуры гемипопуляции скребней *Echinorhynchus salmonis* Muller, 1784 и *E. truttae* Schrank, 1788 у разных видов дефинитивных хозяев (*Coregonus autumnalis migratorius*, *Coregonus lavaretus*, *Thymallus arcticus baicalensis*), которые зависят от особенностей годового физиологического ритма рыб.

Сведения о сезонных изменениях зараженности рыб скребнями неоднозначны. Для ряда видов скребней (*Neoechinorhynchus rutili*, *Echinorhynchus gadi*, *E. salmonis*, *E. truttae*, *Acanthocephalus lucii*, *A. jacksoni*, *A. parcsidei*) отмечена сезонная периодичность встречаемости (Комарова, 1950; Шульман, Шульман-Альбова, 1953; Tedla, Fernando, 1970; Awachie, 1972; Muzzal, Rabalais, 1975; Amin, 1975; Moravec, 1984).

Для других видов, таких как *Echinorhynchus clavula* и *Pomphorhynchus laevis* (Chubb, 1964; Hine, Kennedy, 1974), сезонная периодичность в интенсивности и экстенсивности заражения не обнаружена. Для скребня *Echinorhynchus salmonis* установлена сезонность зараженности желтого окуня в оз. Онтарио (Tedla, Fernando, 1970), а зараженность рыб оз. Мичиган тем же видом не имеет ясной сезонной периодичности (Amin, Burtous, 1977).

Для выяснения этих противоречий, вероятно, необходимы исследования не только динамики зараженности, но и сезонных изменений возрастной структуры популяции скребней.

В настоящей статье представлены результаты исследования сезонной динамики относительной численности и возрастной структуры гемипопуляции скребней *E. salmonis* и *E. truttae* в оз. Байкал. Дефинитивными хозяевами этих паразитов являются хозяйственно и экологически важные виды рыб: байкальский сиг *Coregonus lavaretus* (для *E. truttae*), байкальский омуль *Coregonus autumnalis migratorius* (для *E. salmonis*), черный хариус *Thymallus arcticus baicalensis* (при смешанной инвазии *E. truttae* и *E. salmonis*).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сезонные изменения зараженности лососевидных рыб Чивыркуйского залива оз. Байкал проанализированы по результатам гельминтологических вскрытий за разные сезоны 1983—1984 и 1990—1994 гг. При этом данные вскрытий в одном месяце разных лет суммировались. Исследовано 926 экз. омуля в возрасте 4+—5+, 590 экз. хариуса — 3+—9+, 417 экз. сига — 6+—14+.

Возрастная структура гемипопуляции скребней в дефинитивных хозяевах устанавливалась по степени развития репродуктивной системы самок, по общепринятой в исследованиях скребней методике: I стадия — стадия яйцевых шаров, II — стадия яйцевых шаров и формирующихся яиц, III — стадия яйцевых шаров, формирующихся и зрелых яиц.

В настоящей статье под яйцом понимается развивающийся эмбрион, с момента оплодотворения яйца и выхода его из яичника до формирования эмбриональной личинки, выделяемой паразитом во внешнюю среду и способной заражать промежуточного хозяина. Доверительные интервалы найдены по Ройтману и Лобанову (1985). Названия видов даны по Ямагути (Yamaguti, 1963).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Echinorhynchus salmonis — омуль. Экстенсивность заражения скребнем прибрежной экоформы байкальского омуля в течение года невысокая. В сезонной динамике наблюдается ее увеличение в определенный период (февраль), с достоверно выраженным максимумом в марте—мае (рис. 1, а). В представительной июньской выборке вскрытых омулей акантоцефалы не найдены. С июля по январь зараженные омули встречаются единично. Аналогична и динамика относительной численности скребня у омуля по индексу обилия (ИО): наибольшие величины этого показателя зарегистрированы в феврале—мае, с пиком в марте (рис. 1, б).

Молодые скребни с яйцевыми шарами начинают встречаться у омуля с августа. В период с сентября по февраль (включительно) отмечались скребни только I и II стадий зрелости. Рост зараженности в феврале—марте идет за счет увеличения доли этих гельминтов. Но уже в марте часть скребней созревает (16.7 %). В мае половозрелые гельминты составляют 80 % гостальной гемипопуляции, а молодые

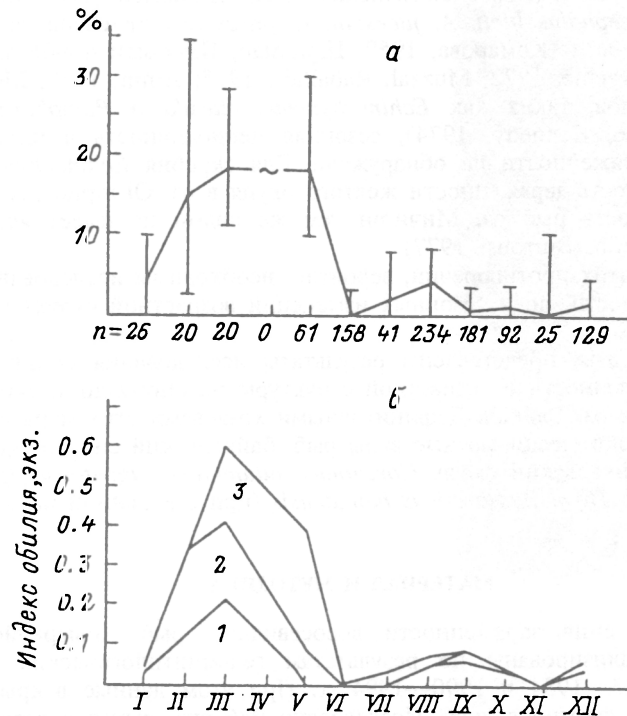


Рис. 1. Сезонная динамика зараженности омуля *E. salmonis*.

а — экстенсивность инвазии (%); б — индекс обилия (экз.) и возрастная структура популяции (%):
 1 — I стадия зрелости; 2 — II стадия зрелости; 3 — III стадия зрелости.

Fig. 1. Seasonal dynamics of infestation of *Coregonus autumnalis migratorius* with *E. salmonis*.

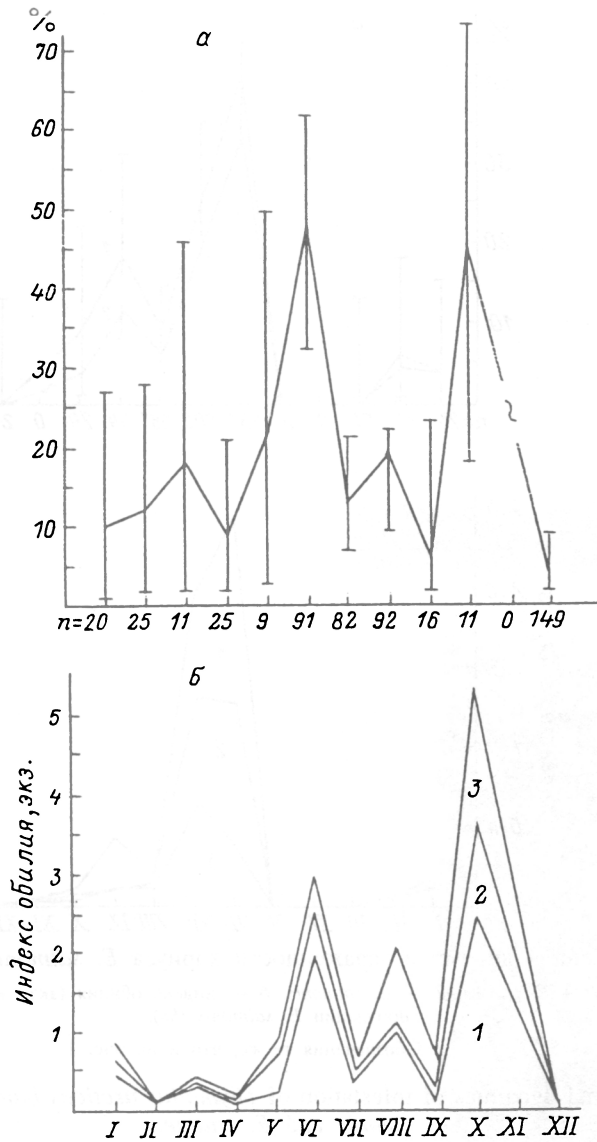


Рис. 2. Сезонная динамика зараженности сига *E. truttae*.
 Обозначения те же, что на рис. 1.

Fig.2. Seasonal dynamics of infestation of *Coregonus lavaretus* with *E. truttae*.

гельминты I стадии отсутствуют. Вероятно, в мае идут интенсивный процесс продуцирования яиц и отход гельминтов из кишечника дефинитивного хозяина, хотя единичные половозрелые скребни изредка могут встречаться в июле—августе.

Echinorhynchus truttae — сиг. У исследованных нами байкальских сигов 98.2 % всех найденных скребней относятся к *E. truttae* и только 1.8 % — к *E. salmonis*, поэтому сезонную динамику зараженности можно проследить только для первого вида. Сезонный ход экстенсивности зараженности сига *E. truttae* имеет два пика — в июне и октябре (рис. 2, а), при этом только июньский максимальный уровень зараженности (49 %) достоверно отличается по доверительному интервалу

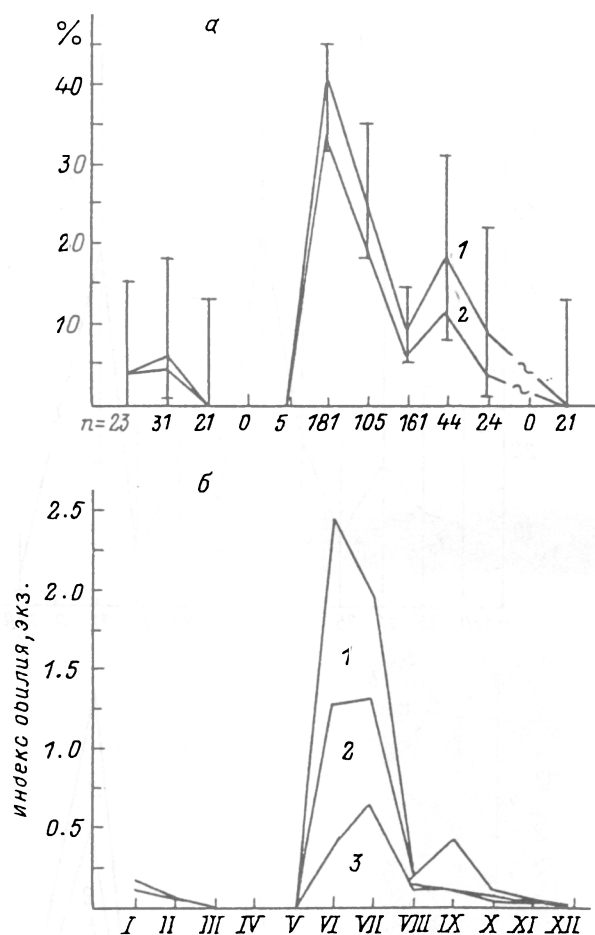


Рис. 3. Сезонная динамика зараженности хариуса *E. salmonis* и *E. truttae*.
 1 — *E. salmonis* + *E. truttae*, 2 — *E. salmonis*; б — индекс обилия (экз.) и возрастная структура популяции *E. salmonis* (%).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 3. Seasonal dynamics of infestation of *Thymallus arcticus baicalensis* with *E. salmonis* and *E. truttae*.

от зараженности сигов в январе—мае, июле—сентябре и декабре. ИО скребней имеет невысокие показатели с незначительными колебаниями в течение зимнего (декабрь—февраль) и весеннего (март—апрель) периодов. В летне-осеннее время относительная численность скребня периодически колеблется: пики наблюдаются в июне, августе и октябре (рис. 2, б). Молодые черви встречаются в кишечнике сига во все сезоны. Относительное количество их велико в январе—марте (рис. 2, а) и в июне—июле, уменьшаясь в апреле—мае и сентябре до 16.7 %. Созревающие и зрелые самки также присутствуют во все сезоны. Зрелые самки преобладают в августе (46.2 %) и сентябре (58.3 %). Вероятно, заражение сига скребнями происходит круглогодично, с пиками в конце зимы—начале весны и середине лета.

Echinorhynchus salmonis — хариус. Хариус, как и сиг, заражен двумя видами скребней *E. salmonis* и *E. truttae*, но преимущественно *E. salmonis* (84 % численности гельминтов).

Высокая зараженность зарегистрирована в летний период (июнь—июль) с максимумом в июне (42.5 %, ИО 2.5 экз.). Весной зараженность снижается до минимума (рис. 3, а). Зимой скребни регистрируются единично, а с марта по май включительно не отмечены. Примерно равное соотношение молодых, созревающих и зрелых самок в июне—июле (период максимальной зараженности) показывает, что основное заражение происходит в это время, а созревание скребней в дефинитивном хозяине идет очень быстро (рис. 3, б).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сезонную изменчивость зараженности животных паразитами обычно априори связывают с первично-периодическими факторами, главным из которых для пойкилотермных животных является температура.

По мнению Чабба (Chubb, 1964), температура может играть основную роль в определении сезонной периодичности развития некоторых акантоцефал. Амин (Amin, 1975), анализируя литературные данные, обнаружил, что у всех хозяев скребней, зараженных *Gracilisentis gracilisentis*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Echinorhynchus gadi*, *Acanthocephalus jacksoni*, *A. parcsidei*, пик зараженности наблюдается весной, затем он резко падает и полностью отсутствует летом. Он объясняет это температурным градиентом. При высокой температуре (20°) у скребней уменьшается способность к прикреплению и выживанию в кишечнике дефинитивного хозяина (Moravec, 1984; Awachie, 1972; Kennedy, 1972).

Опосредованное влияние температуры на сезонность заражения скребнями проявляется через миграцию хозяев и изменение их рациона.

Для оз. Байкал характерен относительно стабильный годовой цикл температурного режима поверхностных вод. При этом диапазон сезонных изменений температур закономерно уменьшается с глубиной. На глубине 50 м разница между максимальной и минимальной температурами составляет около 5°, на глубине 100 м — менее 3°, а на глубинах свыше 250 м температурные колебания — в пределах долей градуса (Кожов, 1972; Шимараев, 1977; Байкал. Атлас, 1993).

Исследуемые виды лососевидных рыб, нагуливаясь зимой и в начале весны в мелководных губах залива, при расплывании льда и прогревании воды уходят в более глубоководные и холодные части залива или открытый Байкал, где сезонные изменения температуры воды минимальны. Можно предполагать, что непосредственное влияние температуры на скребней в оз. Байкал незначительно. Так, независимость зараженности от сезона, по нашим предварительным данным, наблюдается при инвазии *E. clavula* налима. Подобная картина описана Чаббом (Chubb, 1964) в озере со стабильным температурным режимом (оз. Ллин Тегид). Наоборот, в водоемах с большими сезонными колебаниями температур (оз. Онтарио) у этого вида была отмечена сезонная периодичность (Tedla, Fernando, 1970).

Некоторые исследователи (Muzzal, Bullock, 1978) полагают, что температура не является фактором, влияющим на сезонность созревания самок скребней. Однако, по данным Амина (Amin, 1975), заражение рыб скребнями в основном происходит в холодное время года, созревание скребней — в теплое. У *E. salmonis*, паразитирующего у омуля, действительно основное заражение (увеличение частоты встречаемости и индекса обилия) наблюдается в феврале—марте. Но у хариуса, у которого также доминирует *E. salmonis*, максимум зараженности приходится на июнь—июль. Созревание у скребней происходит быстро. В течение 2—3 мес. основная масса скребней выметывает яйца и покидает дефинитивных хозяев. Возможно некоторое ускорение развития при повышении температуры летом и осенью. Однако у омуля новое заражение появляется в августе, в течение осени и зимы наблюдается накопление червей, а зрелыми они становятся только в феврале. Вероятно, это объясняется тем, что при невысокой плотности популяции самки могут оставаться на I стадии развития длительное время, до того момента, когда в дефинитивном хозяине не будут находиться одновременно и самец, и самка. После копуляции

развитие проходит быстро: в течение месяца самки достигают III стадии развития. У хариуса также при невысокой плотности популяции самки длительное время остаются на первой стадии зрелости.

Основное влияние температуры на динамику зараженности рыб скребнями сводится, вероятно, к изменению экологических условий, влияющих на связи промежуточных и дефинитивных хозяев. Скребни являются чрезвычайно пластичными организмами в отношении среды I порядка. Они могут паразитировать не только у разных видов, но и нередко у представителей разных семейств и отрядов (Петроченко, 1956; Хохлова, 1986). Поэтому частота встречаемости скребней в определенном виде хозяина определяется в основном трофическими связями промежуточных и дефинитивных хозяев.

Жизненный цикл скребней в оз. Байкал протекает с участием гаммарид. Согласно литературным данным (Заика, 1985), промежуточными хозяевами *E. salmonis* здесь являются гаммариды *Micrurus ciliodorsalis*, *M. possolskii*, *Gmelinoides fasciatus*, промежуточными хозяевами *E. truttae* — *M. possolskii*.

В Чивыркуйском заливе омуль летом питается зоопланктоном, при прогревании прибрежий омуль отходит в более глубокие слои, а затем распространяется за пределы залива. На глубинах его обычный рацион летом — макрогектопус *Macrohectopus branickii* (Dyb) и молодь рыб. Зимой в период наименьшей численности макрогектопуса к этим основным компонентам добавляются бентосные организмы, в основном донные амфиподы. С марта начинается миграция омуля с мест зимовки на мелководные участки озера, в этот период отмечена очень низкая интенсивность питания (Гурова, Пастухов, 1974; Волерман, Конторин, 1983). Таким образом, имеющаяся периодичность в зараженности омуля скребнем *E. salmonis* объясняется увеличением потребления донных гаммарид — промежуточных хозяев скребней. Кроме того, заражение омуля в некоторой степени происходит при поедании байкальских подкаменщиков рыб, которые в свою очередь связаны трофическими связями с донными амфиподами.

Сиг является типичным бентофагом. В литорали Байкала он питается в летний и осенний периоды моллюсками и бокоплавами (Тугарина, Купчинская, 1977). Однако если питание бокоплавами происходит весь год, непонятно существование пика зараженности в конце лета. Здесь возможны две причины. Во-первых, в конце весны и в начале лета общее количество потребляемых сигом бокоплавов увеличивается из-за повышения интенсивности питания. Во-вторых, не исключена сезонная динамика зараженности промежуточных хозяев.

Хариусы Байкала начинают нагул после вскрытия Байкала, потребляя имаго ручейников и бокоплавов. В течение нагульного периода спектр пищевого комка усложняется, однако амфиподы составляют его значительную часть. К концу нагульного периода эврифагия заменяется бентосоядностью и хищничеством, когда хариус переключается на бокоплавов, личинок ручейников и бычков. В октябре—ноябре и в течение всей зимы хариус питается бычками, их молодь и бокоплавами. Наибольшая пищевая активность характерна для хариуса, который откармливается перед и после нереста (конец весны—начало лета), а в течение зимовки (январь—февраль) хариус питается вяло (Тугарина, 1981), пик зараженности хариуса скребнями совпадает с пиком интенсивности питания. Заражение происходит в основном при поедании гаммарид, а хариуса старших возрастов (8+—9+) — также при потреблении подкаменщиков.

Динамика зараженности разных видов хозяев одними и теми же видами скребней в одинаковых температурных условиях (*E. salmonis* — омуль, *E. truttae* — сиг, *E. salmonis* — хариус, *E. truttae* — хариус) различна. И наоборот, наблюдается сходная картина зараженности одного вида хозяина (хариус) разными видами скребней (*E. salmonis*, *E. truttae*). Это также наряду с совпадением динамики зараженности с динамикой потребления промежуточных хозяев позволяет сделать вывод о том, что сезонный ход зараженности байкальских лососевидных рыб скребнями определяется годовым циклом трофических связей дефинитивных и промежуточных хозяев.

Список литературы

- Байкал. Атлас. М., 1993. 160 с.
- Волерман И. Б., Конторин В. В. Биологические сообщества рыб и нерпы в Байкале. Новосибирск: Наука, 1983. 248 с.
- Гурова Л. А., Пастухов В. Д. Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. Новосибирск: Наука, 1974. 186 с.
- Заика В. Е. Паразитофауна рыб озера Байкал. М.: Наука, 1985. 106 с.
- Кожов М. М. Очерки по байкаловедению. Иркутск, 1972. 254 с.
- Комарова М. С. К вопросу о жизненном цикле скребня *Acanthocephalus lucii* Mull. // ДАН СССР. 1950. Т. 70, № 2. С. 359—360.
- Петроченко В. И. Акантоцефалы домашних и диких животных. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 435 с.
- Ройтман В. А., Лобанов А. Л. Метод оценки численности гемипопуляций паразитов в популяции хозяина // Исследования по морфологии, таксономии и биологии гельминтов птиц (Тр. Лаб. гельминтол. АН СССР. Т. 3). М.: Наука, 1985. С. 102—123.
- Тугарина П. Я. Хариусы Байкала. Новосибирск: Наука, 1981. 283 с.
- Тугарина П. Я., Купчинская Е. С. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Байкало-Ангарского бассейна. Новосибирск: Наука, 1977. 103 с.
- Хохлова И. Г. Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР. М.: Наука, 1986. 277 с.
- Шимараев М. Н. Изменчивость температурного состояния вод Байкала // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск: Наука, 1977. С. 201—233.
- Шульман С. С., Шульман-Альбова Р. Е. Паразиты рыб Белого моря. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 199 с.
- Amin O. M. Host and seasonal associations of *Acanthocephalus parcsidei* Amin, 1974 (*Acanthocephala*: *Echinorhynchidae*) in Wisconsin Fishes // *J. Parasitol.* 1975. Vol. 61, N 2. P. 318—329.
- Amin O. M., Burrous J. M. Host and seasonal associations of *Echinorhynchus salmonis* (*Acanthocephala*: *Echinorhynchidae*) in Lake Michigan Fishes // *J. Fish. Res. Board Can.* 1977. Vol. 34. P. 325—331.
- Awachie G. B. E. Experimental studies on some host-parasite relationships of the *Acanthocephala*. Effects of primary heavy infection and superimposed infection of *Salmo trutta* L. by *Echinorhynchus truttae* Schrank, 1788 // *Acta parasitol. Pol.* 1972. Vol. 20. P. 375—382.
- Chubb J. C. Occurrence of *Echinorhynchus clavula* (Dujardin, 1845) nec Hamann, 1892 (*Acanthocephala*) in the fish of Llin Tegid (Bala Lake), Merionetshire // *J. Parasitol.* 1964. Vol. 50. P. 52—59.
- Hine P. M., Kennedy C. R. The population biology of the acanthocephalan *Pomphorhynchus levis* (Muller) in the River Avon // *J. Fish. Biol.* 1974. Vol. 6, N 5. P. 665—679.
- Kennedy C. R. The effects of temperature and other factors upon the establishment and survival of *Pomphorhynchus laevis* (*Acanthocephala*) in gold fish, *Carassius auratus* // *Parasitology.* 1972. Vol. 65, N 2. P. 283—294.
- Moravec F. Seasonal occurrence and maturation of *Neoechinorhynchus rutili* (Muller, 1780) (*Acanthocephala*) in carp (*Cyprinus carpio* L.) of the Macha lake fishpond system, Czechoslovakia // *Helmintologia.* 1984. Vol. 21, N 1. P. 55—65.
- Muzzal P. M., Bullock W. L. Seasonal occurrence and host-parasite relationships of *Neoechinorhynchus saginatus* Van Cleave and Bangham, 1949 in the fallfish, *Semotilus corporalis* (Mitchill) // *J. Parasitol.* 1978. Vol. 64. P. 860—865.
- Mazzal P. M., Raballais F. C. Studies on *Acanthocephalus jacksoni* Bullock, 1962 (*Acanthocephala*: *Echinorhynchidae*). I. Seasonal Periodicity and New Host Records // *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 1975. Vol. 42. P. 31—34.

Tedla S., Fernando C. H. Some remarks on the ecology of *Echinorhynchus salmonis* Muller, 1784 // Can. J. Zool. 1970. Vol. 48, N 2. P. 317—321.

Yamaguti S. Systema Helminthum. V. Acanthocephala. N. Y.; London, 1963. 423 p.

Бурятский институт биологии,
Улан-Удэ, 670042

Поступила 9.01.1997

A SEASONAL DYNAMICS OF INFECTION OF SALMONIDS WITH
ECHINORHYNCHUS SALMONIS AND E. TRUTTAE (ACANTHOCEPHALA:
ECHINORHYNCHIDAE) IN THE BAIKAL LAKE

D. R. Baldanova, N. M. Pronin

Key words: Acanthocephala, salmonids, Baikal Lake, seasonal dynamics.

SUMMARY

A seasonal occurrence and maturation of acanthocephalans *Echinorhynchus salmonis* and *E. truttae* are analysed on a basis of observations carried out in the Baikal Lake (the Chivyrkui Bay). Differences in annual cycles of acanthocephalan abundance (extensity and relative density) and age structure of their hemipopulations in three species of definitive hosts (*Coregonus autumnalis migratorius*, *C. lavaretus*, *Thymallus arcticus baicalensis*) are shown. A seasonal dynamics of occurrence and maturation of acanthocephalans is suggested to be induced by cyclic trophic connections between definitive and intermediate hosts.