

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ
DACTYLOGYRUS AMPHIBOTHRIUM (MONOGENEA, DACTYLOGIRIDAE)

В. В. Кашковский

Уральское отделение Государственного научно-исследовательского института озерного
и речного рыбного хозяйства, Свердловск

Приведены данные сезонных изменений зараженности ерша разновозрастными группами *D. amphibothrium*. Отмечается наличие у гельминта двух генераций в году — раннелетней, отмирающей в конце лета—начале осени, и позднелетней, отмирающей весной и в начале лета следующего года.

К настоящему времени накопился большой фактический материал о сезонной зараженности пресноводных рыб дактилогиридами в естественных водоемах умеренной климатической зоны (Малахова, 1961; Комарова, 1964; Румянцев, 1966; Кашковский, 1967; Изюмова, Маштаков, 1979; Иешко, 1979; Chubb, 1977, и др.). Однако при исследовании рыб большинство авторов учитывали лишь общее количество гельминтов, без анализа их возраста. Изучение возрастной структуры, как и других вопросов, характеризующих популяцию гельминта (численность, рождаемость, смертность, распределение и др.), позволит глубже познать как биологию паразита, так и хозяинно-паразитные отношения (Бауер, 1980).

Мы сделали попытку проследить изменения в сезонном аспекте возрастной структуры популяции *Dactylogyrus amphibothrium* Wagener, 1857 и плодовитости этого гельминта. Немногочисленные данные о сезонной встречаемости *D. amphibothrium* содержатся в работе Уоттена (Wootten, 1974), исследовавшего ерша в одном из водохранилищ Англии. Он установил, что *D. amphibothrium* встречается на хозяине круглый год. Максимальная зараженность отмечалась с марта по июнь, а откладка яиц продолжалась с февраля по август.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Сбор материала проводили на озерах Таватуй Свердловской обл. и Аракуль Челябинской обл.

Озеро Таватуй — крупный (площадь 2059 га, средняя глубина 5.5 м) гидрокарбонатно-кальциевый, пресный (сумма ионов 69.4—104.0 мг/л) мезотрофный водоем. Летом вода у дна прогревается до 18°. Ихтиофауна представлена 12 видами рыб. Популяция ерша довольно многочисленна.

Площадь оз. Аракуль 240 га, средняя глубина 4 м. Вода гидрокарбонатно-кальциевая, слабо минерализованная (сумма ионов 113.7—239.0 мг/л). Летом температура воды у дна достигает 22°. Водоем мезотрофно-эвтрофного типа. В озере обитает 9 видов рыб. Стадо ерша невелико.

Исследование ершей проводили ежемесячно: на оз. Таватуй с февраля 1979 г. до февраля 1980 г., на оз. Аракуль, — с апреля до ноября 1980 г. На оз. Таватуй вскрывали рыб 9 возрастных групп (от 0+ до 8+), на оз. Аракуль — 2 (3+, 4+). Ежемесячно старались отлавливать по 15 рыб каждого возраста, но из-за трудностей лова рыбы некоторых возрастов вскрыты в меньшем количестве. Всего было исследовано 855 ершей (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Количество ершей, исследованных из озер Таватуй и Аракуль в 1979—1980 гг.

Возраст рыб	Месяцы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Оз. Таватуй												
0+	—	—	—	—	—	—	—	—	17	18	10	—
1+, 2+	27	—	37	37	28	15	18	14	34	16	32	26
3+, 4+	11	24	46	28	24	11	8	4	26	21	25	10
5+, 6+	5	17	8	5	21	9	—	—	6	12	17	24
7+, 8+	—	3	3	2	13	1	2	—	2	—	—	4
Всего	43	44	94	72	86	36	28	18	85	67	84	64
Оз. Аракуль												
3+, 4+	—	—	—	4	17	32	20	16	19	16	—	—

Для анализа возрастной структуры *D. amphibothrium* всех найденных червей относили к одной из трех групп: к недавно осевшим на жабры личинкам или постларвам (размер 0.055—0.278×0.02—0.07 мм), имеющим недоразвитые элементы прикрепительного диска или копулятивного аппарата; к неполовозрелым (размер 0.305—0.766×0.083—0.208 мм) с неразвитыми или светлыми (при рассматривании под микроскопом) желточниками; к половозрелым (размер 0.35—0.77×0.14—0.25 мм).

Для определения плодовитости червей 3-, 4-летних ершей помещали (по 1 экз.) в стеклянный сосуд цилиндрической формы, суживающийся книзу (стеклянный сосуд от аппарата Вейса). Сосуд помещали в заполненный водой аквариум. Под коническую часть сосуда подставляли стеклянную воронку со спиленной узкой частью и банку для сбора яиц. Подсчет яиц проводили через 1—2 суток под микроскопом МБС-1, просматривая небольшими порциями всю воду из банки. В экспериментах использовали 15 ершей с 627 экз. *D. amphibothrium*, от которых было получено 7247 яиц.

На жабрах ерша в небольшом количестве встречался еще один вид моногеней — *D. hemiamphibothrium*. Все возрастные группы этого гельминта хорошо отличались от таковых *D. amphibothrium*. Численность *D. hemiamphibothrium* в данной работе не учитывается.

РЕЗУЛЬТАТЫ

D. amphibothrium обнаружен у всех исследованных ершей оз. Таватуй. Интенсивность зараженности (индекс обилия) представлена в табл. 2. Рассмотрение результатов удобнее начать с марта по обобщенным данным от всех возрастных групп рыб (рис. 1). В этот период на одной особи ерша насчитывалось в среднем по 65 гельминтов. Большинство из них (99%) были половозрелыми и откладывали яйца, т. е. представляли генерацию предшествующего года. В связи с низкой температурой воды (у дна 2.6°) темп продуцирования яиц очень низкий. В проведенном эксперименте при температуре воды 0.5° С на 1 червя в сутки приходилось по 0.08, при 1° — 0.2, при 4—5° — 0.6, при 8—9° — 3.6, при 10—12° — 4.6, при 16° — 10.7 яиц.

В апреле существенных изменений в зараженности рыб и возрастной структуре популяции паразита не происходит. Отмечено лишь небольшое уменьшение числа половозрелых дактилогирид, связанное с началом отмирания генерации предшествующего года. В мае продолжается отмирание половозрелых червей, в результате их численность снижается до 40 экз. на рыбу. Количество постларв и незрелых незначительно.

В июне (с 12 июня) отмечено интенсивное нападение на ершей онкомираций *D. amphibothrium*. Доля постларв в популяции червей возросла до 26.5%. Число перезимовавших дактилогирид продолжало снижаться, и в конце месяца они на рыбах перестали встречаться. Увеличивается число незрелых мо-

Т а б л и ц а 2

Средняя интенсивность (индекс обилия) зараженности ерша *Dactylogyrus amphibothrium* в озерах Таватуй и Аракуль в 1979—1980 гг.

Возраст рыб (лет)	Возраст- ные группы гельминта	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Оз. Таватуй													
0+	ПЛ	—	—	—	—	—	—	—	—	0.8	0.7	1.5	—
	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	18.0	22.0	29.4	—
1+, 2+	П	—	—	—	—	—	—	—	—	8.0	0.3	0	—
	ПЛ	0	—	0.1	0.4	0.6	14.8	18.3	12.2	0.2	1.1	0.7	0.4
3+, 4+	Н	11.6	—	0.3	0.4	0.2	0.1	8.6	7.7	38.9	45.6	53.8	66.9
	П	52.0	—	36.4	52.2	28.7	15.0	18.8	3.2	0.7	0.1	0	2.3
5+, 6+	ПЛ	0	0.5	0.4	0.9	0.3	27.9	22.5	4.0	0.7	1.5	1.3	1.6
	Н	13.4	1.9	0.6	0.6	0.3	5.5	11.1	10.5	38.8	56.8	64.1	61.6
7+, 8+	П	44.1	65.5	91.7	72.0	58.9	59.6	17.5	0.5	2.3	0.5	0.08	0.4
	ПЛ	—	0	0.2	0	0.2	12.8	—	—	5.6	1.0	1.8	1.0
По всем группам рыб	Н	—	1.0	0.7	0	0.2	5.3	—	—	37.6	45.8	79.4	90.4
	П	—	57.1	49.8	42.4	39.6	55.4	—	—	0	0.3	0.2	7.2
По всем группам рыб	ПЛ	—	0	0.6	0	0.07	—	0	—	0	—	—	0.1
	Н	—	1.6	1.0	0.5	0.3	—	0	—	22.0	—	—	38.5
По всем группам рыб	П	—	33.0	45.3	44.5	33.3	—	12.0	—	0	—	—	2.5
	ПЛ	0	0.3	0.3	0.5	0.3	18.4	19.0	10.7	12.0	1.1	1.2	0.8
По всем группам рыб	Н	11.6	1.6	0.4	0.5	0.2	3.1	10.0	6.1	22.0	44.4	58.8	74.8
	П	48.4	58.6	64.6	59.0	40.7	39.4	18.0	2.6	2.5	0.3	0.07	3.8
Оз. Аракуль													
3+, 4+	ПЛ	—	—	—	0	0	0.1	2.0	1.5	0.7	0.4	—	—
	Н	—	—	—	0	0	0	1.6	0.6	17.7	18.0	—	—
	П	—	—	—	14.0	8.7	6.4	8.1	9.4	1.2	0.06	—	—

Примечание. ПЛ — постларва, Н — незрелые, П — половозрелые, прочерк — рыбы не исследовались, 0 — рыбы не заражены.

ногений. Некоторые из них (в среднем по 9 экз. на 1 рыбу) к 25 июня достигают половой зрелости и начинают продуцировать яйца. Таким образом, при температуре воды 14—16° для достижения половой зрелости данному виду потребовалось около 2 недель.

В июле количество постларв не изменяется, но число незрелых увеличивается до 10 экз. на рыбу, а половозрелых до 18 экз. В августе на ершах преобладают постларвы и незрелые черви, большинство половозрелых дактилогирид летней генерации отмирает. В сентябре существенных изменений в возрастной структуре червей не наблюдалось.

В октябре в результате снижения температуры воды до 4.4° число постларв снижается до 1.1 экз. на 1 рыбу. Развитие молодых гельминтов происходит замедленно. Большинство постларв, прикрепившихся к рыбам в предыдущем месяце, достигли длины лишь 0.28—0.35 мм. Половозрелые черви почти не встречались. В ноябре и декабре в популяции преобладают незрелые *D. amphibothrium*. Их число постепенно увеличивается. Вероятно, ранее часть постларв оказалась невыявленной ввиду трудности их обнаружения. В декабре начинается созревание молодых гельминтов позднелетней генерации. В январе половой зрелости достигают 80%, а в феврале 97% червей. Количество постларв в зимний период не превышает 0.3 экз. на 1 рыбу.

Соотношение возрастных групп червей у рыб разных возрастов в разные сезоны было близко к рассмотренному. Следует лишь отметить, что интенсивность зараженности рыб 3—5 лет была несколько выше, чем других возрастных групп.

На оз. Аракуль были исследованы ерши возраста 3—4 лет с апреля до ноября. Экстенсивность зараженности рыб во всех месяцах составляла 100%, кроме июня, когда она снизилась до 86.3%.

Как видно из рис. 2, в апреле и мае на ершах найдены только половозрелые черви. Число их постепенно уменьшалось и в конце июля они не встречались. В июне в небольшом количестве обнаружены постларвы. К августу их число достигает максимума, а в сентябре падает до 0.5 экз. на 1 рыбу. Моло-

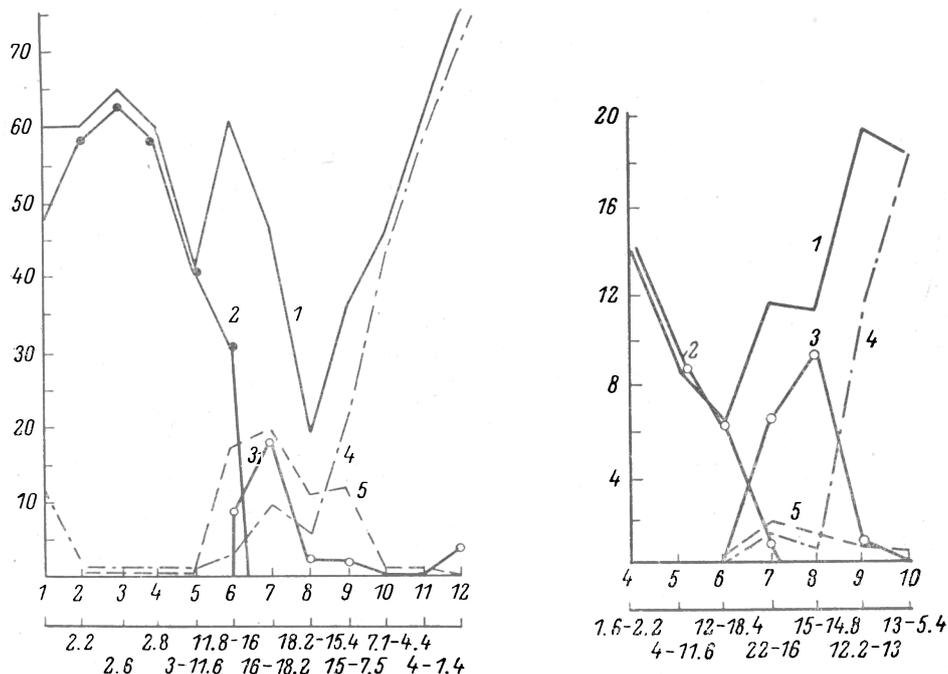


Рис. 1. Интенсивность зараженности ерша оз. Таватуй *Dactylogyrus amphibothrium*.

1 — общее количество червей; 2 — половозрелые черви позаднелетней генерации; 3 — половозрелые черви раннелетней генерации; 4 — неполовозрелые черви; 5 — онкомирацидии. По оси ординат — индекс обилия; по оси абсцисс: сверху — месяцы, снизу — температура ($^{\circ}\text{C}$) воды у дна на глубине 4—5 м.

Рис. 2. Интенсивность зараженности ерша оз. Аракуль *Dactylogyrus amphibothrium*.

Остальные обозначения, как на рис. 1.

дые половозрелые дактилогирусы появляются в конце июня. В августе количество их увеличивается до 9.4 экз. на 1 рыбу, а в сентябре они почти полностью отмирают. Незрелые черви в апреле—начале июня не встречались. В июле они составляли 13.7%, а в сентябре—октябре более 90% от всех найденных дактилогирид.

ОБСУЖДЕНИЕ

Обычно увеличение численности дактилогирид начинается весной или в начале лета. В конце лета зараженность ими рыб снижается, а зимой они почти не встречаются. В зависимости от климатической зоны, особенностей года или водоема пик численности у одного и того же вида моногеней может сдвигаться на более ранние или поздние сроки, может отмечаться дополнительное осеннее усиление зараженности рыб с последующим спадом (Шульман, 1979). Сезонные изменения зараженности ерша *D. amphibothrium* в оз. Таватуй имели вид двухвершинной кривой с максимумом численности в июне и декабре. Уменьшение числа дактилогирид в мае и в августе связано с гибелью половозрелых червей, а увеличение в июне и осенью — с нападением на рыб онкомирацидиев гельминта. В оз. Аракуль отмечаем также два максимума зараженности: в июле и сентябре—октябре. Однако значительного осеннего спада численности гельминта, как это имело место в оз. Таватуй, не наблюдали. Это связано с тем, что гибель червей раннелетней генерации натупила на месяц позднее, чем в оз. Таватуй — в начале сентября. Нарастание числа гельминтов позаднелетней генерации происходило с августа. В результате число погибших червей оказалось меньше, чем вновь прикрепившихся.

Одним из главных факторов, влияющих на численность *D. amphibothrium*, является температура воды. Повышение ее в мае до 11°, а в июне до 16° приводит к интенсивному откладыванию червями яиц, быстрому их развитию, выходу онкомирацидий и заражению рыб. Для достижения половой зрелости червям раннелетней генерации требуется около 2 недель. Продолжительность жизни червей этой генерации 1.5—2 мес. Снижение температуры воды в августе замедляет рост и развитие моногеней, увеличивает продолжительность жизни молодых гельминтов. Черви позднелетней генерации достигают половой зрелости через 4—5 мес. после прикрепления к рыбам, а погибают через 9—10 мес. Однако прямым воздействием температуры не всегда можно объяснить снижение численности гельминта. Весной большая часть половозрелых червей позднелетней генерации предшествующего года погибает при температуре воды 3—11°, а раннелетней генерации в летне-осенний период — при 15—18°. Более быстрое освобождение ершей от дактилогирид в летний период, вероятно, связано с активизацией защитных механизмов у рыб. При этом более интенсивно зараженные ерши оз. Таватуй быстрее освобождаются от гельминтов, чем рыбы в оз. Аракуль. На образование у рыб иммунитета при дактилогирозах указывают ряд авторов (Владимиров, 1971; Мусселиус, 1973, и др.). Но иммунобиологическая реакция у рыб в значительной степени зависит от температуры воды и от интенсивности заражения паразитом. При 9—12° антитела образуются в небольшом количестве и не у всех рыб (Лукьяненко, 1970). Вероятно, весной происходит естественная гибель *D. amphibothrium*, обусловленная особенностью его биологии.

Некоторые авторы увеличение численности моногеней весной объясняют действием гонадотропных гормонов рыб, под влиянием которых начинается процесс созревания паразитов, ускоряется развитие яиц и выклев онкомирацидиев (Изюмова, Маштаков, 1979). Из приведенных нами данных видно, что в преднерестовый у ерша период (нерест в июне) численность *D. amphibothrium* не увеличивается, а снижается за счет гибели половозрелых червей позднелетней генерации. Число онкомирацидиев и незрелых до середины июня остается незначительным, а яйценоскость червей в значительной степени зависит от температуры воды. Двухкратное введение ершам гипофиза по 0.12 г с интервалом 12 ч при температуре воды 12° не оказало влияния на яйценоскость гельминтов. Таким образом, выявить влияние гонадотропных гормонов на численность *D. amphibothrium* не удалось.

Располагая данными о плодовитости *D. amphibothrium* и среднемесячными температурами воды, мы подсчитали, что в оз. Таватуй один гельминт позднелетней генерации за свою жизнь продуцирует в среднем 411, а раннелетней 853 яйца. С одного ерша от червей позднелетней генерации в водоем попадает около 14 515 яиц, а прикрепляется к рыбам в среднем по 47 онкомирацидиев. Следовательно 99.6% отложенных яиц и онкомирацидиев погибает. С одного ерша от червей раннелетней генерации в озеро поступает в среднем около 7780 яиц, а закрепляется на рыбах в среднем по 79 гельминтов, т. е. элиминируют 99% яиц и онкомирацидиев.

Ранее предполагалось, что дактилогириды относятся к паразитам с многократно повторяющимися генерациями в течение года. Анализ возрастной структуры популяции, сделанный нами в сезонном разрезе, показал, что в условиях умеренного климата у дактилогирид (по крайней мере у *D. amphibothrium*) имеется всего две генерации — раннелетняя, отмирающая осенью, и позднелетняя, созревающая в течение зимы и отмирающая после откладки яиц весной и в начале лета последующего года. Такая же смена двух генераций отмечена и у других паразитов с прямым развитием, обитающих на пресноводных рыбах, например у паразитического рака *Ergasilus sieboldi* (Змерзлая, 1972).

Л и т е р а т у р а

- Бауер О. Н. Популяционная экология паразитов рыб, состояние и перспективы. — В кн.: Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, т. 29, 1980, с. 24—34.
Владимиров В. Л. Иммунитет у рыб при дактилогирозе. — Паразитология, 1971, т. 5, вып. 1, с. 51—58.

Змерзлая В. П. *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1932, его развитие, биология и эпизоотологическое значение. — Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 80, с. 132—177.

Иешко Е. Л. Популяционные особенности биологии моногеней родов *Discocotyle* и *Diplozoon* в озерах северной Карелии. — В кн.: Всес. сов. по паразитам и болезням рыб (тез. докл.). Л., 1979, с. 42—43.

Изюмова Н. А., Маштаков А. В. Сезонная встречаемость дактилогирозов у леща, плотвы, и синца Рыбинского водохранилища. — В кн.: Физиология и паразитология пресноводных животных. Л. Наука, 1979, с. 160—167.

Кашковский В. В. Сезонные изменения паразитофауны плотвы (*Rutilus rutilus* L.) Ириклинского водохранилища. — Вопр. ихтиол., 1967, т. 7, вып. 2, с. 378—386.

Комарова Т. И. Сезонная динамика паразитофауны некоторых видов рыб дельты Днепра. Тр. Укр. республик. науч. о-ва паразитол., 1964, т. 3, с. 90—102.

Лукьяненко В. П. Иммунология рыб. М. Пищевая промышленность, 1971, 364 с.

Малахова Р. П. Сезонные изменения паразитофауны рыб некоторых озер Карелии (Кончезеро). — Тр. Карельск. фил. АН СССР, 1961, т. 30, с. 55—77.

Мусселиус В. А. Паразиты и болезни растительноядных рыб дальневосточного комплекса в прудовых хозяйствах СССР. — Тр. ВНИИПРХ, 1973, т. 22, с. 4—130.

Румянцев Е. А. Экологические исследования паразитофауны ряпушки озер системы Куйто (Карельская АССР). — Автореф. канд. дис. Л., 1966, 17 с.

Шульман Р. Е. О закономерностях и факторах, обуславливающих сезонную динамику заражения рыб паразитами. — В кн.: Экологическая и экспериментальная паразитология. Л., 1979, с. 117—138.

Chubb J. C. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part 1. Monogenea. — *Advances in Parasitology*, 1977, vol. 15, p. 133—199.

Wootten R. The spatial distribution of *Dactylogyrus amphibothrium* on the gills of ruff *Gymnocephalus cernua* and its relation to the relative amounts of water passing over the parts of the gills. — *J. Helminth.*, 1974, vol. 48, p. 167—174.

SEASONAL CHANGES IN THE AGE STRUCTURE
OF DACTYLOGYRUS AMPHIBOTHRIMUM POPULATION
(MONOGENEA, DACTYLOGYRIDAE)

V. V. Kashkovsky

S U M M A R Y

Investigations conducted on the lakes Tavatui of the Sverdlovsk district and Arakul of the Cheljabinsk district have shown that *D. amphibothrium* occurs on the ruffe within the whole year. The abundance of the helminth and the ratio between its age groups depends on water temperature, immunity of fishes, biological peculiarities of *D. amphibothrium* and other factors. The helminth has two generations a year: an early summer generation which appears in the end of June and dies off in August—September and late summer one which appears in August—September and dies off in May—June of the next year. The worms lay eggs in all seasons. Their reproduction rate increases with water temperature rise. Within its life one helminth of the early summer generation produces about 411 eggs and that of the late summer one — about 853 eggs. Most laid eggs perish.
