

УДК 576.895.1:591.545

**ПОПЫТКА СОЗДАНИЯ ГИПОТЕЗЫ СЕЗОННОГО СОЗРЕВАНИЯ
ГЕЛЬМИНТОВ В ОКОНЧАТЕЛЬНОМ ХОЗЯИНЕ — РЫБЕ****К. Форбс, Д. М. Энсор, Дж. Чэбб**

Кратко описано сезонное созревание 4 видов гельминтов *Acanthocephalus clavula*, *A. lucii*, *Camallanus lacustris* и *Bunodera luciopercae* из окуня *Perca fluviatilis*. Отмечается, что *A. clavula*, *A. lucii* и *C. lacustris* обнаруживаются в виде зрелых червей в кишечнике рыбы в течение круглого года, в то время как у *Bunodera luciopercae* выявлен ограниченный период созревания. В результате экспериментальных исследований делается предположение, что *B. luciopercae* использует гонадотрофин хозяина, чтобы вызвать и стимулировать раннюю фазу гаметогенеза. Гонадотрофин также может активировать эндокринную систему паразитов, которая регулирует последующий сперматогенез и овогенез. Эта информация использована для создания гипотезы сезонного созревания гельминтов в окончательном хозяине — рыбе. Она также дает возможное объяснение сезонного созревания гельминтов рыб в заполярных и тропических зонах.

Введение

Сезонная динамика гельминтов рыб подвергается воздействию двух типов факторов: внехозяйных (среда 2-го порядка) и внутривнутрихозяйных (среда 1-го порядка). Внехозяйные отношения важны для понимания прохождения паразитом жизненного цикла. Внутривнутрихозяйные отношения важны для познания популяционной биологии и развития паразита внутри хозяина как промежуточного, так и окончательного. Любое взаимодействие гельминт—рыба обязательно включает ряд факторов обоих типов. В данной статье главное внимание уделяется факторам, действующим внутри окончательного хозяина, в особенности роли эндокринной системы, если она играет какую-либо роль в стимулировании и поддержании процессов полового созревания гельминта, что в конечном счете приводит к удалению яиц или личинок из тела зрелого червя.

Описана сезонная встречаемость многих видов гельминтов у пресноводных рыб. Эта информация суммирована в обзорах Чэбба (Chubb, 1977, 1979, 1980, 1982). Ясно, что закономерности сезонной встречаемости определяются многими компонентами. Чэбб (Chubb, 1982) выдвинул предположение о необходимости выявить для каждого вида гельминтов группу соответствующих факторов, которые, как было показано или как предполагается, определяют их сезонное преобладание, интенсивность заражения и созревание. Благодаря эволюционным возможностям, заложенным в геноме каждого вида, детали механизмов регуляции будут отличаться в зависимости от вида и от его локализации. Данные о такой изменчивости были получены для некоторых видов.

Полевые наблюдения и экспериментальные исследования позволяют предположить, что температура воды, воздействующая на гельминта прямо или косвенно через поведение и метаболизм хозяина, это наиболее важный фактор, определяющий сезонную биологию в субтропических и умеренных климатических зонах мира. В заполярных и в тропических районах доминирующую

роль должны играть факторы иные, чем температура воды. Вероятно, такую роль играют хозяино-паразитные отношения. К сожалению, проведено мало подробных исследований в этих районах (Chubb, 1982, 1988).

Такие общие утверждения явно недостаточны. Необходимо проводить эксперименты, чтобы получить точные данные о взаимоотношениях хозяина и гельминта и в то же время чтобы сделать шаг к созданию общей гипотезы сезонного созревания всех видов.

В течение последних 10 лет в Ливерпуле проводились экспериментальные исследования, которые способствуют созданию такой общей гипотезы. Эти исследования касались кишечных гельминтов, встречающихся у окуня *Perca fluviatilis* L. 1758. Общее исследование паразитофауны окуня в оз. Ллин Тегид (оз. Бала) было проведено Эндрюсом (Andrews, 1977, 1979). Из гельминтов, найденных в кишечнике окуня, он проводил эксперименты с сезонной встречаемостью трематоды *Bunodera luciopercae* (Andrews, Chubb, 1980), нематоды *Camallanus lacustris* и скребня *Acanthocephalus clavula*. Роджанапайбул (Rojanapairbul, 1977) провел дальнейший подробный анализ встречаемости в оз. Ллин Тегид *A. clavula* у его промежуточного хозяина и у ряда других рыб, являющихся его окончательными хозяевами. Экспериментальное исследование популяционной динамики *Acanthocephalus lucii* у окуня из реки Форт и канала Клайд около Темпля, Глазго, было проведено Брэтти (Bratney, 1982).

Если результаты этих исследований объединить, они позволят приблизиться к общему пониманию явления сезонной встречаемости гельминтов. Однако в результате последних исследований Форбеса (Forbes, 1988) были получены данные, иллюстрирующие сезонные изменения, происходящие в функционировании эндокринной системы хозяина и воздействующие на один из названных видов, а именно на *Bunodera luciopercae*. Все эти исследования кратко суммированы в данной статье; показано также, как они могут способствовать созданию общей гипотезы.

СЕЗОННАЯ ВСТРЕЧАЕМОСТЬ КИШЕЧНЫХ ГЕЛЬМИНТОВ

Bunodera luciopercae, вероятно, одна из наиболее интенсивно изучаемых трематод, встречающихся у рыб, благодаря широкому ареалу ее главного окончательного хозяина — окуня и высокому уровню встречаемости ее у этого вида рыб. Подробности годичной картины встречаемости были впервые даны Ляйманом (1940) на оз. Селигер (СССР). Стадии созревания хорошо представлены также в работе Малаховой (1963).

Закономерности встречаемости и созревания *B. luciopercae* в кишечнике окуня вкратце следующие. Особенности зараженности ею несколько меняются в зависимости от места исследования. Они даны в работе Чэбба (Chubb, 1979). Обычно в течение летних месяцев имеется период, когда *B. luciopercae* отсутствует у окончательного хозяина. Метацеркарии заглатываются окунем от середины до конца лета. Черви приживаются в его кишечнике, созревают в течение осени и зимы и производят первые яйца к ноябрю в оз. Селигер (Ляйман, 1940) или несколько позднее в других водоемах, например в начале января в оз. Ллин Тегид (Andrews, 1977; Andrews, Chubb, 1980) и в феврале в оз. Кончезеро (Малахова, 1963). Зрелые черви встречаются в кишечнике окуня с весны до начала лета; точное время зависит от гидротермальных условий конкретного водоема. Следует отметить, что у *B. luciopercae* созревание до половой зрелости в теле окончательного хозяина — рыбы происходит в самый холодный период года. Это противоположно ситуации, наблюдаемой у следующих видов, и поднимает вопрос о том, какие факторы регулируют этот процесс созревания в холодный период каждого года.

Camallanus lacustris также хорошо изучен и показывает однородную картину сезонной изменчивости заражения на протяжении его ареала (Chubb,

1982). Во всех случаях, за исключением, пожалуй, одного, рост червей до половой зрелости и выделение следующего поколения личинок происходят круглый год. Однако изменение температур воды в зависимости от сезона влияет на скорость развития *C. lacustris*, так что в теплые месяцы скорость развития всех стадий жизненного цикла выше.

Acanthocephalus clavula Эндрюс и Роджанапайбул (Andrews, Rojanaparbui, 1976) изучили встречаемость *A. clavula* у 5 видов рыб в Ллин Тегиде. Они обнаружили, что картина заражения каждого вида в основном определяется пищевыми привычками хозяина, в то время как успех созревания паразитов зависит от интенсивности заражения и анатомического строения кишечника хозяина. Высокая интенсивность в коротком кишечнике благоприятствует максимальному репродуктивному успеху у самок червей, достигаемому в особенности у угря и у бычка *Cottus gobio*. Однако здесь важно отметить, что зрелые самки с аканторами, заключенными в оболочку, имелись у двух упомянутых видов хозяина в течение всего года. Скорость развития всех фаз жизненного цикла усиливается при высокой температуре воды и замедляется при низкой. Было экспериментально показано, что полный жизненный цикл длится как минимум 132 дня при температуре 8—13° (Rojanaparbui, 1977).

Acanthocephalus lucii. Брэтти (Brattee, 1982) обнаружил сезонный цикл зараженности и интенсивности встречаемости *A. lucii* у окуня. Максимальный уровень заражения наблюдается в мае с постепенным понижением до минимального в конце следующей зимы. Черви, содержащие аканторов, заключенных в оболочку, были обнаружены в течение года. Экспериментальное заражение окуня указывало на то, что температура воды не оказывает заметного влияния на приживаемость паразита, но высокая температура ускоряет созревание и смертность зрелых червей.

Относительно *Camallanus lacustris*, *Acanthocephalus clavula* и *Acanthocephalus lucii* следует отметить, что зрелые черви могут встречаться в течение круглого года; было также показано экспериментально в каждом случае, что скорость созревания паразита возрастает с повышением температуры воды.

ГИПОТЕЗА ПРИЧИН СЕЗОННОГО СОЗРЕВАНИЯ ГЕЛЬМИНТОВ В ОКОНЧАТЕЛЬНОМ ХОЗЯИНЕ — РЫБЕ

Из вышеприведенных примеров созревания гельминтов можно видеть, что имеют место две закономерности. Согласно первой, наблюдаемой у *Bunoderia luciopercae*, выявлен четко определенный период созревания паразита внутри окончательного хозяина, что в данном случае происходит в холодные месяцы года. Вторая закономерность наблюдается у *Camallanus lacustris*, *Acanthocephalus clavula* и *Acanthocephalus lucii*. В этом случае нет четко определенного периода созревания, но зрелые черви могут встречаться в течение всего года, хотя температура воды оказывает прямое воздействие на скорость созревания.

Эти данные позволяют предположить, что в первом случае хозяин каким-то образом влияет на регуляцию созревания паразита. Во втором случае созревание паразитов непосредственно регулируется температурой воды.

Имеются подробные данные, подтверждающие концепцию о регулировании созревания гельминтов хозяином — рыбой. Ряд примеров приводится в работе Чэбба (Chubb, 1982). Это явление лучше всего можно наблюдать при созревании нематоды *Philonema oncorhynchi* Kuitenen-Ekbaum, 1933, которая встречается в полости тела нерки *Onchorhynchus nerka*. Жизненный цикл изучался экспериментально Плацером и Адамсом (Platzer, Adams, 1967). Установлено, что личинки инвазионной третьей стадии поступают от *Cyclops bicuspidatus* в нерку при температуре 12°. Дальнейшего личиночного развития не происходит в течение 6 мес. (рыбы в возрасте 12—17 мес.), но быстрый рост наступает в течение последующих 8—16 мес. (рыбы в возрасте 18—34 мес.). Личинки

четвертой стадии появились на 15-м мес. после заражения, а почти зрелые черви обнаружены в полости тела рыб к 12-му мес. взятия проб. Плацер и Адамс рассматривают длительный период развития нематод как адаптацию к низким температурам воды и циклу созревания рыб, являющихся их хозяевами. В оз. Культус авторы обнаружили существование у нерки четырехгодичного цикла, длящегося от момента выклева из икринки до нереста этих рыб; жизненный цикл *P. oncorhynchi* оказался равен по продолжительности жизненному циклу ее хозяина. В то время, когда у хозяина происходил нерест, самки нематод содержали в матке активных личинок первой стадии развития. *Cyclops bicuspidatus* многочисленны в оз. Культус в течение всего года и являются главной пищей нерки. Заражение молоди рыб, вероятно, происходит главным образом в январе и феврале, а мигрирует она в море в апреле, имея уже высокий уровень зараженности. Развитие *P. oncorhynchi* до стадии почти зрелых червей в полости тела завершается в то время, когда возраст рыб составляет 32 мес. и когда они начинают возвращаться в пресные воды на нерест. Рост гонад хозяина и нематоды происходит одновременно, так что нерка в устье р. Фрейзер в сентябре содержит червей с яйцами в матке, в то время как в оз. Культус в сентябре наблюдались морулы и некоторое количество личинок. Рыбы, нерестующие в ноябре, содержат самок *P. oncorhynchi*, матки которых наполнены личинками. Таким образом, и хозяин и паразит прибывают на нерестилище в зрелом состоянии. Плацер и Адамс выдвинули гипотезу о том, что созревание хозяина и паразита зависит от гормонов хозяина.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В данной статье приведены результаты исследования. Подробности об экспериментах и методиках будут напечатаны в другой публикации позднее.

Как упоминалось выше, репродуктивный цикл некоторых гельминтов, а также других паразитов в целом, по-видимому, связан с жизненным циклом хозяина. Теоретически это может быть результатом того, что и паразит и хозяин используют одни и те же сигналы окружающей среды (например, температуру) или что паразит использует сигнал, поступающий от хозяина (возможно, гормональный).

Примером отношений второго типа является *Bunodera luciopercae* и ее хозяин — окунь. При исследовании взаимосвязи такого типа, где развитие паразита происходит зимой, возникают три вопроса. Что стимулирует репродуктивное развитие паразита? Каким образом паразит избегает проблему влияния снижающейся температуры воды? Что управляет развитием после того, как оно уже началось? В представленной далее дискуссии делается попытка ответить на эти вопросы в свете настоящих результатов.

Что является стимулом репродуктивного развития у *B. luciopercae*? Прежде чем детально обсудить этот вопрос, важно понять природу репродуктивного цикла хозяина. Окунь имеет определенный сезон размножения, его нерест в британских водах происходит в мае. После нереста, по-видимому, имеет место короткий период, когда рыбы не реагируют на гонадотрофины. В течение этого периода уровень эндогенного гонадотрофина также самый низкий. По мере того как в августе и сентябре уменьшается длина дня, начинается гаметогенез и повышается уровень содержания гипофизарного гонадотрофина. В развитии гонад хозяина наблюдается половой диморфизм. Это развитие значительно быстрее у самца, чем у самки. Самцы окуня обычно полностью созревают к концу октября—началу ноября и затем находятся в состоянии «покоя» до нереста в конце весны. У самок, с другой стороны, наблюдается медленное созревание в течение всей зимы и затем быстрое развитие гамет, связанное с повышением температуры в начале весны.

Гаметогенез у окуня, по крайней мере на ранних стадиях, очень чувстви-

телен к фотопериоду. Подверженность длительному фотопериоду осенью приводит к замедлению гаметогенеза, связанному с понижением уровня гипофизарных гонадотрофов. Подобный, хотя несколько менее выраженный, эффект можно вызвать экспериментально, укорачивая длину дня весной. Параллельные изменения в цитологии гипофизарного гонадотрофина, уровнях содержания гонадотрофина и гаметогенезе в наших экспериментах позволяют предположить, что окунь воспринимает уменьшение фотопериода как сигнал окружающей среды к началу выделения гонадотрофина из гипофиза, что затем приводит к началу гаметогенеза. Тот факт, что скорость развития у самцов и самок различная, в то время как уровни содержания гипофизарного гонадотрофина одинаковы у обоих полов, позволяет предположить, что другой фактор, такой, как температура, возможно, играет важную роль в регулировании скорости развития гамет, после того как оно уже началось. Это также свидетельствует о том, что гонадотрофин действует как стимул гаметогенеза хозяина.

Развитие *Bunoderia luciopercae* происходит с одинаковой скоростью у самцов и самок хозяина. Различие в скорости развития между гонадами двух полов хозяина, а также тот факт, что согласно цитологическим данным стероидогенез происходит параллельно гаметогенезу, показывает малую вероятность того, что паразит использует стероиды хозяина как сигнал к началу размножения (вопрос будет рассмотрен позднее). Это дает возможность предположить, что гонадотропин хозяина — это наиболее вероятный эндогенный сигнал к началу гаметогенеза у паразита. Данные, позволяющие сделать это утверждение, обсуждаются ниже.

Каким образом *Bunoderia luciopercae* решает проблему осеннего понижения температуры воды? Важно подчеркнуть, что *B. luciopercae* гетеротермное животное, т. е. что оно чувствительно к колебаниям температуры окружающей среды. Когда паразита удаляют из хозяина и культивируют *in vitro*, у него наблюдаются определяемые температурой изменения в скорости гаметогенеза, сопутствующие сезону, когда проводится эксперимент. Поэтому паразиты, культивируемые осенью или зимой, имеют максимальную скорость развития при температуре около 10°, в то время как *B. luciopercae*, культивируемая весной, имеет более высокую оптимальную температуру.

С другой стороны, когда *B. luciopercae* находится в хозяине, ее гаметогенез протекает нормально при температуре окружающей среды около 4°, в то время как у паразитов, удаленных из хозяина и культивируемых *in vitro*, наблюдается прекращение гаметогенеза, а в отдельных случаях — фактическое замедление процесса. Это позволяет предположить, что созревание паразита можно катализировать гормонами хозяина. Такая реакция, разумеется, может быть результатом снижения пищевого процесса. С другой стороны, добавление гонадотрофина карпа или лосося к культуральной жидкости приводит к восстановлению нормального гаметогенеза. Кроме того, инкубирование мембран *B. luciopercae* с йодированным гонадотрофином лосося показывает присутствие у паразита специфических рецепторов, воспринимающих гонадотрофин. Графики данных показывают, что у *B. luciopercae* есть рецепторы, воспринимающие большие или меньшие количества гонадотрофина рыб. Тот факт, что паразит обладает рецепторами, воспринимающими гонадотрофин, и реагирует на гонадотрофин, является веским подтверждением гипотезы, согласно которой паразит использует гонадотрофин хозяина как сигнал к началу гаметогенеза и, вероятно, к поддержанию ранних стадий гаметогенеза, таким образом давая возможность начать процессы созревания при низких температурах окружающей среды.

Что регулирует развитие *B. luciopercae*, когда оно уже началось? Данные, приведенные выше, свидетельствуют о том, что *B. luciopercae* использует первоначально высокие уровни гонадотрофина окуня, чтобы стимулировать начало или поддерживать ранние стадии гаметогенеза. После первоначального

резкого подъема уровня содержания гонадотрофина в конце августа—сентябре уровень этот падает и остается постоянно низким почти до самого начала нереста в конце весны. Поэтому маловероятно, что на *B. luciopercae* воздействуют преимущественно гонадотрофины хозяина на протяжении ее репродуктивного цикла. Эту идею подтверждают две линии данных.

Во-первых, *B. luciopercae*, культивируемая *in vitro*, показывает возросшую скорость созревания гонад, когда к среде культуры добавляют определенные стероиды позвоночных. Эстрадиол, тестостерон и прогестерон вызывают ускорение созревания до определенного уровня, но воздействие эстрадиола значительно сильнее, чем любого из двух других стероидов. Как упоминалось ранее, картина стероидогенеза хозяина не коррелируется с созреванием паразита *in vivo*. Однако на более поздних стадиях сперматогенеза и во время оогенеза можно определить клетки, связанные с гонадами паразита, которые имеют сильное ультраструктурное сходство с клетками, производящими стероиды, обладающими гладким эндоплазматическим ретикулумом, высокой плотностью липидных капель и другими характеристиками. Кроме того, извлечение тщательно промытой ткани *B. luciopercae* при помощи органических растворителей, последующая очистка и исследование с использованием радиоиммунологического метода показали присутствие у паразита достаточно высоких количеств эстрадиола, тестостерона и кортизола. Концентрация эстрадиола была значительно выше, чем концентрация двух последних. Эстрадиол не является стероидом, который обычно обнаруживают в плазме костистых рыб: если учесть то, в каких количествах он был обнаружен, представляется маловероятным, что он был абсорбирован из тканей хозяина. Очевидно, что необходимо расширить исследования в этой области, но ультраструктурные данные в сочетании с результатами радиоиммунологических исследований убедительно свидетельствуют о том, что *B. luciopercae* может синтезировать эстрадиол и что ее гонады могут реагировать на этот стероид. Тот факт, что сперматогенез и оогенез, по-видимому, реагируют на эстрадиол, несколько необычен, но известны другие подобные системы (de Flaming, 1974). Система гонад паразита также реагирует на тестостерон, но они, вероятно, ароматизируются до эстрадиола, который является главным стероидным гормоном, определенным до настоящего времени.

Ультраструктурные исследования также показали, что *B. luciopercae* обладает сложной нейросекреторной системой, которая состоит из кольца вокруг кишечника и радиальных нервов, присоединяющихся к району гонад и латеральным полям желточников. Эта система, по-видимому, содержит пептидергические и катехоламинергические нейроны, которые синапсируют с гормональными областями гонады. Природа нейросекреторных продуктов еще точно не установлена, но уровень содержания нейросекреторного материала варьирует параллельно с репродуктивным циклом паразитов.

Хотя данные еще не вполне ясны, вероятно, наилучшая гипотеза, объясняющая этот тип взаимоотношений, следующая. *B. luciopercae* использует гонадотрофин хозяина, чтобы начать и стимулировать раннюю фазу гаметогенеза. Возможным преимуществом для паразита является то, что позволяет ему созреть в относительно неблагоприятных условиях зимней температуры воды. Гонадотрофин также, вероятно, активизирует эндокринную систему самих паразитов, что затем регулирует последующий сперматогенез и овогенез. Из ультраструктурных исследований становится очевидным, что активация нейросекреторной системы предшествует секреции клеток, производящих стероиды. Это позволяет предположить, что производство стероидов, возможно, контролируется нейропептидами, как у насекомых и позвоночных. Трудно оценить, до какой степени эндокринная система самих паразитов контролирует развитие независимо от температуры. Однако исследования *in vivo* свидетельствуют об устойчивом развитии элементов гонад зимой при окружающей температуре

около 4°. Поэтому представляется вероятным, что по крайней мере в этом случае у паразита имеется сложная эндокринная система, позволяющая ему быть в некоторой степени независимым от изменений окружающей среды.

ПОПЫТКА СОЗДАНИЯ ГИПОТЕЗЫ СЕЗОННОГО СОЗРЕВАНИЯ ГЕЛЬМИНТОВ В ОКОНЧАТЕЛЬНОМ ХОЗЯИНЕ — РЫБЕ

Если наблюдения, суммированные выше, для *B. luciopercae* можно применить широко, то они дают объяснение двух закономерностей сезонного созревания, наблюдаемого, в частности, у окуня и у гельминтов рыб в умеренных широтах. Созревание гельминта стимулируется или непосредственно температурой воды — сигналом, поступающим из среды, как у *Acanthocephalus clavula*, *A. lucii* и *Camallanus lacustris*, или косвенно — по сигналу гонадотрофина хозяина. Если дальнейшие исследования докажут правильность этой гипотезы, это явится важным шагом к нашему пониманию процессов созревания гельминтов в окончательном хозяине — рыбе.

Участие гонадотрофина хозяина также является потенциальным механизмом, стимулирующим созревание полярных и тропических видов гельминтов в их окончательном хозяине — рыбе, так как в этих районах мира колебания температуры воды так малы в течение года, что вряд ли могут служить сигналом к началу созревания паразитов.

Л и т е р а т у р а

- Ляйман Э. М. Новые данные о жизненном цикле *Bunodera luciopercae* (O. F. Müller) // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1940. Т. 49. С. 173—180.
- Малыхова Р. П. Сезонные изменения *Bunodera luciopercae* (O. F. Müller, 1776) и *Sphaerostomum bgratae* (O. F. Müller, 1776) в условиях Карелофинской АССР // Зоол. журн. 1963. Т. 42. С. 1453—1461.
- Чэбб Дж. Сравнение сезонных явлений в жизненных циклах гельминтов пресноводных рыб в средних широтах и в тропических условиях // Болезни и паразиты в тепловодном рыбном хозяйстве. Душанбе, 1988. С. 156—163.
- Andrews C. The biology of the parasite fauna of perch (*Perca fluviatilis* L.) from Llyn Tegid, Wales: Ph. D. thesis, University of Liverpool, 1977.
- Andrews C. Host specificity of the parasite fauna of perch *Perca fluviatilis* L. from the British Isles with special reference to a study at Llyn Tegid (Wales) // Journ. of Fish Biology. 1979. Vol. 15. P. 195—209.
- Andrews C., Chubb J. C. Observations on the development of *Bunodera luciopercae* (Müller, 1776) (Trematoda: Allocreadiidae) under field and laboratory conditions // Journ. of Fish Diseases. 1980. Vol. 3. P. 481—493.
- Andrews C., Rojanaparbui. The ecology of *Acanthocephalus clavula* (Dujardin, 1845) in the fish of Llyn Tegid, North Wales // Parasitology. 1976. Vol. 73. P. 11—12.
- Brattey J. The population dynamics of *Acanthocephalus lucii* (Müller, 1776), an intestinal parasite of freshwater fish. Ph. D. thesis, University of Liverpool, 1982.
- Chubb J. C. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part I. Monogenea // Advances in Parasitology. 1977. Vol. 15. P. 133—199.
- Chubb J. C. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part II. Trematoda // Advances in Parasitology 1979. Vol. 17. P. 141—313.
- Chubb J. C. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part III. Larval Cestoda and Nematoda // Advances in Parasitology. 1980. Vol. 18. P. 1—120.
- Chubb J. C. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part IV. Adult Cestoda, Nematoda and Acanthocephala // Advances in Parasitology. 1982. Vol. 20. P. 1—292.
- DeFlaming V. L. Environmental and endocrine control of teleost reproduction // Control of sex in fishes (editor C. B. Schrek), Extension Division, Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, Virginia 24061, U. S. A., 1974. P. 13—83.
- Forbes K. C. The effect of the perch (*Perca fluviatilis*) endocrine system on the reproductive development of the trematode *Bunodera luciopercae*: Ph. D. thesis, University of Liverpool. 1988.
- Platzer E. G., Adams J. R. The life history of a dracunculoid, *Philonema oncorhynchi*, in *Oncorhynchus nerka* // Canadian Journ. of Zoology. 1967. Vol. 45. P. 31—43.
- Rojanaparbui A. The biology and the life history of *Acanthocephalus clavula* Dujardin, 1845 in Llyn Tegid (Bala Lake), North Wales: Ph. D. thesis, University of Liverpool. 1977.

Ливерпульский университет,
Англия

Поступила 14.02.1989

ON THE HYPOTHESIS OF SEASONAL MATURATION OF HELMINTHS IN THE FISH
DEFINITIVE HOST

K. C. Forbes, D. M. Ensor, J. C. Chubb

S U M M A R Y

The seasonal maturation of four species of helminths, *Acanthocephalus clavula*, *A. lucii*, *Camallanus lacustris* and *Bunodera luciopercae*, from the perch *Perca fluviatilis* is briefly described. It is noted that *A. clavula*, *A. lucii* and *C. lacustris* are found as mature worms in the intestine of the fish host throughout the year, whereas in *Bunodera luciopercae* there is a limited season of maturation. As a result of experimental studies it is suggested that *B. luciopercae* uses host gonadotrophin to initiate and stimulate the early phase of gametogenesis. The gonadotrophin may also activate the parasites' own endocrine system, which then takes over control of subsequent spermatogenesis and oogenesis. This formation is used for a hypothesis for seasonal maturation of helminths in the fish definitive host. It also provides a potential explanation for seasonal maturation of helminths of fishes in polar and tropical zones of the world.
