

УДК 576.89.597.553.2

**ПАРАЗИТЫ СЕГОЛЕТОК КАМЧАТСКОЙ МИКИЖИ
PARASALMO MYKISS MYKISS (OSTEICHTHYES: SALMONIDAE)
В Р. УТХОЛОК (СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)**

© С. Г. Соколов

Центр паразитологии Института проблем экологии
и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский пр., 33, Москва, 119071
E-mail: sokolovsg@mail.ru
Поступила 23.06.2008

У сеголеток микижи (с длиной тела по Смитту 28—41 мм) из р. Утхолок (северо-западная Камчатка) отмечены: *Apiosoma piscicolum piscicolum*, *Apatemon* sp., *Diplostomum* sp., *Bunoderidae* gen. sp., *Crepidostomum metoecus*, *Hysterothylacium gadi aduncum*, *Salvelinema salmonicola* и *Cucullanus truttae*. Зараженность каждым видом не велика. Присутствие *C. truttae* не объяснимо с позиций концепции жизненного цикла этого паразита, предложенной Моравцем (Moravec, 1979). Временная и пространственная разобщенность сеголеток микижи и пескороек тихоокеанской миноги как элементов системы хищник—жертва убеждают в том, что пескоройки не участвуют в передаче *C. truttae* сеголеткам микижи.

Ключевые слова: *Parasalmo mykiss mykiss*, паразиты, молодь, *Cucullanus truttae*, жизненный цикл, Камчатка.

Камчатская микижа — номинативный подвид амфипацифически распространённого полиморфного вида лососей *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792). Она представляет значительный интерес для разработки проблем систематики и эволюции рыб (Павлов и др., 2001) и структурно-функциональной организации экосистем лососевых рек (Павлов и др., 2008). До последних лет камчатская микижа оставалась слабо изученной в паразитологическом отношении. Лишь недавно получены репрезентативные сведения о фауне паразитов этого лосося (Соколов, 2005). Данная работа продолжает серию публикаций о паразитах микижи. В ней обращено внимание на зараженность микижи в первые месяцы жизни. Полученные данные позволили оценить адекватность представлений Моравца (Moravec, 1979) о цикле развития *Cucullanus truttae* Fabricius, 1794 — широко распространённого в Голарктике паразита лососевидных рыб и круглоротых.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Обследовано 58 сеголеток микижи с длиной тела (по Смитту) 28—41 мм, пойманных в среднем течении р. Утхолок (северо-западная Камчатка) 27 июля 2008 г. Сеголетки пойманы вскоре после завершения их покатной миграции, являющейся первичным расселением с мест нереста производителей (Pavlov et al., 2005; Кириллов и др., 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

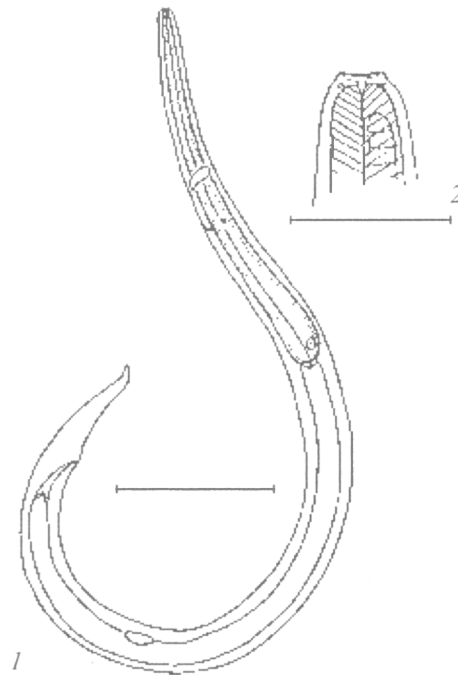
У обследованных рыб отмечены паразитические инфузории, трематоды и нематоды (см. таблицу). Все виды гельминтов представлены молодыми особями — личинками (все нематоды), незрелыми метацеркариями (*Apatemon* sp. и *Diplostomum* sp.), ювенильными (Bunoderidae gen. sp.) и созревшими, но еще молодыми (*Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900)) маритами. Зараженность рыб каждым видом паразитов не велика (см. таблицу). Наиболее интересны находки личинок *Salvelinema salmonicola* (Ishii, 1916) и *Cucullanus truttae*. Все отмеченные особи *C. truttae* являются личинками III стадии. Они четко идентифицируются по форме хвоста, присутствию четырех слабовыраженных головных папилл, кутикулярного валика, кольцом окружающего ротовое отверстие, и размеру полового зачатка (см. рисунок). Самая мелкая из отмеченных особей *C. truttae* имеет следующие размерные признаки. Длина тела — 0.52 мм, пищевода — 0.19 мм, хвоста — 0.044 мм. Ширина тела 0.02 мм. Расстояние от переднего края тела до середины нервного кольца — 0.089 мм, до экскреторного отверстия — 0.112 мм, до дейридов — 0.107 мм. Размер полового зачатка 0.015×0.005 мм.

Обнаружение личинок *C. truttae* у сеголеток микижи позволяет сделать ряд замечаний о жизненном цикле этого гельминта. Согласно единствен-

Состав паразитов и параметры инвазии сеголеток микижи р. Утхолок
Parasite species and indices of infestation of undergearling Kamchatka mykiss
in the Utkholok River

Паразиты	Объем выборки хозяина, экз.	Встречаемость, %	Интенсив- ность инвазии, экз.	Индекс обилия
<i>Apiosoma piscicolum piscicolum</i>	58	5.3 ± 3.0*	2—4	0.14 ± 0.08*
<i>Apatemon</i> sp.	34	2.9 ± 2.8	1	0.03 ± 0.03
<i>Diplostomum</i> sp.	34	26.5 ± 7.6	1—4	0.50 ± 0.18
Bunoderidae gen. sp.	58	12.3 ± 4.3	1—3	0.16 ± 0.07
<i>Crepidostomum metoecus</i>	58	1.8 ± 1.7	1	0.02 ± 0.02
<i>Hysterothylacium gadi aduncum</i>	58	1.8 ± 1.7	1	0.02 ± 0.02
<i>Salvelinema salmonicola</i>	58	14.0 ± 4.6	1—2	0.18 ± 0.06
<i>Cucullanus truttae</i>	58	8.8 ± 3.7	1—7	0.21 ± 0.13

Примечание. * — значение параметра и его статистическая ошибка.



Личинка III стадии *Cucullanus truttae* из кишечника сеголетка микижи.

1 — общий вид, 2 — передний конец тела. Масштабные линейки: 1 — 0.1 мм, 2 — 0.02 мм.

Third-stage larva of *Cucullanus truttae* from the intestine of underyearling Kamchatka mykiss.

ной, проверенной в эксперименте, модели цикла развития *C. truttae*, предложенной Моравцем (Moravec, 1979), рыбы приобретают данного паразита при заглатывании зараженных миног либо зараженных рыб нижележащего трофического уровня. Однако последние инвазируются только при поедании зараженных миног. Таким образом, миноги составляют первичный источник заражения рыб данной нематодой. Согласно Моравцу (Moravec, 1979), в яйце паразита развивается личинка II стадии, которая инвазионна только для личинок миног — пескороек. В рыбах и беспозвоночных (в эксперименте он использовал олигохет, брюхоногих моллюсков, веслоногих рачков и личинок хирономид) личинки II стадии не приживаются. В то же время в пескоройках личинки II стадии развиваются до личинок III стадии, которые инвазионны для рыб. В пескоройках личинки *C. truttae* III стадии локализуются в стенке кишечника в инкапсулированном состоянии. После метаморфоза миног содержащиеся в них личинки *C. truttae* возобновляют развитие и достигают половой зрелости (Moravec, Malmqvist, 1977, и др.). Однако судьба *C. truttae* в прошедших метаморфоз миногах для нас сейчас не представляет интереса. Согласно рассмотренной схеме, пескоройки играют роль промежуточного хозяина данного паразита (Moravec, 1979, и др.).

Тихоокеанская минога *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius, 1811) — единственный вид миног, обитающий в водах п-ова Камчатка (Кучерявый и др., 2007, и др.). Пескоройки этого вида, без сомнения, принадлежат к

числу потенциальных кормовых объектов сеголеток микижи. В экспериментальных условиях мальки микижи (с длиной тела 27—33 мм) охотно поедают пескороек-сеголеток тихоокеанской миноги длиной 5—7 мм (Кириллов и др., 2007). Обследованные нами рыбы пойманы в конце июля. Самая мелкая особь микижи, у которой мы обнаружили личинок *C. truttae*, имела длину тела 30 мм, а самая крупная — 36 мм. В принципе, сеголеток микижи может заглотить узкий пищевой объект, длина которого равна 2/3 длины тела самой рыбы (Соколов, Кузищин, 2005). Таким образом, рыбы длиной 30—36 мм способны заглотить пескоройку длиной 20—24 мм. Личинки тихоокеанской миноги с длиной тела до 25 мм из р. Утхолок входят в один возрастной класс — сеголетки (Кучерявый и др., 2007). В июле и августе в р. Утхолок пескоройки-сеголетки тихоокеанской миноги осуществляют первичное расселение из гнезд (Павлов и др., 2007). Однако выход пескороек-сеголеток из гнезд и их покатная миграция происходят только в темное время суток (Павлов и др., 2007), когда сеголетки микижи полностью прекращают питаться. Пищедобывательная активность сеголеток микижи имеет наивысшую величину в вечерние сумерки и сходит к нулю с наступлением темноты (Кириллов и др., 2007). Таким образом, сеголетки тихоокеанской миноги и микижи как элементы системы хищник—жертва разобщены во времени (Павлов и др., 2007). Только в паводок силой течения пескоройки-сеголетки могут вымываться из грунта и вовлекаться в скат в дневное время суток. Однако вода в паводок мутная и сила водного потока очень большая. Молодь лососевых в паводковых условиях прижимается к берегу (Tripp, McCart, 1983, и др.) либо ее саму несет потоком, в котором она дезориентирована и не проявляет пищедобывательной активности (Au, 1972; Reimers, 1973), поэтому скатывающиеся в паводок пескоройки вряд ли поедаются сеголетками микижи. Таким образом, питание сеголеток микижи пескоройками на практике, по-видимому, не реализуется.

Рассмотренные факты убеждают в том, что миноги не имеют отношения к передаче *C. truttae* сеголеткам микижи. Это заключение подтверждают результаты проведенного нами вскрытия 95 пескороек тихоокеанской миноги длиной 8—34 мм (модальный класс 10—11 мм), пойманных в р. Утхолок в период покатной миграции 7 августа 2007 г. Все они были свободны от паразитов.

У рыб (микижа, мальма *Salvelinus malma* (Walbaum, 1792), кижуч *Oncorhynchus kisutsch* (Walbaum, 1792), сима *On. masou* (Brevoort, 1856) и звездчатая камбала *Platichthys stellatus* (Pallas, 1787)) из камчатских рек мы ни разу не находили личинок *C. truttae* моложе III стадии. В то же время, по данным Моравца (Moravec, 1979), в яйце *C. truttae* развивается только до личинки II стадии. Если данные этого автора справедливы, то в жизненном цикле *C. truttae*, без сомнения, должен участвовать промежуточный хозяин, в котором идет развитие личинки III стадии. Принадлежность пескороек к кругу промежуточных хозяев этого паразита, установленную Моравцем (Moravec, 1979), мы не оспариваем. Однако, как показано выше, заражение сеголеток-микижи данным гельминтом, скорее всего, явно произошло без участия личинок миног. Между тем неудачные эксперименты по заражению беспозвоночных (Moravec, 1979) вовсе не исключают того, что именно они могут брать на себя эту роль.

С другой стороны, нельзя обойти и работы Кёие (Køie, 2000a, b, 2001) по расшифровке жизненных циклов морских кукуллянид: *Dichelyne minutus* (Rudolphi, 1819), *Cucullanus cirratus* Müller, 1777 и *C. heterochrous* Rudolphi, 1802. Согласно Кёие, данные нематоды совершают в яйце 2 линьки. В итоге в яйце формируется личинка III стадии. Она в зависимости от вида инвазионна либо для тех или иных групп беспозвоночных, играющих роль промежуточного хозяина, либо (предположительно) непосредственно для definitivoного хозяина — его младшей возрастной группы. Можно предположить, что развитие *C. truttae* в яйце в действительности также завершается формированием личинки III стадии. Она выходит во внешнюю среду и заглатывается рыбами и пескоройками. Однако в таком случае живущая на одном участке реки молодь разных видов лососевых с придонным питанием не должна серьезно различаться по зараженности *C. truttae*. Между тем у пестряток-двухлеток микижи, мальмы и кижуча, отловленных в бассейне р. Коль (западная Камчатка), встречаемость и обилие этого паразита существенно различались (Соколов, Кузицин, 2005). В то же время, судя по высокой зараженности нематодой *Sterliadochona ephemeridarum* (Linstow, 1872), молодь всех трех видов рыб является активным бентофагом (Соколов, Кузицин, 2005).

Согласно Кёие, по аналогичной схеме, т. е. с двумя линьками в яйце, развиваются и анизакидные нематоды, в частности *Hysterothylacium gadi aduncum* (Rudolphi, 1802). В то же время, по данным Вальтер (1969, 1980), в яйце этот паразит совершает только одну линьку; из яйца выходит личинка II стадии, которая инвазионна для беспозвоночных. После опубликования данных Кёие Вальтер (1998) переисследовала начальные этапы жизненного цикла *H. g. aduncum* и показала, что в яйце данный паразит развивается только до личинки II стадии. Данный факт заставляет нас с осторожностью относиться к схемам постэмбрионального развития нематод, предложенным Кёие (Køie, 2000a, b, 2001). В итоге можно сделать только один вывод — на сегодняшний день не существует адекватной модели жизненного цикла *C. truttae*.

Находки *Salvelinema salmonicola* у сеголеток микижи позволяют внести уточнения в схему жизненного цикла этого паразита. Согласно Моравцу, Нагасаве (Moravec, Nagasawa, 1986) и Марголису, Моравцу (Margolis, Moravec, 1982), промежуточным хозяином нематод рода *Salvelinema* Трофименко, 1962 являются бокоплавы (Amphipoda). Мы неоднократно отмечали бокоплавов в кишечнике обследованных сеголеток. Однако это были мелкие особи рачков (с длиной тела, как правило, не превышающей 1 см), доступные по размерам для ранней молоди микижи. По-видимому, *S. salmonicola* может использовать в качестве промежуточного хозяина молодых бокоплавов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарит П. И. Кириллова (Институт проблем экологии и эволюции им. А. П. Северцова РАН) за ценную информацию о биологии ранней молоди микижи.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Центра Дикого Лосося, США (The Wild Salmon Center, USA) и Биологической станции «Флетхед Лэйк» Университета штата Монтана, США (Flathead Lake Biological Station, University of Montana, USA).

Список литературы

- Вальтер Е. Д. 1969. Биологические и морфологические исследования *Contracaecum aduncum* (Nematoda, Ascaridata) и его распространение у животных Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 18 с.
- Вальтер Е. Д. 1980. Наблюдения за развитием нематоды *Contracaecum aduncum* (Ascaridata) в организме *Jaera albifrons* (Crustacea). В сб.: Биология Белого моря (Тр. Беломорск. биол. станции. Т. 5). М.: изд-во МГУ. 155—164.
- Вальтер Е. Д. 1998. Экспериментальное изучение начальных этапов жизненного цикла *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Ascaridata). Паразитология. 32 (2): 146—155.
- Павлов Д. С., Кириллов П. И., Кириллова Е. А., Кучерявый А. В., Пичугин М. Ю. 2007. Покатная миграция пескороек тихоокеанской миноги и молоди трехиглой колюшки и ее сходство с покатной миграцией молоди лососевых. В сб.: Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. VIII Междунар. науч. конф., посвящ. 275-летию с начала Второй Камчатской экспедиции (1732—1733 гг.). Петропавловск-Камчатский: изд-во Камчатпресс. 83—86.
- Павлов Д. С., Савваитова К. А., Кузищин К. В., Груздева М. А., Мальцев А. Ю., Стэнфорд Д. А. 2008. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в экосистемах малых лососевых рек разного типа. Вопр. ихтиол. 48 (1): 42—49.
- Павлов Д. С., Савваитова К. А., Кузищин К. В., Груздева М. А., Павлов С. Д., Медников Б. М., Максимов С. В. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Научный мир. 199 с.
- Кириллов П. И., Кириллова Е. А., Павлов Д. С. 2007. Некоторые особенности биологии ранней молоди микижи *Parasalmo mykiss* в р. Утхолок (Северо-Западная Камчатка). В сб.: Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. VIII Междунар. науч. конф., посвящ. 275-летию с начала Второй Камчатской экспедиции (1732—1733 гг.). Петропавловск-Камчатский: изд-во Камчатпресс. 51—55.
- Кучерявый А. В., Савваитова К. А., Павлов Д. С., Груздева М. А., Кузищин К. В., Стэнфорд Д. А. 2007. Вариации жизненной стратегии тихоокеанской миноги *Lethenteron camtschaticum* из р. Утхолок (западная Камчатка). Вопр. ихтиол. 47 (1): 42—57.
- Соколов С. Г. 2005. Обзор паразитов микижи *Parasalmo mykiss* (Osteichthyes: Salmonidae) полуострова Камчатка. Зоология беспозвоночных. 2 (1): 35—60.
- Соколов С. Г., Кузищин К. В. 2005. Паразитологический анализ молоди микижи *Parasalmo mykiss*, кижуча *Oncorhynchus kisutch* и мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae, Osteichthyes) реки Красная (бассейн реки Коль, западная Камчатка) как подход к изучению ее экологических особенностей. Вопр. ихтиол. 45 (3): 405—410.
- Au D. W. K. 1972. Population dynamics of the coho salmon and its response to logging in three coastal streams: Ph. D. dissertation. Corvallis, OR: Oregon State University. 245 p.
- Køie M. 2000a. The life-cycle of the flatfish nematode *Cucullanus heterochrous*. Journ. Helminthol. 74: 323—328.
- Køie M. 2000b. Life cycle and seasonal dynamics of *Cucullanus cirratus* O. F. Müller, 1777 (Nematoda, Ascaridida, Seuratoidea, Cucullanidae) in Atlantic cod, *Gadus morhua* L. Can. Journ. Zool. 78: 182—190.
- Køie M. 2001. The life cycle of *Dichelyne (Cucullanellus) minutus* (Nematoda: Cucullanidae). Folia Parasitol. 48: 304—310.

- Margolis L., Moravec F. 1982. *Ramellogammarus vancouverensis* Bousfield (Amphipoda) as an intermediate host for salmonid parasites in British Columbia. *Can. Journ. Zool.* 60: 1100—1104.
- Moravec F. 1979. Observations on the development of *Cucullanus (Truttaedacnitis) truttae* (Fabricius, 1794) (Nematoda: Cucullanidae). *Folia Parasitol.* 26: 295—307.
- Moravec F., Malmqvist B. 1977. Records of *Cucullanus truttae* (Fabricius, 1794) (Nematoda: Cucullanidae) from Swedish brook lampreys, *Lampetra planeri* (Bloch). *Folia Parasitol.* 24: 323—329.
- Moravec F., Nagasawa K. 1986. New records of amphipods as intermediate hosts for salmonid nematode parasites in Japan. *Folia Parasitol.* 33: 45—49.
- Pavlov D. S., Kuzishchin K. V., Kirillov P. I., Gruzdeva M. A., Maslova E. A., Mal'tsev A. Yu., Stanford D. A., Savvaitova K. A., Ellis B. 2005. Downstream migration of juveniles of kamchatka mykiss *Parasalmo mykiss* from tributaries of the Utkholok and Kol Rivers (Western Kamchatka). *Journ. of Ichthyology.* 45 (suppl. 2): 185—198.
- Reimers P. 1973. The length of residence of juvenile fall chinook salmon in Sixes River, Oregon. In: Oregon Fish Commission Research. Portland. 4: 1—43.
- Tripp D., McCart P. 1983. Effects of different coho stocking strategies on coho and cutthroat production in isolated headwater streams. *Can. Tech. Rep. Fish Aquat. Sci.* 1212: 1—176.

PARASITES OF UNDERYEARLING KAMCHATKA MYKISS
PARASALMO MYKISS MYKISS (OSTEICHTHYES: SALMONIDAE)
IN THE UTKHOLOK RIVER (NORTH-WESTERN KAMCHATKA)

S. G. Sokolov

Key words: *Parasalmo mykiss mykiss*, fish parasites, fry, *Cucullanus truttae*, life-cycle, Kamchatka.

SUMMARY

Eight species of parasites, *Apiosoma piscicolum piscicolum*, *Apatemon* sp., *Diplostomum* sp., Bunoderidae gen. sp., *Crepidostomum metoecus*, *Hysterothylacium gadi aduncum*, *Salvelinema salmonicola*, and *Cucullanus truttae* had been found in underyearling Kamchatka mykiss (with fork length 28—41 mm) from the Utkholok River, North-Western Kamchatka. Infestation rate of the fishes with each parasite species was rather low. Presence of *C. truttae* in underyearling Kamchatka mykiss could not be explained by the conceptual model of its life cycle proposed by Moravec (1979). Spatial and temporal isolation of underyearling Kamchatka mykiss and ammocoetes, as the elements of a local food web, suggest that the lamprey larvae do not participate in the transmission of *C. truttae* to underyearling Kamchatka mykiss.