

УДК 595.12-112.83

**О ПОВЕДЕНИИ МОНОГЕНЕЙ РОДА DACTYLOGYRUS
ПРИ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ**

© **Т. И. Жарикова**, М. А. Степанова,¹ Д. В. Микряков²

^{1, 2} Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742,

² E-mail: daniil@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила 27.09.2007

В результате изучения поведения моногений рода *Dactylogyrus* при низких (2—5 °С) и высоких (28—34 °С) температурах установлено, что в ответ на воздействие экстремальных условий у моногений происходит активизация движений и усиленная откладка яиц. После откладки последнего яйца паразиты становятся неподвижными, при этом их тело сжимается и укорачивается. Неподвижное состояние, в котором моногении переживают неблагоприятные условия, условно названо анабиотическим или стадией покоя. Из этого состояния дактилогириды способны выходить при переносе их из экстремальных в нормальные условия в том случае, если воздействие фактора не привело к необратимым изменениям в организме паразитов. Если же таковые произошли, то на теле моногений, ближе к прикрепительному диску образуется поперечная перетяжка, в месте которой происходит разрыв тегумента. Таким образом, можно считать, что появление поперечной перетяжки — критерий гибели моногений рода *Dactylogyrus*. Установлено, что неполовозрелые моногении более устойчивы к воздействию экстремальных температур по сравнению с яйцекладущими паразитами.

Для любого животного независимо от того, ведет оно свободный или паразитический образ жизни, существуют оптимальные условия для жизнедеятельности, при которых его рост и развитие протекают наиболее интенсивно. Для моногений рода *Dactylogyrus*, жаберных паразитов карповых рыб, самыми благоприятными условиями являются те, которые имеют место в природе в весенне-летний сезон. Осенью с понижением температуры зараженность рыб моногенами резко уменьшается. Рядом авторов выявлено, что в зимний, крайне неблагоприятный для дактилогирусов период на рыбах находятся лишь единичные, в основном половозрелые экземпляры паразитов (Куперман, Шульман 1978; Изюмова, Маштаков, 1979; Размашкин, 1988; Жарикова, Изюмова, 1990; Ясюк, 1990). Нами также было отмечено, что зимой на карповых рыбах (леще, плотве, синце, карпе и карасе) встречаются только единичные половозрелые особи дактилогирусов. Наблюдения ряда исследователей (Prost, 1963; Куперман, Шульман, 1978) и наши собственные показали, что зимующие особи дактилогирусов находятся в малоактивном состоянии, их яичник, семяприемник, простата и желточни-

ки плохо заметны. Эти моногенеи, будучи снятыми с жабр, не откладывают яйца при комнатной температуре. Неспособность зимующих на рыбах дактилогирусов к откладке яиц, вероятно, объясняется тем, что зимой паразиты не питаются так же, как и их хозяева, и формирования яиц не происходит. Очевидно, дактилогирусы переживают неблагоприятный для них зимний период, пребывая в состоянии диапаузы или анабиоза, как и карповые рыбы. Это состояние, по-видимому, выработалось у паразитов в процессе сопряженной эволюции с хозяевами в качестве приспособления к переживанию неблагоприятных условий среды. Аналогичную реакцию моногеней рода *Dactylogyrus* (сокращение численности, малоактивное состояние оставшихся на жабрах паразитов, неспособность изолированных от жабр моногеней к откладке яиц) мы наблюдали не только при низких, но и при повышенных температурах в зоне теплых вод Горьковского водохранилища при температуре 28—29 °С.

Задачей настоящего исследования было экспериментальное изучение особенностей поведения моногеней рода *Dactylogyrus* в условиях экстремальных температур, с целью объяснения явлений, происходящих с паразитами в природных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для изучения поведения изолированных и неизолированных от жабр хозяев моногеней рода *Dactylogyrus* при экстремальных температурах были использованы паразиты карася *Carassius carassius* (L.): *D. anchoratus*, *D. intermedius*, *D. wegneri* и карпа *Cyprinus carpio* L.: *D. anchoratus*, *D. achmerowi*, *D. extensus*. Исследования проводили с низкими (2—5 °С) и высокими (28—34 °С) температурами. Наблюдение за поведением изолированных от жабр паразитов в указанных условиях проводили в солонках. Для каждого опыта брали по 15—20 одновозрастных червей. Чтобы уменьшить вероятность получения ошибочных данных, каждый опыт ставили дважды. Изучение неизолированных от хозяев паразитов осуществляли следующим образом. У зараженной рыбы периодически пипеткой брали с жабр слизь, которую сразу же просматривали под биноклем. Так как для опытов всегда использовали рыб с высокой интенсивностью инвазии, то в слизи оказывалось достаточное количество червей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Эксперименты с низкими температурами

В опытах использованы сеголетки карпа, зараженные *Dactylogyrus anchoratus*. Изолированных от жабр червей помещали в солонки с водой при комнатной температуре (17—18 °С). Паразиты при этой температуре были активны. Затем с помощью кусочков льда температуру понижали до 2 °С. Было замечено, что помещенные в такую воду моногенеи резко увеличивали свою двигательную активность, происходила усиленная откладка яиц. После откладки последнего яйца движения паразитов замедлялись, а при температуре 2 °С прекращались совсем. При этом тело червей сжималось и укорачивалось. Крючья прикрепительного аппарата, которые у дактилогирусов в нормальных условиях находятся в постоянном движении, у неподвижных паразитов бездействуют. Неподвижное состояние, в котором нахо-

дятся моногенией при 2 °С, условно было названо стадией покоя или анабиотическим состоянием. Замечено, что неподвижные черви не реагируют на внешние раздражения, такие, как например прикосновение иглой.

Половозрелые дактилогирусы, находясь в стадии покоя, способны переживать температуру 2 °С в течение 48—52 ч, личинки (здесь и далее неполовозрелых червей, уже закрепившихся на жабрах, для краткости называем личинками) живут до 58 ч. При температуре 17—18 °С яйцекладущие черви живут не более 30—35 ч, личинки несколько дольше — 38—40 ч.

Если черви не погибли, то при повышении температуры с 2 °С до 17—18 °С они постепенно выходят из неподвижного состояния: тело их вновь удлиняется, происходит активизация движений. Выявлено, что при понижении температуры до 2 °С личинки становятся неподвижными позднее яйцекладущих дактилогирусов и раньше последних выходят из неподвижного состояния при комнатной температуре.

Таким образом, изолированные от хозяина дактилогирусы при воздействии низких температур впадают в анабиотическое состояние, или стадию покоя.

Для изучения поведения неизолированных от жабр дактилогирусов при низких температурах был поставлен опыт в 50-литровых аквариумах. В лабораторных условиях не удалось долго поддерживать температуру 2 °С, а только 5 °С. Были использованы сеголетки карпа, интенсивность инвазии которых составляла 86.4 ± 1.3 при 100 % зараженности. 30 карпов помещали в аквариум, температура воды в котором была 5 °С (опытная группа рыб), столько же карпов содержали в аквариуме при температуре 17—18 °С (контрольная группа рыб). Эксперимент длился 20 дней. Для подсчета паразитов каждые 4 дня вскрывали по 3 опытных и 3 контрольных карпа. В первые дни опыта, когда численность дактилогирусов на опытных рыбах была достаточно высокой, у них с жабр пипеткой брали слизь, в которой находились моногенией. Установлено, что обнаруженные таким образом паразиты находились в стадии покоя. Постепенно по мере повышения температуры черви активизировались.

Численность *D. anchoratus*, находившихся при температуре 5 °С, снизилась за 20 дней с 86.4 ± 1.3 до 7.8 ± 0.3 паразитов на одной рыбе. Интенсивность инвазии контрольных рыб, наоборот, возросла до 124.3 ± 5.1 моногенией на одном карпе (см. таблицу).

До опыта среди *D. anchoratus* было приблизительно 30 % личинок. На опытных карпах через 20 дней обнаружены только половозрелые черви, ко-

Численность *D. anchoratus* на опытных
и контрольных карпах
Numbers of *Dactylogyrus anchoratus* in experimental
and control carps

Длительность опыта (дни)	Интенсивность инвазии опытных рыб ($M \pm m$) $t = 5^\circ\text{C}$	Интенсивность инвазии контрольных рыб ($M \pm m$) $t = 17-18^\circ\text{C}$
4	76.1 ± 3.4	94.5 ± 3.7
8	55.2 ± 2.0	100.0 ± 6.8
12	30.0 ± 2.2	115.9 ± 10.6
16	14.7 ± 0.9	118.4 ± 12.4
20	7.8 ± 0.3	124.3 ± 5.1

торые будучи помещенными в солонки, не откладывали яиц при комнатной температуре.

Было проведено микроскопическое исследование моногеней с опытных и контрольных рыб. Просмотр живых и зафиксированных с помощью пикрата аммония паразитов выявил различия в состоянии желточников и кишечника у дактилогирусов, находившихся 20 дней при температуре 5 и 17—18 °С.

У первых кишечник и желточники были более светлыми по сравнению со второй группой червей. По всей видимости, в эксперименте, как и в природе, дактилогирусы реагируют на низкие температуры снижением интенсивности всех жизненных процессов, переживая неблагоприятные условия в неподвижном состоянии или стадии покоя, питания моногеней не происходит, а следовательно и не идет формирования яиц.

На подопытных карпах в конце опыта отсутствовали неполовозрелые моногеней. Кроме того, в ходе эксперимента при вскрытиях обратило на себя внимание резкое сокращение численности личинок по сравнению со взрослыми дактилогирусами. Было сделано предположение о связи этого явления с поведением моногеней: становясь неподвижными при низкой температуре, черви и в первую очередь личинки, не имеющие окончательно сформированного прикрепительного аппарата, отпадают с жабр. Для проверки правильности такого предположения был поставлен еще один опыт. Пять карпов, зараженных *D. anchoratus* (интенсивность инвазии равнялась 110.4 ± 5.1), были помещены на 24 ч в двухлитровый аквариум при температуре 5 °С. Через 24 ч карпы были удалены. На дне аквариума удалось обнаружить значительное число неподвижных моногеней, главным образом неполовозрелых. После перемещения со дна аквариума в солонку с водой, температура которой постепенно повышалась с 5 до 17—18 °С, неподвижные черви активизировались.

Результаты опытов позволяют предположить, что в природе имеет место аналогичное явление. Но в отличие от эксперимента, где воздействие того или иного экстремального фактора, в данном случае низких температур, происходит резко и длится относительно короткий срок, в природе этот процесс растянут во времени. Так, осенью с постепенным понижением температуры уменьшается активность паразитов. Малоподвижные дактилогирусы, в первую очередь личинки падают на дно водоема и там погибают. Это — одна из причин уменьшения осенью зараженности рыб дактилогирусами наряду с приостановкой яйцекладки и удлинением срока развития яиц.

Сохранение на рыбах зимой единичных особей паразитов, очевидно, следует рассматривать как своеобразное приспособление для поддержания численности популяции моногеней рода *Dactylogyrus* на определенном уровне и сохранения вида при наступлении неблагоприятных условий среды. Несомненно, что влияние низких температур на дактилогирид, приводящее к замедлению всех их жизненных процессов, происходит и опосредованно — через организм хозяина.

Эксперименты с высокими температурами

Опыты с высокими температурами, 28—34 °С, были проведены только с изолированными от жабр моногенейми рода *Dactylogyrus*: *D. anchoratus*, *D. wegneri*, *D. intermedius*, *D. extensus*, снятыми с жабр сеголетков карася и

карпа. Дактилогирусов помещали в солонки с водой при комнатной температуре (17—18 °С), затем в течение 20—25 мин температуру повышали в термостате до 28—34 °С. Как и в предыдущей серии экспериментов, каждый опыт проводили дважды.

Активные при температуре 17—18 °С моногенеи (половозрелые и личинки) при переносе их в воду с температурой 28—33 °С, так же как и при низких температурах, резко увеличивали свою двигательную активность, происходила усиленная откладка яиц. После откладки последнего яйца паразиты постепенно замедляли движения и становились неподвижными. Так же как и при низких температурах, их тело сжималось и укорачивалось. Установлено, что при температуре 28 °С половозрелые *D. wegneri* и *D. anchoratus* живут около 4 ч, *D. intermedius* — 2.5—3 ч, а *D. extensus* погибают примерно через 1.5 ч. Неполовозрелые моногенеи, независимо от вида, при такой температуре оставались живыми около 7 ч. Исключение составили личинки *D. extensus*, которые погибли примерно через 2 ч. По мере повышения температуры скорость гибели паразитов возрастала. Температура 34 °С, по всей видимости, является критической, так как при ней половозрелые *D. anchoratus*, *D. wegneri*, *D. intermedius*, *D. extensus* погибали через 20—30 мин, личинки оставались живыми около 40 мин.

При понижении температуры до 17—18 °С непогибшие черви вновь активизировались. Замечено, что личинки при высоких температурах, так же как и при низких, становятся неподвижными позднее половозрелых дактилогирусов, а при комнатной температуре быстрее активизируются.

Выявлено, что активизация моногеней (как после пребывания при пониженной температуре, так и при повышенной температуре воды) происходит в том случае, если воздействие фактора, вызвавшего неподвижное состояние, не привело к необратимым изменениям в организме паразитов. Если же таковые произошли, то тело неподвижных дактилогирусов начинает уд-

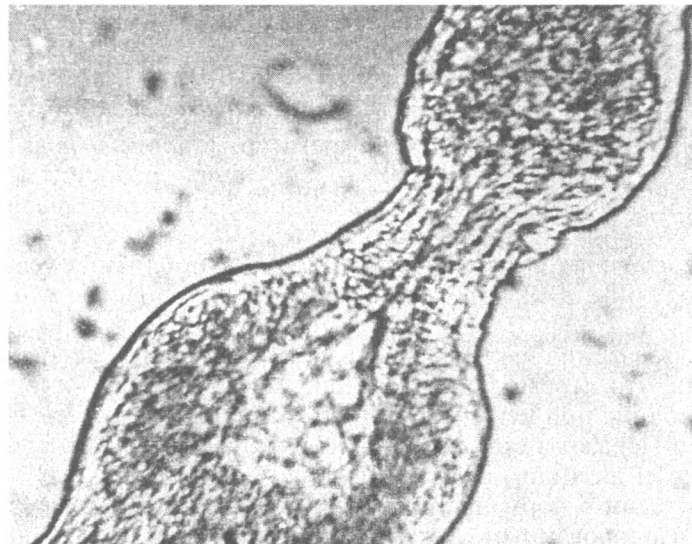


Рис. 1. Образование поперечной перетяжки около прикрепительного диска *Dactylogyrus anchoratus* ($\times 560$).

Fig. 1. Forming of a transverse constriction near the attachment disc of *Dactylogyrus anchoratus* ($\times 560$).

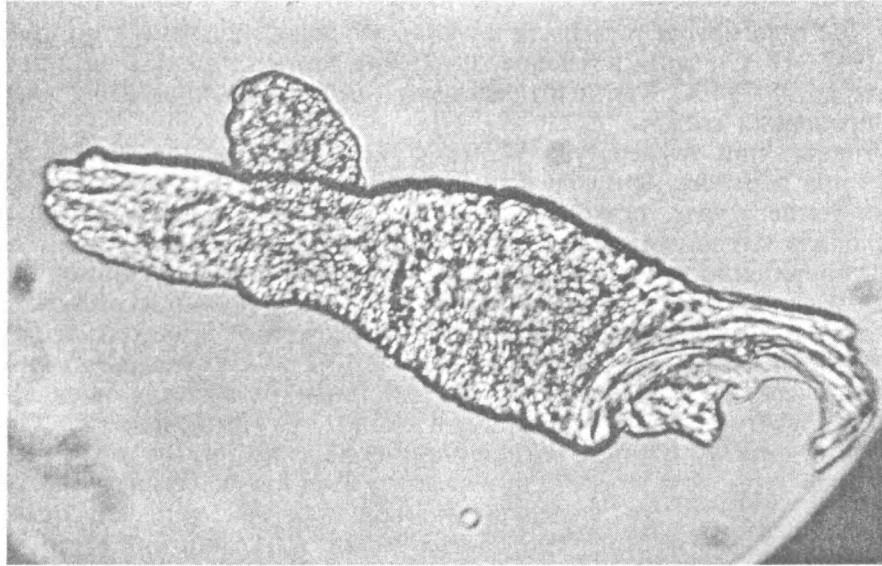


Рис. 2. Разрыв тегумента в области поперечной перетяжки *Dactylogyrus anchoratus* ($\times 560$).
Fig. 2. Disruption of tegument in the area of transverse constriction in *Dactylogyrus anchoratus* ($\times 560$).

линяться, и на нем появляется характерная поперечная перетяжка. Появление последней приурочено к заднему концу тела — около прикрепительного диска (рис. 1). Черви с такой перетяжкой, перенесенные из неблагоприятных в нормальные условия, не активизируются. Появившаяся перетяжка постепенно углубляется, затем на ее месте происходит разрыв тегумента, через который выходит содержимое тела паразита (рис. 2).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, опыты с низкими и высокими температурами показали, что в ответ на воздействие экстремальных температур моногенеи рода *Dactylogyrus* демонстрируют ответную реакцию — снижение активности и переход в неподвижное состояние, которое условно было названо анабиотическим, или стадией покоя. Из неподвижного состояния, которое, по-видимому, является приспособлением для переживания неблагоприятных условий среды, паразиты способны выходить при температуре, близкой к оптимальной (17–18 °C).

Изучение поведения дактилогирусов в экстремальных условиях позволило установить, что переходу половозрелых моногеней из активного в неподвижное состояние при неблагоприятных условиях предшествует усиленная откладка яиц. Паразиты становятся неподвижными после откладки последнего яйца. Если дактилогирусы не погибли в экстремальных условиях, то после активизации в нормальной среде они уже не откладывают яйца. Это относится к изолированным от жабр моногенаем. Что происходит с паразитами, находящимися на жабрах в природе, проследить сложно, но можно предположить, что у вышедших из неподвижного состояния паразитов восстанавливается двигательная активность, они вновь начинают питаться, в результате чего становятся способными к формированию и откладке яиц.

Такая адаптивная пластичность объясняет повсеместное расселение моногеней на карповых рыбах. Показано, что, если действие стрессорного фактора перекрывает адаптационные возможности дактилогирид, происходит перешнуровка тела паразитов. Образование поперечной перетяжки, которая, как правило, приурочена к заднему концу тела около прикрепительного диска, — критерий гибели моногеней.

Установлено, что в экстремальных условиях (низких и высоких температурах) моногеней рода *Dactylogyrus* демонстрируют однотипную ответную реакцию, в которой можно выделить несколько следующих друг за другом стадий:

1. Увеличение двигательной активности и усиленная откладка яиц.
2. Постепенное замедление движений, укорочение и сжатие тела.
3. Переход в неподвижное состояние, условно названное анабиотическим, или стадией покоя.

Выявлено, что неполовозрелые дактилогирусы более устойчивы к воздействию экстремальных температур по сравнению с яйцекладущими червями.

Список литературы

- Жарикова Т. И., Изюмова Н. А. 1990. Возрастная структура популяции *Dactylogyrus chranilowi* (Monogenea) — паразита синца (*Abramis ballerus*). Зоол. журн. 69 (7): 25—30.
- Изюмова Н. А., Маштак А. В. 1979. Сезонная встречаемость дактилогирусов у леща, плотвы и синца Рыбинского водохранилища. Физиология и паразитология пресноводных животных. Л.: Наука. С. 160—167.
- Куперман Б. И., Шульман Р. Е. 1978. Опыт экспериментального изучения факторов, влияющих на размножение и численность дактилогирусов леща. Паразитология. 12 (2): 101—106.
- Размашкин Д. А. 1988. Зависимость паразитофауны рыб озерных хозяйств Западной Сибири от абиотических факторов // Эколого-популяционный анализ паразито-хозяйственных отношений. Петрозаводск. Карельск. филиал АН СССР. С. 36—56.
- Ясюк В. П. 1990. Влияние некоторых абиотических и биотических факторов на численность и структуру популяций дактилогирид карповых рыб Саратовского водохранилища. Автореф. ... дис. канд. биол. наук. С. 1—14.
- Prost M. 1963. Investigation on the development and pathogenicity of *Dactylogyrus anchoratus* (Duj., 1845) и *D. extensus* Muller et Cleave, 1932 for breeding carps. Acta Parasit. Pol. 11: 19—34.

BEHAVIOR OF MONOGENEA OF THE GENUS DACTYLOGYRUS UNDER EXTREME TEMPERATURES

T. I. Zharikova, M. A. Stepanova, D. V. Mikryakov

Key words: Monogenea, *Dactylogyrus*, behavior.

SUMMARY

Behavior of monogeneans of the genus *Dactylogyrus* under low (2—5 °C) and high (28—34 °C) temperatures was studied. It is established, that under extreme conditions movements of monogeneans and egg laying become more intensive. After the last egg is laid, the parasites become motionless, their bodies shrink and shorten. The motionless state in which monogeneans survive unfavorable conditions known as anabiotic or resting stage. When moved from extreme to normal conditions, dactylogyrids can leave this stage,

in case the influence of unfavorable factors have not led to irreversible changes in the parasite's organism. But if such changes took place, a transversal constriction is formed on the monogenean body close to the attachment disc, where the disruption of tegument occurs. Thus, appearance of the transversal constriction can be considered a death criterion for monogeneans of the genus *Dactylogyrus*. It was found that immature monogeneans are more resistant to the effect of extreme temperatures in comparison with egg laying parasites.
