

**АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ, ПОВЕДЕНИЯ
И ЦИКЛА РАЗВИТИЯ МОНОГЕНЕЙ В СВЯЗИ
С ВОЗРАСТОМ ХОЗЯЕВ**

А. В. Гусев и И. В. Кулемина

Зоологический институт АН СССР, Ленинград и Ленинградский
государственный университет

Размеры (частично и форма) хитиноидных образований у исследованных 15 видов пресноводных моногеней, в основном дактилогирусов на мальках, значительно меньше, чем у особей со взрослых рыб. Их идентичные свободноплавающие личинки превращаются в ту или иную форму в зависимости от возраста хозяев, на которых они оседают. Кривые изменений признаков паразитов совпадают с кривой роста толщины жаберных лепестков второго порядка (прямая адаптация паразитов к размерам хозяина). Цикл развития многих моногеней сложнее, чем представлялось раньше.

В предыдущем сообщении (Гусев и Кулемина, 1971) нами были приведены материалы об изменчивости некоторых моногеней в зависимости от возраста хозяев. Настоящая статья посвящена изложению результатов экспериментальной проверки стабильности таких изменений и соображений, вызванных этим явлением. Последнее, хотя и прослежено пока еще на небольшом числе видов, преимущественно дактилогирусов, без сомнения имеет значение не только для систематики группы, но и для более общих проблем хозяино-паразитарных отношений.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМЫ ИЛИ САМОСТОЯТЕЛЬНЫЕ ВИДЫ?

Уже первые данные о наличии на молоди более мелких форм паразитов, чем на взрослых рыбах, вызвали вопрос, не существуют ли они в природе как самостоятельные виды или подвиды, генетически обособившиеся один от другого? В самом деле, размерные различия, а у некоторых видов и вариации формы хитиноидных образований у особей с молоди и с более поздних возрастов рыб довольно значительны настолько, что если бы их нашли на разных видах хозяев или в разных районах, то, вероятно, описали бы как самостоятельные виды. Особенно это касается таких паразитов, как *Dactylogyrus auriculatus*. Между их формами с наиболее ранних и поздних возрастов рыб имеется цепь переходных форм с промежуточных возрастов, что, казалось бы, в достаточной степени свидетельствует об их несамостоятельности. Однако, чтобы решить окончательно вопрос о степени обособления одной формы от другой, нами был проведен эксперимент.

В конце апреля 1967 г. в свободный от рыбы пруд экспериментальной базы Борка были отсажены выловленные в Рыбинском водохранилище 5 лещей-производителей возраста 13+ (самцов и самок). Вода в пруд подавалась из р. Суноги через фильтры из густого мельничного газа, гарантировавшие от попадания в пруд извне молоди рыб и личинок их паразитов. В конце первой—начале второй декады мая отсаженные лещи отнерестились. В середине июня был произведен отлов производителей и партии

мальков из их потомства. На лещах-производителях оказалось весьма много дактилогирюсов (до 200—300 экз. на 1 жабру). Из них до 50% — *D. falcatus*, до 30% — *D. wunderi* и приблизительно по 10% — *D. auriculatus* и *D. zandti*. Размеры всех паразитов и их хитиноидных образований такие, как указаны для форм со взрослых рыб (Гусев и Кулемина, 1971; стр. 165, 167; табл. 1—4). На мальках были обнаружены в среднем по 5—10 экз. (в 1966 г. в аналогичных условиях — до 50) только «мальковых» форм *D. auriculatus* на разных стадиях развития (Гусев и Кулемина, 1971; стр. 165; табл. 1). При последующих просмотрах новых партий мальков на них стали попадаться единичные «мальковые» особи *D. zandti* и *D. falcatus* (Гусев и Кулемина, 1971, табл. 2, 3).

В изолированном пруду мальки могли заразиться только от своих производителей. Следовательно, потомство дактилогирюсов со взрослых рыб, выросшее на мальках, превратилось в «мальковые» формы. Поэтому вопрос, не являются ли последние генетически обособленными от популяций с рыб последующих возрастов, должен быть решен отрицательно. К сожалению, из-за технических трудностей получения стерильными крупными лещей нам не удалось подкрепить этот вывод заражением взрослых рыб личинками дактилогирюсов с мальков и наблюдать обратное превращение паразитов. Однако и без этого результаты эксперимента можно считать достаточно убедительными.

Яйца червей с мальков по форме и размерам такие же, как у особей с крупных рыб. Для проверки их жизнеспособности и для сравнения вышедших личинок с личинками от особей с других возрастов рыб мы провели второй опыт. Несколько отложенных в солонке яиц *D. auriculatus* с мальков были помещены в висячую каплю. Все они нормально развивались. Через 4 суток вылупились личинки. Они имели такой же облик и размеры, как и личинки от особей со взрослых рыб. Краевые крючья личинок обеих форм также оказались идентичными. В некоторой степени этот эксперимент компенсировал упомянутую неудачу с обратным заражением взрослых рыб от мальков. Он свидетельствует о том, что яйца особей с мальков вполне жизнеспособны. Оба опыта показывают, что дифференцировка на формы происходит в постларвальный период роста червей в зависимости от возраста рыбы, на которую осядут личинки.

АНАЛИЗ СООТНОШЕНИЯ РАЗМЕРОВ И ФОРМЫ ХИТИНОИДНЫХ ОБРАЗОВАНИЙ МОНОГЕНЕЙ С РАЗНЫХ ВОЗРАСТОВ РЫБ

Общей, наиболее заметной для всех исследованных видов дактилогирюсов чертой можно считать, что краевые крючья у всех «мальковых» форм как бы недоразвиты. У них значительно слабее развита рукоятка, чем у особей со взрослых рыб. Это особенно касается 6 и 7 пар крючьев, которые сохраняют у «мальковых» форм почти личиночный облик. Они лишь с более толстыми стержнем и его концевым вздутием, чем таковые у только что вылупившихся или осевших личинок. Кроме того, для всех «мальковых» форм характерны меньшие размеры тела и соответственно слабее развитые желточники (рис. 1, 1); более нежные, чем на взрослых рыбах — соединительная и дополнительная пластинки; менее массивные и меньшие по общей длине и длине их частей — срединные крючья; отсутствие заметных изменений на разных возрастах рыб в размере и форме лезвия краевого крючка и его «пятки», которые становятся лишь немного массивнее в онтогенезе, вследствие чего они могут быть наиболее стабильным признаком видов. В отношении других признаков и степени различий всех образований у разных видов нет единства, даже у тех, которые встречаются на одном хозяине. Так, у *D. auriculatus* с мальков срединные крючья и их части почти вдвое меньше (для максимальных значений более чем вдвое), чем у особей со взрослых рыб. Однако усредненная длина этих крючьев у «мальковых» форм *D. zandti*, *D. falcatus* и *D. wunderi* лишь соответственно на 37, 27 и на 20% меньше, чем у взрослых рыб (Гусев и Кулемина, 1971; табл. 1—

4; рисунок). Наблюдается также и разная степень различия в форме срединных крючьев. Наибольшие различия у *D. auriculatus* (Гусев и Кулемина, 1971; стр. 165 и рисунок). У остальных видов форма крючьев мало меняется. Однако у «мальковых» форм большинства видов длина внутреннего отростка в сравнении с другими частями крючьев меньше, чем у форм со взрослых рыб. Так, у первых ее отношение к длине острия равно в среднем для *D. auriculatus* 0.8, тогда как у вторых — 1.15—1.20. От этого внутренний отросток у первых кажется относительно короче и толще, и он как бы удлиняется с ростом рыбы. Следует отметить, что у большинства

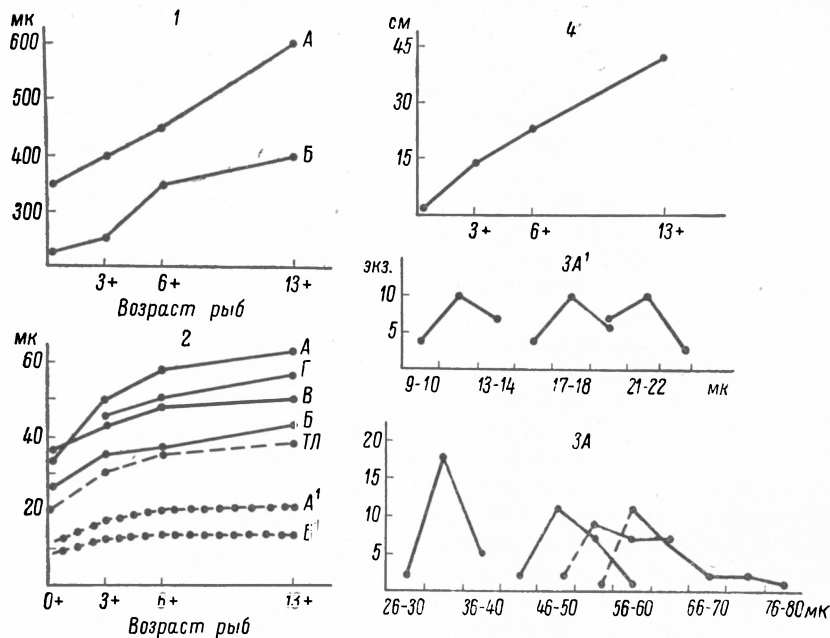


Рис. 1. Зависимость длины тела и срединных крючьев некоторых дактилогирусов с леща от возрастных изменений хозяина.

1 — изменение усредненной длины тела *Dactylogyrus auriculatus* (A) и *D. zandti* (B); 2 — изменение усредненных размеров жабрных лепестков, срединных крючьев и их острия у дактилогирусов. ТЛ — толщина лепестков II порядка; длина срединных крючьев *D. auriculatus* (A), *D. zandti* (B), *D. falcatus* (B), *D. wunderi* (Г); длина острия срединных крючьев *D. auriculatus* (A') и *D. zandti* (B'). 3A, 3A' — вариационные кривые длины срединных крючьев (3A) и их острия (3A') по классам у *D. auriculatus*; 4 — возрастные изменения длины тела леща (Борок).

видов, имеющих крючья типа *D. wunderi*, наблюдается коррелятивная связь между длиной острия и внутреннего отростка: отношение первого ко второму чаще всего 1 : 1, с небольшими отклонениями в ту или иную сторону. Эти отклонения примерно того же порядка, что и указанные различия между формами с мальков и со взрослых рыб. Возможно, что такое совпадение не случайно и обусловлено одинаковыми причинами.

Более короткий внутренний отросток не только у «мальковых» форм *D. auriculatus*, *D. distinguendus* и других видов с вундерными срединными крючьями, но также и у *D. falcatus*, и у *D. tuba*, имеющих крючья фалькатоидного типа. Однако у *D. sphyrna* такого относительного укорочения отростка у червей с мальков не наблюдается. Для *D. sphyrna* характерна еще одна черта: все краевые крючья его «мальковых» форм (кроме 5-й пары) имеют почти эмбриональный облик, тогда как у других видов с мальков крючья 1—5 пар, хотя и недоразвиты, но все же имеют небольшую удлиненную рукоятку.

У *Tetraonchus monenteron* изменения хитиноидных образований захватывают лишь срединные крючья и соединительную пластинку, краевые же крючья и копулятивный орган у особей с разных возрастов щуки практически одинаковы. Наконец, у *Diplozoon megan* на молоди язя наблюдается

мельчание всех частей тела и хитиноидных образований диска, кроме лезвия срединного крючка, сохраняющего видовую стабильность на рыбах разных возрастов. В этом отношении лезвие срединного крючка у диплозоонов, по-видимому, столь же константно по размерам и форме, как и лезвие краевых крючков у дактилогирид, тетраонхид и гиродактилид. Подобное постоянство краевых крючков Б. Е. Быховский (устное сообщение) наблюдал и у разных форм *Polystomum integerrimum*. Такое явление, имеющее место в разных группах, видимо, характерно для образований наиболее «древних», утрачивающих в той или иной степени на имагинальных фазах свою прикрепительную функцию. Наоборот, образования более «молодые», имеющие сейчас наибольшее значение в прикреплении, как срединные крючья и их соединительные пластинки, клапаны, присоски, показывают наибольшую изменчивость как в онтогенезе, так и у разных популяций. Подобным же образом и видовое разнообразие групп обратно пропорционально их возрасту и специализации (Гусев, 1969а).

Анализируя данные по изменчивости срединных крючков и их острия у *D. auriculatus* и у других видов с леща, мы видим, что наиболее резкая разница имеется между формами с 0+ и 3+. Между 3+ и 6+ кривая увеличения длины крючков идет более полого, у рыб более поздних возрастов изменения выражены еще слабее. Для большинства видов, появляющихся на рыбах с личиночного или малькового возраста, можно наметить три возрастные группы хозяев: 0+, 3+ и 13+ у леща, 0+, 1+—2+ и взрослые у плотвы, 0+, 2+ и взрослые у язя (Гусев и Кулемина, 1971; табл. 1—14). У леща можно выделить еще группу 6+ для *D. auriculatus*, *D. falcatus*, *D. wunderi* и *D. zandti*. Для последнего вида можно установить даже 5 возрастных групп хозяев по длине срединных крючков, кроме указанных еще и 1+ (Гусев и Кулемина, 1971; табл. 1—4). На примере статистической обработки размеров соединительной пластинки и 6-й пары краевых крючков *D. auriculatus* видно, что остальные хитиноидные образования червей с разных возрастов рыб имеют сходную изменчивость, хотя критерий достоверности различий между 0+ и 3+ значительно ниже, чем в отношении срединных крючков и их острия. Поэтому дальнейший анализ будет вестись преимущественно по последним.

В изменчивости размеров копулятивного органа наблюдается большее разнообразие у разных видов, чем в хитиноидных образованиях прикрепительного диска (Гусев и Кулемина, 1971; табл. 1—3, 5, 6, 9). Так, у *D. auriculatus* достоверные различия имеются между формами с 0+—3+ и 3+—6+, у *D. zandti* — между 0+—3+ и 6+—13+, у *D. falcatus* — между 3+—6+ и 6+—13+, у *D. fraternus* и *D. sphyrna* — между формами с ранних возрастов (0+ и 1+) и со взрослых рыб. Однако у четырех или пяти видов — *D. distinguendus*, *D. nanus*, *D. rarissimus*, *D. robustus*, *D. suecicus* (?) различия между разными формами недостоверны.

Сопоставляя размерные различия между паразитами с молоди и со взрослых рыб, можно заметить, что чем меньше срединные крючья или чем позже паразит начинает заражать хозяина, тем меньше интервал между крайними величинами. Так, у *D. nanus*, имеющего маленькие крючья, эти различия очень малы, хотя он и заражает плотву от личинок до предельных возрастов. То же можно сказать о *D. distinguendus* с густеры и рыбца и о *D. tuba* с язя. Невелики различия и у *D. robustus*, хотя и имеющего мощные крючья, но заражающего язя сравнительно поздно — лишь в возрасте 2+. Несколько большие размерные различия у *D. sphyrna*, попадающего впервые на годовиков. С другой стороны, у *D. auriculatus*, имеющего довольно мощные крючья и встречающегося на рыбе уже с одномесечного возраста, такая разница очень велика. Размерные различия крючков малы также у тех видов, которые специфичны для мелких рыб, например у *D. fraternus* с уклей или у «детских» паразитов, свойственных ранним возрастам рыб, например у *D. rarissimus* с плотвы и у *D. distinguendus* с леща. Первый весьма редок, второй — неизвестен на взрослых рыбах. Наконец, бросается в глаза еще одно, по-видимому, не случайное обстоятельство: плотва, язь, густера созревают на 2—4-м году жизни, лещ в Ры-

бинском водохранилище — на 7—11-м. Соответственно и размерные различия их дактилогирусов с молоди и со взрослых рыб у первых меньше, чем у последнего.

Исходя из изложенного, можно сформулировать такое правило: разница в размерах паразитов и их органов прикрепления между особями с крайних возрастов рыб тем сильнее, чем эти размеры больше, чем более ранний возраст хозяина заражает паразит, чем больших размеров достигает (или чем позже созревает?) хозяин, чем шире круг возрастных групп хозяев, заражаемых паразитом, и чем больше число статистически достоверных размерных групп паразитов с разных возрастов хозяев. Разумеется, это правило, основанное пока на немногих фактах, нуждается в проверке на большем материале.

ПРЯМАЯ ЗАВИСИМОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И ПОВЕДЕНИЯ МОНОГЕНЕЙ ОТ ВОЗРАСТА ХОЗЯИНА И ЕЕ ПРИРОДА

Исследователи уже обращали внимание на изменчивость паразитов под влиянием различных факторов. Так, Ошмарин (1959) обсуждает вопрос о зависимости размеров гельминтов от величины хозяев. Упоминают об этом в отношении *Diplozoon* также Быховский и Нагибина (1959). Павловский и Гнездилов (1949) установили влияние интенсивности заражения на размеры лентецов (обратная пропорциональность). Белопольская (1954) рассматривает изменчивость сосальщика *Dicrocoelium* по хозяевам и районам. Догель (1949) приводит случаи зависимости величины паразита от его топологии. Исследования Левеллина (Llewellyn, 1964, и др.) показывают влияние положения некоторых моногеней на жабрах рыб и направления тока воды на развитие асимметрии тела паразита. В одних из упомянутых примеров имеет место зависимость размеров (частично и морфологии) от величины хозяина, выработавшаяся филогенетически, а сам размер является видовым признаком. В других — его колебания, хотя и происходят в пределах вида, но обусловлены различиями в среде обитания разных популяций. В третьих — проявляется влияние на морфологию паразита его топологии.

В рассмотренном нами явлении такая зависимость, казалось бы, иного порядка, отличающегося и от примера Павловского и Гнездилова, и от ставшего классическим случая диморфизма *Polystomum integerrimum* с жабр головастика или из мочевого пузыря лягушки (Быховский, 1957). Создается впечатление, что существование «мальковых» и «взрослых» форм свидетельствует о прямом влиянии размера жабер на величину тела и хитиноидных образований паразитов, так как топология и среда обитания их одинаковы, если не считать размерных и физиологических различий между разными возрастными группами рыб. Как видно из графика (рис. 1, 2), кривая изменчивости срединных крючьев в общем копирует возрастное увеличение толщины жаберного лепестка II порядка (респираторной складки), в который вонзаются острием крючья. Это отчетливо свидетельствует, как уже отмечалось (Гусев, 1967), о глубоком биологическом смысле мельчания крючьев у «мальковых» форм. Более крупные крючья могут повредить нежный лепесток и привести к гибели мальков (непосредственной травмой или способствуя инфекции через поврежденные места), в чем паразит «не заинтересован».

По-видимому, наличие «мальковых» форм может также рассматриваться как один из случаев распространенного явления зависимости размеров особей в популяции от величины биотопа или площади обитания. Известно, что в небольших водоемах некоторые виды рыб, например караси, имеют очень малые размеры, весьма далекие от максимально известных. То же наблюдается при большой плотности посадки рыб или при нарастании их численности в водоеме.

Конечно, строго говоря, в указанных случаях в мелких и крупных водоемах, на мелких и крупных рыбах, при малой или большой интенсивности заражения, при прочих равных условиях среда не идентична.

И в этом причина изменчивости организмов. Морфологически жаберный аппарат малька и старших возрастов разный; физиология, питание, горизонт обитания с возрастом тоже меняются. Об этом упоминает и Быховский (1957), говоря о динамике заражения *Dactylogyrus vastator*. Все отличия разбираемого явления от приведенной другими исследователями — топологической, географической или другой внутривидовой изменчивости — лишь количественные в масштабах изменений среды обитания. Но независимо от причин приведенные факты неопровержимо говорят об имеющих место прямых размерных зависимостях паразита от хозяина. Упоминает о меньших размерах паразитов на молоди рыб также Иванова (1969) для *Trichodina pediculus*. Возможно, это — распространенное явление в системе паразит—хозяин.

Возраст рыб или размер площади обитания влияют не только на размеры тела и органов прикрепления моногеней, но и на их локализацию. Так, когда чешуя у подрастающей молоди уже хорошо развита (у осенних мальков и позже), личинки дактилогирусов, проникая через рот с током воды, омывающей жабры, оседают прямо на лепестки. У личинок рыб и ранних мальков с только что появившейся чешуей и еще неокрепшими нежными покровами мы находили разные стадии роста дактилогирусов на жаберных крышках, на поверхности ротовой полости, на коже за жаберной крышкой. На жаберных лепестках их было меньше, в основном там обнаруживались взрослые особи.

При слабом заражении (5—10 экз. на мальке) половозрелые черви обычно встречались только на жабрах. При сильном заражении (50 и более экз. на мальке) значительное число дактилогирусов остается вне жабр не только на начальных стадиях роста, но и в половозрелом состоянии. В этом, по-видимому, опять сказывается полезная реакция их на недостаток площади обитания при «стремлении» паразита не погубить хозяина своим массовым нашествием на нежные лепестки.

Большее количество ранних постларвальных стадий дактилогирусов на стенках ротовой, жаберной полостей и на коже и преимущественная локализация взрослых особей на жабрах мальков, вероятно, свидетельствуют о том, что личинки паразитов попадают на них не через рот, а главным образом оседая непосредственно на поверхность тела. Аналогичную картину наблюдал О. Н. Юнчис у *Dactylogyrus nasalis* и *D. rarissimus* (устное сообщение). Затем черви, по-видимому, перебираются на жабры. Такое поведение личинок, вероятно, следует объяснить также своеобразной адаптацией моногеней к выживанию. В отличие от личинок старших возрастов, всасывающих пищу, личинки рыб захватывают поштучно наиболее мелкие планктонные организмы. Вероятно, они проглатывали бы в качестве пищи и личинок дактилогирусов. Чтобы избежать этого, последние «обходят» рот малька, возможно, в силу каких-то отрицательных хемотаксисов, отрицательного реотаксиса или слабого тока воды, втягиваемой ранневозрастной молодью в рот (личинки паразитов еще способны противостоять ему); так или иначе, оседание личинок на нежные покровы ранних мальков увеличивает процент их выживания.

Взрослый лещ питается сравнительно крупным бентосом. В толще воды, где плавают личинки моногеней, через рот лещей проходят в основном лишь респираторные токи воды. Поэтому личинки, не способные теперь противостоять сильным токам воды и втягиваемые в рот, оседают на жабры. Закрепиться на поверхности тела хозяина им препятствует жесткий чешуйный покров.

Таким образом, возрастные изменения хозяев сказываются не только на динамике заражения моногенейми, хорошо освещенной в литературе, но и на морфологии и поведении этих паразитов.

Размерные соотношения и сдвиги в поведении — это, по-видимому, лишь внешнее проявление каких-то процессов и реакций, ведущих к выгодным для паразита и хозяина адаптациям. Предположение о природе их высказал Глезер (Gläser, 1965). Он считает, что малый размер хитиноподобных структур у особей с мальков можно объяснить или тем, что условия жизни

на мальках хуже, чем на взрослых рыбах, и паразиты остаются как бы недоразвитыми, или тем, что дактилогирюсы под воздействием гормонов быстро растущей молодежи преждевременно становятся половозрелыми и их рост прекращается раньше. В пользу второго предположения свидетельствует то, что у моногеней наибольшие изменения наступают в первые 2—3 года, в период наиболее интенсивного роста рыб (рис. 1, 4). Соответственно скорее всего агентами, вызывающими изменения, могут быть гормоны роста, а не половые гормоны. За это говорит расхождение максимума прироста у дактилогирюсов с леща со сроком его значительно более позднего полового созревания в Рыбинском водохранилище.

Однако, если мы имеем прямые фактические данные о зависимости признаков и поведения моногеней от возрастных изменений хозяев, то о механизме их регуляций прямых свидетельств нет. Поэтому ответить более определенно на вопрос о природе таких изменений пока нельзя.

Не представляется также возможным сейчас решить, в чем причины указанных выше различий в соотношении размеров хитиновых образований диска и копулятивного органа у червей с разных возрастов рыб. Бросается в глаза, что копулятивный орган не изменяется главным образом у тех видов, у которых он относительно мал (*D. nanus*, *D. distinguendus*, *D. rarissimus*, отчасти *D. zandti*). Наоборот, у видов с большим копулятивным органом он изменяется (*D. auriculatus*, *D. falcatus*, *D. tuba*). Уменьшение крупного копулятивного органа у особей с мальков не имеет, по-видимому, такого биологического смысла, как в отношении органов прикрепления. Возможно, здесь проявляется лишь коррелятивная связь частей организма, определенные соотношения части и целого.

УСЛОЖНЕНИЕ ЦИКЛА РАЗВИТИЯ МОНОГЕНЕЙ КАК СЛЕДСТВИЕ ИХ ПОЛИМОРФИЗМА

В связи с морфологической неравноценностью половозрелых особей многих моногеней с разных возрастов рыб жизненный цикл этих паразитов при трактовке его по Быховскому (1957), даже в простейшем его проявлении (материнская особь—яйцо—личинка—дочерняя особь) в пределах видов может сильно варьировать. Если вылупившееся из яиц потомство оседает и развивается на рыбе того же возраста, что и материнская особь, то жизненный цикл, точнее цикл развития дактилогирюсов (период от откладки яйца до получения яйцекладущей особи, равнозначной материнской) может длиться 3—4 недели (по данным для *D. vastator*). При низкой температуре длительность цикла развития и жизни паразита может быть больше, до 4—6 мес. Это простой законченный цикл, включающий одно поколение. Назовем его циклом развития I порядка. Если же личинки оседают на рыб других возрастов, то потомство, выросшее из них, не будет равноценным материнской особи. Цикл развития удлиняется в наиболее коротком варианте до 1.5—2 мес. Он замкнется лишь тогда, когда возникнет поколение, равнозначное материнскому (Гусев, 1969б), условно взятому в конкретном случае за исходное. Это сложный законченный цикл, включающий несколько поколений. Назовем его циклом II порядка. Теоретически возможно, что каждое поколение, или каждая годовая группа их, будет развиваться на разных возрастах рыб. Тогда цикл развития, а соответственно и жизненный цикл, продлится несколько лет, то есть растянется на весь срок роста рыб от малька до предельного или нерестового возраста и до появления мальков следующего поколения. Для леща Рыбинского водохранилища, весьма поздно созревающего, это будет 7—11 лет (Остроумов, 1955). Практически такой длинный цикл вряд ли бывает, так как рыба преимущественно держится возрастными группами и не совершает больших миграций за короткий период развития яиц дактилогирюсов (чаще 3—5 суток в теплое время года). Поэтому скорее всего вылупившиеся личинки оседают на рыб, близких или одинаковых по возрасту с хозяевами их материнских особей. Возможно также, что внутри цикла II порядка может быть один или несколько циклов

I порядка с развитием промежуточных поколений на нескольких рыбах другого возраста (рис. 2). Получаются циклы в цикле. Строго говоря, в цикле развития II порядка имеет место своеобразное чередование поколений с участием одного или многих «промежуточных» хозяев, относящихся к одному виду, но к разным поколениям или возрастам. Это, конечно, не те промежуточные хозяева из далеких групп или поколения, без которых существование вида и цикл развития невозможны, как у трематод или цестод, или даже у некоторых моногеней (Быховский и Нагибина, 1967). Тем не менее представлявшийся простым цикл развития многих моногеней оказывается сложным и своеобразным. Он может быть трех типов: 1) материнская особь—яйцо—свободноплавающая личинка—

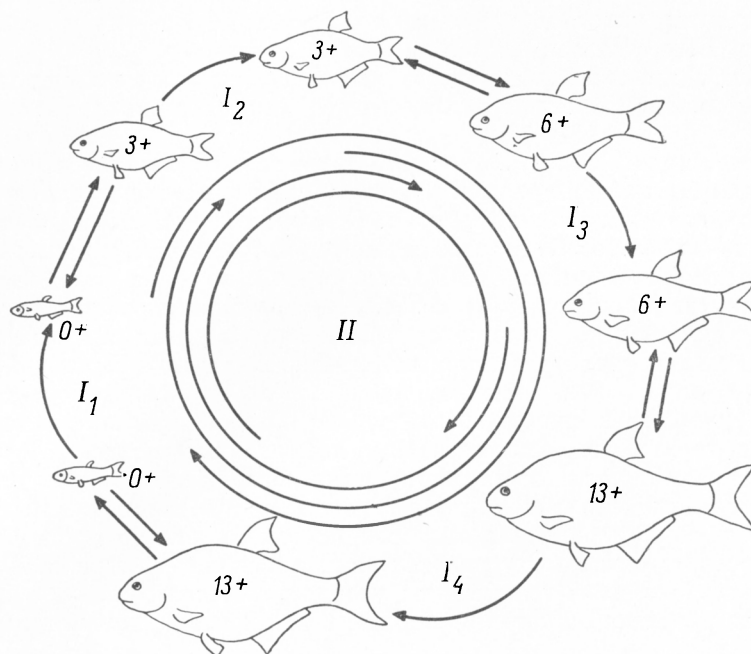


Рис. 2. Схема цикла развития дактилогирусов (на примере *Dactylogyrus auriculatus*). Прямые стрелки — цикл не закончен, круглые — законченные циклы I и II порядка.

взрослая дочерняя особь; 2) материнская особь I_1 —яйцо—личинка—взрослая дочерняя I_2 —яйцо—личинка—взрослая внучатая I_3 —яйцо . . . и т. д. до взрослой I_n ; 3) материнская особь I_1 —яйцо—личинка—взрослая дочерняя I_2 —яйцо—личинка—взрослая внучатая I_2 —яйцо—личинка—взрослая I_3 —яйцо—личинка—взрослая I_4 — . . . и т. д. тоже до взрослой I_1 .

Указанные особенности цикла развития дактилогирусов, связанные с ростом хозяина, вполне сравнимы с циклом развития *Polystomum integerrimum* из лягушки. Правда, диморфизм последних отличен от полиморфизма дактилогирусов и по его большей масштабности (формы *P. integerrimum* морфологически отличаются одна от другой, как разные роды или семейства и не имеют переходных форм), и по его зависимости не от размера органа, а от сроков попадания личинок на хозяина и от топологии паразита. Кроме того, адаптированность цикла к ритмике хозяина в связи со спецификой среды обитания у полистомы больше, чем у дактилогирусов. Полистома ограничена в развитии сроками метаморфоза головастиков, и ее личинка погибает, если вылупляется после зарастания жабр. Цикл в этом случае обрывается (Быховский, 1957). Дактилогирусы не имеют такого ограничения сроками и для сохранения и развития нуждаются лишь в контакте с нужным хозяином любого возраста. Однако у обеих форм

сравниваемых групп направление течения цикла развития и его длительность зависят только от возраста (размера) хозяина — головастика или рыбы. Как и у дактилогирисов, у полистомы цикл может охватывать или одно поколение и заканчиваться в том же хозяине, на которого осела личинка (для многолетней формы из мочевого пузыря), или два поколения с одной промежуточной жаберной формой, живущей лишь 1.5—2 мес. на «промежуточном» хозяине — головастике. При этом понятие «промежуточный» хозяин в данном случае уже значительно ближе, чем у дактилогирисов, по смыслу к употребляемому в отношении циклов трематод, цестод и других паразитов, развивающихся со сменой хозяев. Наконец, уже полностью применимы понятия промежуточных и окончательных хозяев в случаях паразитирования личинок *Pricea* и *Gotocotyla* на одних, преимущественно планктонных рыбах, а их взрослых форм — на других, хищных рыбах (Быховский и Нагибина, 1967).

Возможно, приведенный ряд развития «промежуточного паразитирования» показывает один из вероятных путей становления промежуточных хозяев.

Вероятно, прав Глезер (Gläser, 1965), высказывая предположение, что отмеченные им размерные различия между особями с молоди и со взрослых рыб свойственны всем дактилогирисам. Возможно, такая полиморфность и вытекающие из нее особенности цикла развития характерны не только для дактилогирисов и многих других моногеней, но и для более широкого круга паразитов (во всяком случае тех, у которых сменяется много поколений за время жизни хозяев и которые заражают последних с раннего возраста). У многолетних паразитов или поздно попадающих на рыб такие особенности не наблюдаются, да и не имеют биологического смысла.

Если не считать поставленные выше, но не решенные вопросы и предположения, то основные выводы из изложенного следующие.

1. В природе имеет место прямая зависимость морфологических признаков и поведения паразитов от размера и возраста хозяев, что необходимо учитывать при решении вопросов таксономического порядка.
2. В соответствии с полученными данными нужно внести поправки и дополнения в диагнозы и описания исследованных видов.
3. Цикл развития моногеней значительно сложнее, чем это представлялось раньше.

Литература

- Белопольская М. М. 1954. Влияние видовых особенностей хозяина в различных местах его обитания на морфологию сосальщика *Dicrocoelium lanceatum*. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 35 : 35—41.
- Быховский Б. Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—509.
- Быховский Б. Е. и Нагибина Л. Ф. 1959. О систематике рода *Diplozoon* Nordmann, 1832 (Monogenoidea). Зоол. журн., 38 (3) : 362—377.
- Быховский Б. Е. и Нагибина Л. Ф. 1967. О «промежуточных» хозяевах у моногеней (Monogenoidea). Паразитол., 1 (2) : 117—122.
- Гусев А. В. 1967. Итоги и перспективы изучения моногенетических сосальщиков (Monogenoidea) пресных вод СССР. Зоол. журн., 46 (11) : 1630—1640.
- Гусев А. В. 1969а. История фауны и адаптации к прикреплению пресноводных моногеней Евразии и Северной Америки. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 24 : 106—127.
- Гусев А. В. 1969б. Изучение моногеней и перестройка их системы. В сб.: Строительство гельминтологической науки и практики в СССР, 4 : 5—35.
- Гусев А. В. и Кулемина И. В. 1971. Таксономические признаки некоторых моногеней с хозяев разных возрастов. Паразитол., 5 (2) : 162—171.
- Догель В. А. 1949. Явление «сопряженных видов» у паразитов и эволюционное значение этого явления. Изв. АН КазССР, 74, сер. паразитол., 7 : 3—15.
- Иванова Н. С. 1969. Паразитические инфузории (Peritricha, Urceolariidae Stein, 1867) прудовых рыб Европейской части РСФСР, их биология, патогенное значение и меры борьбы. Автореф. канд. дисс., М. : 1—15.
- Остроумов А. А. 1955. О возрастном составе и росте леща Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок» : 166—183.
- Ошмарин П. Г. 1959. К изучению специфичной экологии гельминтов. I—III. Владивосток : 1—109.

- Павловский Е. Н. и Гнездилов В. Г. 1949. Фактор множественности при заражении лентецом широким. ДАН СССР, нов. сер., 27 (4) : 755—758.
- Gläser H.-J. 1965. Zur Kenntniss der Gattung *Dactylogyrus* Diesing, 1850 (Monogeneoidea). Ztschr. Parasitenk., 25 : 439—484.
- Llewellyn J. 1964. The effects of the host and its habits on the morphology and life-cycle of a monogenean parasite. Paras. worms a. aquat. cond., Symp. in Prague : 147—152.

ANALYSIS OF VARIABILITY OF CHARACTERS,
BEHAVIOUR AND DEVELOPMENT'S CYCLE
OF MONOGENEANS FROM THE AGE OF HOSTS

A. V. Gussev and I. V. Kulemina

S U M M A R Y

The curve of change of anchor's length and their point on ages of hosts coincides with that of growth of thickness of secondary gill filaments. This is a direct adaptation of parasites to dimensions of gills which secures their life by preserving young fishes. The size of copulatory complex changes with increasing host's age most only in species with large cirrus. Dispersion of monogeneans on skin of young fishes with great intensity and penetrating of larvae on those not via mouth but by the setting on skin — are also adaptations to preservations of young fishes and worms. The most constant characters of species are the shape and size of point (blade) of hooks in *Dactylogyrus* and *Tetraonchus* and anchors in *Diplozoon* (the most «ancient» organs). Development's cycle of dactylogyrens can include one or many generations in dependance from age of hosts on which the larvae are setting. In the second case development goes as if with «intermediate» hosts.