

УДК 595.121.3

Ленточные черви рода *Triaenophorus* — паразиты рыб (экспериментальная систематика, экология). Куперман Б. И. 1973. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 1—208.

Излагаются результаты изучения ленточных червей рода *Triaenophorus*, паразитирующих на взрослой стадии в видах рода *Esox* (щуки), а на фазе плероцеркоида — во многих видах рыб различных групп. Подробно описаны все виды рода, из которых три новых. Дана морфологическая характеристика всех фаз развития. Проведено описание географического распространения видов, поставленного в связь с распространением и биологическими особенностями вторых промежуточных хозяев. Изложены результаты экспериментов по перекрестному заражению разными видами *Triaenophorus* различных групп вторых промежуточных хозяев, происходящих из разных частей их ареала. Рассмотрены вопросы взаимоотношения хозяев и паразитов, их патогенная роль и меры профилактики. Дается очерк предполагаемой эволюции видов рода *Triaenophorus*. Илл. — 41, табл. — 36, библи. — 450 назв.

Ответственный редактор
Б. С. КУЗИН

К $\frac{2106-1046}{042(02)-73}$ 782-73

ВВЕДЕНИЕ

Ленточные черви рода *Triaenophorus* Rudolphi — широко распространенные паразиты пресноводных рыб большей части Голарктики. Цикл их развития сложный, протекает со сменой окончательного и двух промежуточных хозяев, обитающих в водной среде. Окончательными хозяевами этих цестод служат преимущественно щуки, вторыми промежуточными — многочисленные виды рыб, первыми промежуточными — веслоногие ракообразные. Некоторые виды *Triaenophorus* представляют серьезную опасность для рыб, вызывая на фазе плероцеркоида в ряде случаев массовое заболевание и даже гибель ценных промысловых рыб, главным образом в прудовых хозяйствах.

Крупные размеры, широкая распространенность и частая встречаемость, а также патогенность этих паразитов оказались причиной того, что 2 вида рода *Triaenophorus* — *T. nodulosus* и *T. crassus* стали известны еще в середине XVIII в. и к настоящему времени сравнительно хорошо изучены. Третий вид этого рода — *T. stizostedionis* описан лишь недавно, в 1945 г., и обнаружен только в Северной Америке. Однако, несмотря на большое количество работ, посвященных этим паразитам, в настоящее время возник целый ряд новых вопросов, требующих более углубленного исследования.

Результаты подробного изучения этой группы паразитов позволили прежде всего установить окончательный видовой состав рода *Triaenophorus*. В СССР описаны 3 новых вида рода *Triaenophorus* — *T. meridionalis*, *T. orientalis* и *T. amurensis* (Куперман, 1968а). Таким образом, вместо 3 видов *Triaenophorus*, известных до последнего времени, мы различаем в настоящее время 6: *T. meridionalis*, *T. orientalis*, *T. crassus*, *T. amurensis*, *T. nodulosus*, *T. stizostedionis*.

В связи с расширением видового состава изучаемого рода возникла необходимость проследить особенности морфологии и развития на каждой фазе жизненного цикла у отдельных видов, выявить их первых промежуточных хозяев, установить влияние экологических факторов на развитие паразита. Вместе с тем по-

требовался детальный анализ круга хозяев в каждой зоне ареала и характера географического распространения каждого вида паразита.

Исследование цикла развития *Triaenophorus* с помощью экспериментов по перекрестному заражению их хозяев из разных географических зон дало возможность выявить адаптацию паразитов к определенным группам хозяев и причины, определяющие круг вторых промежуточных хозяев в разных зонах их ареала. Несомненный интерес представляет также изучение генезиса покровов *Triaenophorus* на разных фазах их развития, произведенное с помощью электронномикроскопического метода (Тимофеев и Куперман, 1967, 1968, 1972). Полученные данные предоставили возможность проследить проявление специфичности каждого вида на разных фазах жизненного цикла и дать очерк предполагаемой эволюции представителей рода *Triaenophorus*. Наряду с этим изучение *Triaenophorus* позволило коснуться таких важных биологических проблем, как изменчивость паразитов и характер их видообразования.

И, наконец, уточнение видового состава рода *Triaenophorus*, их цикла развития, взаимоотношений между хозяином и паразитом и круга хозяев позволяет по-иному рассматривать патогенное воздействие и хозяйственное значение этих паразитов, что дает возможность более целенаправленно проводить профилактические мероприятия и дифференцировать методы борьбы в отношении триенофороза в разных зонах его ареала.

В книгу вошли результаты экспериментов и наблюдений, полученные нами во время работы в Зоологическом институте АН СССР в период с 1961 по 1964 г. и в Институте биологии внутренних вод АН СССР с 1965 по 1971 г. В результате обобщения собственных и литературных данных работа приобрела форму монографического описания ленточных червей рода *Triaenophorus*.

Автор приносит сердечную благодарность своему учителю академику Б. Е. Быховскому за руководство, постоянную поддержку и внимание к работе. Искренне признателен доктору биологических наук С. С. Шульману за помощь и живой интерес к работе, доктору биологических наук М. Н. Дубининой, профессорам А. С. Мончадскому и А. А. Стрелкову за консультации и ценные советы, кандидату биологических наук В. А. Тимофееву за совместную работу, благодаря которой я получил возможность использовать данные электронной микроскопии, лаборанту А. В. Беляковой, оказавшей большую помощь при оформлении работы. Автор глубоко благодарен руководству Зоологического института АН СССР и Института биологии внутренних вод АН СССР в лице доктора географических наук И. Д. Папанина, профессора Б. С. Кузина и доктора географических наук Н. В. Буторина за содействие и предоставленную возможность провести эту работу.

Глава 1

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЛЕНТОЧНЫХ ЧЕРВЕЙ РОДА *TRIAENOPHORUS*

Изучение цестод рода *Triaenophorus* началось более 200 лет назад. Один из представителей этого рода *T. nodulosus* относится к тем видам, которые были известны первым исследователям паразитических организмов. Самое раннее упоминание об этих цестодах, возможно, было сделано в 1688 г. Гартманном (Hartmann; цит. по: Scheuring, 1930), который описал длинных червей «nidi vermiculorum» из кишечника щуки и печени окуня.

Первое описание паразита принадлежит Палласу (Pallas, 1760), который в «Dissertatio de infestis viventibus intra viventia» описывает его под названием *Taenia rugosa* из кишечника щуки. В другом сочинении 1766 г. Паллас (Pallas, 1766) описывает паразита как *T. piscium*, однако со столь общим определением, что в него можно включить и другие виды ленточных червей. Наконец, в 1781 г. Паллас (Pallas, 1781) дает название *T. nodulosa* паразиту, обнаруженному им в кишечнике щуки и печени окуня. Здесь впервые упоминается о наличии крючьев у паразита, хотя описание их не отличается точностью. Отсутствие четких рисунков паразита наряду с недостаточно точным диагнозом послужило причиной тому, что не все исследователи признают приоритет Палласа. Мюллер (Müller, 1776, 1787) называет этого червя *Taenia lucii*, упоминая о *Taenia piscium*, описанном Палласом, как о сборном виде.

В 1779 и 1782 гг. Блох (Bloch, 1779, 1782) описывает данного паразита под названием *T. tricuspidata*. Он впервые дает точный рисунок и относительно подробное описание крючьев сколекса. С этого периода в отношении видового названия паразита нет единства, в результате чего один и тот же вид упоминается разными авторами в основном под тремя названиями: *T. nodulosus* (Goeze, 1782; Bremser, 1819, 1824; Diesing, 1850; Зограф, 1877; Scheuring, 1923; Miller, 1943b, и мн. др), *T. lucii* (Michajlow, 1939)

и *T. tricuspidatus* (Newton, 1932; Wardle, 1932). Соответственно и мнения авторов о приоритете описания этого вида расходятся: одни упоминают Палласа, дающего первое описание крючьев, другие — Мюллера, третьи — Блоха, который приводит более точный рисунок и описание паразита. При установлении приоритета в описании данного вида действительным (валидным) видовым названием следует считать, по нашему мнению, *T. nodulosus*, приведенное Палласом, сохранившееся до наших дней и широко вошедшее в основную зоологическую литературу.

Поскольку названия *T. rugosa*, *T. piscium* (Pallas, 1760, 1766) и *T. lucii* (Müller, 1776) не употреблялись в зоологической литературе более 50 лет, по правилам международной зоологической номенклатуры, принятой XV международным зоологическим конгрессом, они должны считаться забытыми названиями (nomen oblitum).

До работ Рудольфи (Rudolphi, 1793, 1810, 1819) все авторы относили указанный выше вид к сборному роду *Taenia*, куда входили и многие другие ленточные черви. На основании строения сколекса, и в особенности трехзубчатых крючьев сколекса, в 1793 г. Рудольфи обосновал новый род — *Tricuspidaria*, включенный им в сем. *Bothriocerphalidae*. Одновременно в этой же работе (Rudolphi, 1793) наряду с названием *Tricuspidaria* он дает ему другое наименование — *Triaenophorus*, которое сохраняет в последующих сочинениях (Rudolphi, 1810, 1819). Родовое название *Tricuspidaria* было отвергнуто Рудольфи в связи с существованием идентичного в растительном царстве. В дальнейшем название рода *Triaenophorus* вошло в зоологическую литературу и употребляется всеми паразитологами до настоящего времени.¹

Придерживаясь правил международной зоологической номенклатуры, следует признать в качестве правильного первоначального родового названия *Triaenophorus*, поскольку оно принято первым ревизующим. Другое название рода — *Tricuspidaria* — должно считаться забытым, так как не было в употреблении в основной зоологической литературе более 50 лет. Однако основанный Рудольфи самостоятельный род *Triaenophorus* не был сразу принят некоторыми авторами. Так, Цедер (Zeder, 1803) вообще не придавал хитиноидному вооружению паразита важного систематического значения, а обращал особое внимание на складчатость (неясное расчленение) тела *Triaenophorus*, вследствие чего он предлагал новое родовое название — *Rhytis* или *Rhythelminthus*. Кроме того, он отмечал обрубленную форму головки червя и считал, что по этому признаку род можно было бы назвать *Amblycerphalus*. Диагноз рода, данный Цедером, настолько широк, что в него можно включить многих представителей ленточных червей,

¹ Лишь Бенеден (Beneden, 1850) и Кобболд (Cobbold, 1864) сохраняют родовое название *Tricuspidaria*.

Лейкарт (Leuckart, 1819) причислял *Triaenophorus* к роду *Bothriocerphalus*, основываясь на сходстве ботрий, представителей этих родов, и определял его как *Bothriocerphalus tricuspis*. Он подчеркивал связь между *Bothriocerphalus*, *Triaenophorus* и *Ligula*, а также приводил удовлетворительный рисунок головки *Triaenophorus*.

Второй вид рода *Triaenophorus* — *T. crassus* впервые описан Форелем (Forel, 1868) из кишечника щуки Женевского озера. Однако небольшая заметка Фореля была вскоре забыта, и в 1893 г. Олссон (Olsson, 1893) заново описал этот вид под названием *T. robustus*. Взрослые черви были найдены им в кишечнике щуки, а личиночные формы — в цистах мышц ряпушки и сига. Лишь в 1930 г. Шеуринг (Scheuring, 1930) впервые возвращается к названию вида *T. crassus*, предложенному Форелем. Из систематических работ заслуживает внимания сводка Купера (Cooper, 1918), посвященная представителям отряда *Pseudophyllidea* из Северной Америки, в которой показана идентичность европейских и американских *Triaenophorus*. В других сводках по цестодам *T. nodulosus* и *T. crassus* из водоемов Канады рассматриваются как две морфы одного вида *T. tricuspis* (Wardle, 1932; Wardle, McLeod, 1952).

Сравнительно недавно был описан Миллером (Miller, 1945c) третий вид рода *Triaenophorus* — *T. stizostedionis*, который встречается только в Северной Америке. Этот вид близок по морфологии к двум другим видам рода *Triaenophorus*, особенно к *T. nodulosus*.

После Палласа и Блоха дальнейшее изучение морфологии, и в частности половой системы, представителей рода *Triaenophorus* в течение длительного периода ограничивалось в основном одним вопросом: существует ли отверстие матки для выхода яиц или яйца попадают в воду при разрыве тканей червя (Batsch, 1786; Zeder, 1803; Rudolphi, 1810; Dujardin, 1845, и др.). Более подробные данные о строении паразита приводит Креплин (Creplin, 1825, 1829, 1839). Он отмечает нечеткое расчленение червей, наличие половых отверстий как на краю, так и на середине стробилы червя.

Первое наиболее полное для того времени описание анатомического строения *T. nodulosus* дает Бенеден (Beneden, 1850, 1858). Он подробно описывает строение половых органов паразита, однако семяпровод им ошибочно принят за семенник, а влагалище, по его мнению, заканчивается слепо, не доходя до края стробилы. Кроме того, Бенеден не обнаруживает отверстия матки и считает, что у *T. nodulosus*, как и у других цестод, яйца выпадают при разрыве стенок стробилы. В работах Вагенера (Wagener, 1854, 1857) приводятся данные, касающиеся строения покровов тела, крючьев сколекса и, особенно, выделительной системы *T. nodulosus*. Он первый упоминает о присутствии на кутикуле в головной части червя

мелких волосков. Давая описание крючьев сколекса, Вагнер ошибочно отмечает у последних наличие четырех зубцов. Этим же автором впервые приводится строение выделительной системы *T. nodulosus*. Наряду с указанными выше работами сведения о *T. nodulosus* мы находим в статьях ряда других исследователей (Hellenius, 1785; Schranck, 1788; Gmelin, 1790; Martini, 1791; Cuvier, 1817; Mehlis, 1831; Siebold, 1837, 1854; Küchenmeister, 1853; Cobbold, 1864).

Заметный вклад в изучение *Triaenophorus* внесли русские ученые И. Т. Степанов и Н. Ю. Зограф. Профессор Харьковского университета Степанов (1873) впервые в русской паразитологической литературе приводит сведения о сроках полового созревания взрослых *T. nodulosus* из кишечника щуки. Кроме того, он делает некоторые дополнения к описанию половой системы *T. nodulosus*, данному Бенеденом, исправляя ошибки последнего относительно семяпровода и влагалища. Однако Степанов разделяет мнение Бенедена об отсутствии срединного отверстия матки и считает, что яйца выходят из тела червей при разрыве тканей. В очень интересной, но малоупоминаемой работе Зографа (1877), посвященной *T. nodulosus*, впервые в русской литературе дается подробное описание строения сколекса и половой системы паразита. Приводятся многочисленные рисунки гонад на разных стадиях их развития. Наряду с этим Н. Ю. Зограф подробно излагает историю изучения *T. nodulosus*.

Независимо от Зографа, Штеуденер (Steudener, 1877) еще более детально рассмотрел анатомию паразита, в частности строение половой и выделительной системы, кутикулы и субкутикулы. В исследовании Пинтнера (Pintner, 1881) приводится наиболее исчерпывающее описание выделительной системы *T. nodulosus*. Особенно ценно, что Пинтнер указывает на отличия выделительной системы *T. nodulosus* от таковой у других ленточных червей. Следует отметить монографию Купера (Cooper, 1918), посвященную представителям отряда *Pseudophyllidea* из рыб Северной Америки, в которой имеются данные по морфологии и хозяевам червей рода *Triaenophorus*. И, наконец, в последнее время морфология половозрелых червей рода *Triaenophorus* изучалась главным образом канадскими исследователями (Hjortland, 1928; Newton, 1932; Miller, 1943b, 1952). Эти авторы с разной степенью полноты дают описание половой системы червей, а также анализируют строение крючьев сколекса, размерам и форме которых они придают важное систематическое значение. Описание морфологии и цикла развития *Triaenophorus* встречается также в руководствах по зоологии (Fuhmann, 1930—1931; Wardle, McLeod, 1952; Grasse, 1961).

Начало изучения жизненного цикла *Triaenophorus* относится к первой половине XIX в., когда Креплин (Crepin, 1839) впервые наблюдал развитие эмбриона в яйцах *T. nodulosus* и других цестод и вылупление из яиц ресничных личинок. Более детальные наблю-

дения, касающиеся вылупления, характера движения и изменения свободноплавающих личинок *T. nodulosus*, предпринял Виллемое-Суум (Willemoes-Suum, 1870). Степанов в 1873 г. повторил его опыты и подтвердил полученные им данные.

Наиболее полную для того времени картину эмбрионального развития *T. nodulosus* дал Шауинсланд (Schauinsland, 1885). Он описал вылупление, строение личинки и характер движения ее. Описание дополнял ряд рисунков, отражавших изменения в строении личинки в разные периоды ее жизни. По его данным, половозрелые особи *T. nodulosus* встречаются в кишечнике щуки в течение всего года. Работой Шауинсланда к началу XX в. закончился первый этап изучения жизненного цикла червей рода *Triaenophorus*. К этому времени исследователям были известны половозрелые особи *T. nodulosus* и *T. crassus* из кишечника щук, ресничные свободноплавающие личинки (корацидии), вылупившиеся из яиц, и личинки (плероцеркоиды) из внутренних органов рыб. Оставалось неясным, каким путем ресничные личинки превращаются в червей в печени рыб. Многократные попытки скармливания рыбам непосредственно корацидиев, предпринятые многими исследователями, оказались безуспешными. Однако уже тогда некоторые ученые предполагали, что существует какая-то дополнительная промежуточная стадия развития цестод.

Следующий этап в изучении цикла развития *Triaenophorus* связан с работами Яницкого (Janicki, 1918) и Розена (Rosen, 1918), которыми был полностью раскрыт жизненный цикл *T. nodulosus*. Яницкий и Розен с помощью экспериментов показали, что заражению рыб должна предшествовать еще одна фаза развития паразита в веслоногих рачках (*Calanoida* и *Cyclopoidea*) — первых промежуточных хозяевах, в полости тела которых онкосфера превращается в процеркоид. Благодаря этим работам жизненный цикл *T. nodulosus*, как и некоторых других представителей отряда *Pseudophyllidea*, был в основном выяснен.

Дальнейшее исследование жизненного цикла представителей рода *Triaenophorus* производилось разными авторами в следующих направлениях: морфология отдельных фаз развития (Scheuring, 1923, 1930; Michajlow, 1932a, 1933; Miller, 1945b, 1952); влияние различных экологических факторов на ранние фазы развития (Michajlow, 1933, 1939, 1951; Vogt, 1938; Ammann, 1955; Guttowa, 1956, 1958; Watson, Lawler, 1963), экспериментальное заражение процеркоидами ракообразных (Michajlow, 1934, 1951, 1953, 1962, 1965a; Watson a. Price, 1960); установление естественного заражения ракообразных в природе (Watson, Lawler, 1965) и, наконец, экспериментальное заражение вторых промежуточных хозяев червей рода *Triaenophorus* (Vogt, 1938; Куперман, 1966a).

Первые сведения о распространении *T. nodulosus* в Центральной Европе приводит Дюжарден (Dujardin, 1845). Далее Дизинг (Diesing, 1850) расширяет список хозяев и места нахождения пара-

зита. В 1878 г. Линстов (Linstow, 1878) приводит полный список хозяев для *T. nodulosus*, известных в то время.

Описывая паразитов рыб из Женевского озера, Чокке (Zschokke, 1884) указывает на *T. nodulosus* как на наиболее часто встречающегося паразита. Он находил до 30 цист в печени окуня и до 60 взрослых червей в кишечнике щуки. В последующей работе (Zschokke, 1890) Чокке отмечает возможность паразитирования *T. nodulosus* не только в пресноводных рыбах, но и в лососевых, которые обитают в море. В 1904 г. Чокке сообщает о 22 видах рыб, в которых встречается *T. nodulosus*, из них 16 пресноводных, 3 проходных и 3 морских вида.

В конце XIX и первой четверти XX в. следует период интенсивного изучения паразитов рыб во многих странах Европы и Северной Америки. Появляется много сведений о распространении и круге хозяев *T. nodulosus* и *T. crassus* из различных водоемов Европы и Северной Америки, что находит отражение в работах ряда авторов (Forel, 1868; Fatio, 1882; Prenant, 1885; Piesbergen, 1886; Parona, 1887; Ratz, 1887; Lönnberg, 1889; Braun, 1891, 1900; Olsson, 1893; Nufer, 1905; Luther, 1909; Lühe, 1910; Huitfeldt-Kaas, 1917; Scheuring, 1919; Nybelin, 1922).

По данным Шеуринга (Scheuring, 1923, 1930), обобщившего многочисленные литературные сведения, плероцеркоиды *T. nodulosus* в водоемах Европы обнаружены в 34 видах рыб. В Северной Америке плероцеркоиды *T. nodulosus* зарегистрированы в 24 видах рыб (Lawler, Scott, 1954). В своей сводке Михайлов (Michajlow, 1962), приводя все доступные ему сведения о вторых промежуточных хозяевах *T. nodulosus*, расширил этот список до 57 видов рыб. По нашим данным, список вторых промежуточных хозяев *T. nodulosus* только в пределах Советского Союза включает более 45 видов рыб (Куперман, 1967в).

Список вторых промежуточных хозяев *T. crassus* в водоемах Северной Америки и Советского Союза вдвое меньше, чем *T. nodulosus*. Следует отметить, что мнения о характере и границах распространения *T. crassus* в Европе весьма противоречивы. Некоторые авторы подчеркивают северный характер распространения паразита (Fuhrmann, 1910; Bergmann, 1924; Шульман, 1958; Базер, 1959). Шеуринг считает его широко распространенным в Европе (Scheuring, 1921, 1930). С другой стороны, по мнению Маркевича (1934), распространение *T. crassus* ограничено южными водоемами европейской части СССР. Последние исследования показали, что это противоречие кажущееся: и те и другие авторы имели дело с разными видами рода *Triaenophorus* (Куперман, 1968а).

Канадские ученые обнаружили плероцеркоиды *T. crassus* в мускулатуре лососевых (род *Onchorhynchus*) в Тихом океане у западных берегов Аляски (Uzmann, Hesselholt, 1957; Margolis, 1963, 1965). Столь необычное нахождение паразита связано с тем,

что заражение лососевых происходит в молодом возрасте в пресных водоемах и сохраняется у взрослых особей при попадании в океан, это позволило Марголису использовать *T. crassus* в качестве индикатора локальных стад американского побережья.

Еще в прошлом веке Лунель (Lunel, 1874) впервые приводит данные о патогенности *T. nodulosus*. Им отмечены массовое поражение и гибель окуней, зараженных плероцеркоидами *T. nodulosus*. В дальнейшем в литературе накопилось много сведений о массовом заражении плероцеркоидами *T. nodulosus* и *T. crassus* рыб, часто сопровождающемся их заболеванием и даже гибелью (Scheuring, 1919, 1923; Bergmann, 1924; Новикова, 1934; Петрушевский, 1937; Маркевич, 1943; Петрушевский и Бауер, 1948б; Изюмова, 1958; Бауер, 1959). В ряде работ освещено влияние плероцеркоидов *T. nodulosus* на организм корюшки, форели и окуня (Лопухина, 1961, 1963, 1966; Куперман и Смирнова, 1968). В Северной Америке плероцеркоиды *T. crassus*, паразитирующие в мускулатуре лосося, приносят огромные убытки из-за массовой выбраковки лососевых рыб. Не случайно канадские ученые говорят о проблеме *Triaenophorus* в Канаде (Miller, 1952).

В последние годы изучение червей рода *Triaenophorus* производится в разных аспектах. В водоемах Англии изучаются сезонная динамика и половое созревание *T. nodulosus* в кишечнике щуки, а также плероцеркоиды из печени окуня (Chubb, 1963, 1964). В общих паразитологических исследованиях рыб из водоемов Чехословакии, Польши, Норвегии приводятся данные о распространении и круге хозяев *T. nodulosus* и *T. crassus* (Lucky, 1958; Wisniewski, 1958; Vik, 1959; Ergens, 1961, 1966; Kozicka, 1963, и др.). С другой стороны, В. Михайлов с сотрудниками проводит более углубленное изучение корацидиев *T. nodulosus*, начатое им еще в 1932 г. Эти исследования касаются ресничного покрова корацидиев, метаболизма дыхания яиц и корацидиев, а также биохимического анализа обмена высокоэнергетических соединений (АМФ, АДФ, АТФ, полисахаридов и фосфолипидов) в разные периоды жизни корацидиев (Grabiec Guttowa and Michajlow, 1962, 1963, 1964; Grabiec, Guttowa, Jakutowicz, Michajlow, 1965).

В настоящее время большой интерес у многих ученых вызывает строение кутикулы ленточных червей. За последнее десятилетие электронномикроскопическим методом изучены цестооды из отрядов *Pseudophyllidea*, *Cyclophyllidea*, *Proteocephallidea* (Read, 1955; Kent, 1957; Rothman, 1959, 1960, 1963; Threadgold, 1962, 1964, 1965; Rosario, 1962; Siddiqui, 1963; Тимофеев, 1964б, 1970; Charles, Braten, 1965). Перечисленные авторы изучали главным образом покровы тела взрослых червей. В исследовании покровов *T. nodulosus*, проведенном нами совместно с В. Тимофеевым с помощью светооптического и электронномикроскопического методов, изучены особенности строения поверхности тела на всех фазах

жизненного цикла этого паразита (Тимофеев и Куперман, 1967, 1968, 1972). Сведений по культивированию и физиологии червей рода *Triaenophorus*, приводимых в литературе, весьма мало. Среди других следует отметить работы О. Гарниша (Harnisch, 1933) и Г. С. Маркова (1939, 1941, 1958).

Планомерное изучение паразитов рыб на территории Советского Союза началось в 30-е годы В. А. Догелем и его учениками на основе нового научного направления — экологической парази-



Рис. 1. Места находок ленточных червей рода *Triaenophorus* на территории СССР (1) и южная и восточная границы распространения щуки (по Л. С. Бергу; 2).

тологии. Одними из первых работ этого направления были исследования паразитов семги бассейна Белого моря и паразитов рыб Невской губы, проведенное Догелем и Петрушевским (1933, 1935), и крупное исследование паразитов рыб Каспийского и Аральского морей, проведенное Догелем и Быховским (1934, 1939). С этого времени начинается интенсивное изучение паразитофауны рыб, охватывающее к настоящему времени почти все водоемы Советского Союза.

В многочисленных фаунистических работах советских паразитологов приводятся сведения и о *T. nodulosus*, и о *T. crassus*, которые дают представление о распространении этих паразитов, круге их хозяев и степени зараженности ими рыб. В сводной табл. 1 отражены данные разных исследователей о нахождении червей рода *Triaenophorus* в водоемах Советского Союза (рис. 1). Из приведенных работ наиболее подробные сведения о *T. nodulosus*

Таблица 1

**Список паразитологических работ, содержащих сведения
о видах рода *Triaenophorus* водоемов СССР**

Водоем	Автор
Водоемы Кольского п-ова	Маркевич, 1934, 1960; Юнчис, 1963
Бассейн р. Северной Двины	Гнедина и Савина, 1930; Дулькин, 1941; Кудрявцева, 1954, 1957а, 1957б, 1960, 1962
Бассейн р. Печоры	Сциборская, 1947; Спасский и Ройтман, 1958; Екимова, 1962
Водоемы Карелии бассейна Белого моря	Нагибина, 1957; Румянцев, 1964
Водоемы Карелии бассейна Балтийского моря	Петрушевский и Быховская, 1935; Гор- бунова, 1936; Быховская-Павловская, 1940, 1949; Шульман и др., 1959; Шуль- ман, 1961; Шульман и Рыбак, 1961, 1964; Малахова, 1964
Онежское оз.	Петрушевский, 1940
Ладожское оз.	Jääskeläinen, 1921; Барышева, 1949; Бауер, 1950б; Барышева и Бауер, 1957; Бауер и Никольская, 1957; Лопухина, 1963; Куперман, 1965
Река Нева, Финский залив	Догель и Петрушевский, 1933; У Бао-хуа, 1961
Водоемы Ленинградской обл.	Петрушевский, 1932, 1937, 1957; Марке- вич, 1934; Новикова, 1934, 1936; Петру- шевский и Бауер, 1948б; Позднякова (Вихрова), 1957
Псковское и Чудское озера	Хлопина, 1920; Когтева, 1957
Оз. Выртсъярв	Телль, 1955, 1958; Шляпникова, 1957
Бассейн р. Западной Двины, водоемы Латвии и Белорус- сии	Рейнсоне, 1955; Шульман, 1957; Петру- шевский и др., 1957; Калецкая, 1958, 1960, 1962; Чечина, 1960
Река Неман, водоемы Литвы и Калининградской обл.	Гецевичюте, 1958; Кротас, 1959, 1961, 1963; Голикова, 1960
Реки Тисса и Прут	Захваткин, 1951; Мариц, 1957, 1964
Бассейн р. Днестра	Шумило, 1953, 1958, 1959; Кулаковская, 1955; Шумило и Кулаковская, 1963; Гаврилица, 1964
Озера Полесья	Ивасик и Кулаковская, 1958
Прудовые хозяйства Запад- ной Украины	Палій, 1949, 1954, 1958

Таблица 1 (продолжение)

Водоем	Автор
Бассейн р. Днепра	Османов, 1940; Маркевич, 1949, 1951; Чаплина, 1955; Малевицкая и Лопухина, 1955; Коваль, 1958, 1959, 1962; Коваль и др., 1960; Чаплина и Анцыш-кина, 1960; Комарова, 1964а, 1964б
Река Западный Буг	Палій, 1957
Река Южный Буг	Маркевич, 1951; Коваль и Піряник, 1957
Бассейн р. Дона	Смирнова, 1954, 1959; Шевченко, 1954, 1956; Красиљникова, 1964, 1966; Решетникова, 1965
Река Кубань и Ахтыринские лиманы	Быховская и Быховский, 1940
Бассейн р. Волги и Каспийского моря	Лавров, 1908; Иванов, 1933, 1940; Каро-хин, 1933; Захваткин, 1935, 1936а, 1946; Котова, 1936; Догель и Быховский, 1939; Дубинин, 1952; Столяров, 1952, 1954, 1955; Копьева, 1954, 1955, 1959; Лавров, 1955; Ахмеров и Богданова, 1957; Богданова, 1958, 1962; Изюмова, 1958, 1959а, 1959б, 1960; Изюмова и Шигин, 1958; Маркова, 1958; Матевос-сян и др., 1959; Помрякинская, 1959; Барышева, 1960; Богданова и Николь-ская, 1965
Водоемы Урала	Богатова, 1936; Захваткин и Ажеганова, 1940; Кашковский, 1965
Водоемы Казахстана	Агапова, 1956, 1957, 1960, 1966; Сидоров, 1956, 1957, 1958, 1959, 1960, 1962; Ага-пова и Максимова, 1960
Аральское море	Догель и Быховский, 1934
Бассейн р. Амударья	Османов, 1959, 1960
Бассейн р. Сырдарья	Колесникова, 1955; Агапова, 1962
Бассейн рек Оби и Иртыша	Захваткин, 1936б; Волкова, 1941; Ти-това, 1946, 1948, 1953, 1954, 1962, 1965; Гундризер и Титова, 1948; Петрушев-ский и Бауер, 1948а, 1948в; Петрушев-ский и др., 1948; Бауер, 1950а; Скрип-ченко, 1963; Соусь и Любина, 1963; Титова и Скрипченко, 1963
Оз. Зайсан и р. Черный Ир-тыш	Захваткин, 1938; Кузнецова, 1938; До-гель и др., 1945; Доброхотова, 1953, 1960
Барабинские озера	Быховский, 1936; Новикова, 1938; Мосе-вич, 1948; Бауер, 1950а; Никулина, 1957, 1959, 1963
Озера Алтайского края	
Бассейн р. Енисей	Бауер, 1946, 1948а, 1950б; Петрушевский и Бауер, 1948а, 1948в; Спасский и Ройт-ман, 1960; Гундризер, 1966

Таблица 1 (п о л о ж и

Водоем	Автор
Озера п-ова Таймыр Бассейн р. Лены Оз. Байкал	Музыковский, 1965 Бауер, 1948б, 1950б, 1957, 1959 Ляйман, 1933; Догель и др., 1949; Богданова, 1957; Догель и Боголепова, 1957, Заика, 1964, 1965
Река Пенжина Река Анадырь Бассейн р. Амура	Трофименко, 1962; Коновалов, 1967 Бауер и Никольская, 1948 Змеев, 1936; Титова, 1939; Ахмеров, 1960, Ройтман, 1960, 1963а, 1963б, 1964а, 1964б; Дубинина, 1964; Стрелков и Шульман, 1964; Куперман, 1966б, 1967а, 1967б, 1968а, 1968б

приводятся в статье Т. Г. Марковой (1958) по сезонной динамике паразитофауны щук р. Оки, в которой прослежены динамика зараженности щук *T. nodulosus* в течение годового цикла и сроки полового созревания паразита. В работе О. Н. Бауера (1959) по экологии паразитов пресноводных рыб дан подробный анализ имеющихся данных по биологии и распространению *T. nodulosus* и *T. crassus*.

Из приведенного нами краткого обзора работ видно, что род *Triaenophorus* — сравнительно хорошо изученная группа цестод, на что вполне обоснованно указывает О. Н. Бауер (1959). В настоящее время возник ряд новых вопросов, касающихся этой группы паразитов и требующих их более детального и углубленного изучения. Так, несмотря на многолетние исследования червей рода *Triaenophorus*, до последнего времени в литературе не встречались сведения о географической изменчивости этих цестод. При изучении лепточных червей из бассейна р. Амура М. Н. Дубинина (1962, 1964) обратила внимание на заметные морфологические различия обоих видов *Triaenophorus* из этого водоема по сравнению с таковыми из водоемов Европы и Сибири. Поэтому М. Н. Дубинина (1964) рассматривала *T. nodulosus* и *T. crassus* из бассейна р. Амура как географические формы. Были отмечены морфологические различия между *T. crassus* из северных и южных водоемов европейской части СССР (Куперман, 1965).

Полученные данные побудили нас провести дальнейшее, более углубленное исследование особенностей морфологии, биологии и цикла развития червей рода *Triaenophorus* из различных водоемов обширной территории Советского Союза, что дало возможность прежде всего решить вопрос о таксономической значимости отдельных географических форм и установить окончательный видовой состав рода *Triaenophorus*.

Глава 2

МОРФОЛОГИЯ ВЗРОСЛЫХ ЧЕРВЕЙ

В этой главе рассматриваются особенности морфологии взрослых особей видов *Triaenophorus*, паразитирующих в кишечнике щук. Материалом для работы послужили собственные сборы червей рода *Triaenophorus* из рыб Ладожского оз., водоемов Ленинградской (озера Можайское, Белое, р. Нева, Финский залив), Псковской и Вологодской областей, Рыбинского водохранилища, дельты р. Волги и бассейна р. Амура, а также коллекции Зоологического института АН СССР и сборы, любезно предоставленные нам рядом исследователей, из различных зон СССР — озер Кольского п-ова, Карелии, рек Западной Двины, Днестра, Тиссы, Прута, дельты р. Днестра, озер Палеостомы и Джапана (Грузия), озер Полесья, р. Южного Буга, водоемов Белоруссии, р. Волги, Горьковского водохранилища, р. Камы, водоемов Казахстана, Алтая, оз. Телецкого, р. Оби, Новосибирского водохранилища, р. Енисея, оз. Байкал, рек Зеи, Пенжины и Анадыря. Кроме того, мы располагали материалом по *Triaenophorus* из водоемов Польши, Чехословакии, Норвегии и Канады.

Внешнее строение

Форма и размеры тела. Половозрелые особи *Triaenophorus* из кишечника щук — длинные, лентовидные черви, наружное расчленение у которых отсутствует. На стробиле хорошо заметна глубокая поперечная складчатость, особенно сильно выраженная в передней части тела *T. crassus*, что создает впечатление ложной сегментации. Передний конец тела *Triaenophorus* значительно уже, чем задний. Максимальная ширина червей — в задней части стробилы. На поперечном срезе тело *T. nodulosus* и *T. amurensis* заметно уплощено в дорсо-вентральном направлении, у *T. crassus*, *T. meridionalis* и *T. orientalis* это уплощение выражено слабее. Ниже приводятся размеры половозрелых червей рода *Triaenophorus* из разных точек их ареала (табл. 2).

Из каждого водоема нами было измерено от 50 до 200 экз. взрослых червей. На размеры червей оказывал непосредственное влияние способ фиксации. Шеуриг (Scheuring, 1930) произвел сравнение размеров *T. nodulosus* и *T. crassus* до и после фиксации в 70-градусном спирте, 4%-м формалине и пикриновой кислоте и установил, что при фиксации в спирте длина тела увеличивается, в формалине — уменьшается. Учитывая вышеизложенное, все измерения червей мы производили в одних и тех же условиях: в воде через несколько часов после извлечения из рыбы, когда наступало расслабление мускулатуры червей. Черви были полу-

Т а б л и ц а 2

Размеры половозрелых червей рода *Triacnophorus* из разных водоемов (в мм)

Водоем	Количество измеренных червей	Длина	Ширина у шейки сколекса	Максимальная ширина стробилы
СССР (Куперман, 19676):				
	<i>T. amurensis</i>			
Бассейн р. Амура	200	70—540	0.8—2.0	9
	<i>T. nodulosus</i>			
Ладожское оз.	200	100—320	1—2	5
Рыбинское водохранилище	200	65—380	1—2	6
Чехословакия (Ergens, 1961)	—	240	—	3.3
Германия (Scheuring, 1930)	—	232	3	5
Канада (Miller, 1945с)	—	70—270	—	—
	<i>T. stizostedionis</i>			
Северная Америка (Miller, 1945с)	—	120—380	2	4
СССР (Куперман, 19676):				
	<i>T. orientalis</i>			
Бассейн р. Амура . .	200	140—640	2.0—2.5	9
	<i>T. meridionalis</i>			
Дельта р. Волги	50	60—330	1.5—2.0	5
	<i>T. crassus</i>			
Ладожское оз.	200	110—410	1.5—2.0	6
Рыбинское водохранилище	150	105—480	1.5—2.0	6
Германия (Scheuring, 1930)	—	315	—	7.5
Канада (Miller, 1952a) . . .	—	130—400	—	4.2

чены, как правило, из живых или недавно заснувших рыб. Как видно из табл. 2, размеры половозрелых червей этого рода из разных водоемов заметно различаются. Максимальная длина амурских *T. orientalis* и *T. amurensis* значительно превосходит длину червей других видов *Triaenophorus* из водоемов Европы, Сибири и Северной Америки.

Органы прикрепления. Прикрепительный аппарат *Triaenophorus* представлен сколексом с двумя псевдоботриями и двумя парами крючьев. Следует подчеркнуть, что прикрепительный аппарат червей рода *Triaenophorus*, в частности форма сколекса и величина и форма крючьев, имеет, по мнению большинства авторов, наиболее важное значение для их систематики (Hjortland, 1928; Scheuring, 1930; Michajlow, 1932a; Miller, 1952; Дубинина, 1964; Куперман, 1965). Так, все 6 известных в настоящее время видов рода *Triaenophorus* различаются между собой прежде всего по форме сколекса и величине и форме крючьев сколекса. Поэтому мы обращаем особое внимание на эти признаки.

T. crassus и близкие ему виды хорошо отличаются от *T. nodulosus* величиной и формой сколекса. Сколекс форм *T. crassus* самый крупный, заметно шире стробилы, напоминает усеченную четырехстороннюю пирамиду с широким основанием и довольно глубокими псевдоботриями. От стробилы сколекс отчетливо отделен широким мускулистым валиком. Ширина сколекса у основания всегда больше его длины. У *T. nodulosus* и *T. amurensis* сколекс небольшой, несколько шире стробилы, удлинен, тупо суживается к вершине. Переход сколекса в стробилу в отличие от *T. crassus* почти незаметен (см. рис. 40, А—В). Сколекс у *T. stizostedionis* крупнее, чем у *T. nodulosus*. На дорсальной и вентральной поверхности сколекса *Triaenophorus* имеются две псевдоботрии с возвышающимися краями, которые постоянно меняют свою форму у живых червей. Средние размеры ботрии у *T. nodulosus* 485×215 , у *T. crassus* — 520×250 мк (Ладожское оз.).

Размеры сколекса *Triaenophorus* из разных точек их ареала приводятся в табл. 3. Из приведенных в табл. 3 данных видно, что колебания размеров сколекса у *T. nodulosus* и *T. crassus*, *T. meridionalis* и *T. orientalis* из разных точек их ареала сравнительно невелики. Только *T. amurensis* имеет заметно меньшие размеры сколекса.

Крючья *T. nodulosus* и *T. amurensis* состоят из узкой изогнутой базальной пластинки, от которой отходят два сильно изогнутых боковых и один срединный зубец (рис. 2, А, Б). У *T. crassus* крючья крупные, прямые, с широкой и массивной базальной пластинкой и слабо изогнутыми двумя боковыми и срединным зубцом (рис. 2, В). Форма крючьев *T. meridionalis* и *T. orientalis* очень сходна с таковой у *T. crassus*, хотя размеры их крючьев значительно меньше, чем у последнего (рис. 2, Г, Д). Крючья *T. nodulosus* по узкой изогнутой базальной пластинке и изогнутым боковым зубцам напоминают крючья *T. nodulosus*, но отличаются наличием

Т а б л и ц а 3

Размеры сколекса у видов рода *Triacnophorus* из разных водоемов (в мм)

Водоем	Количество измеренных сколексов	Длина	Ширина терминального диска	Ширина основания сколекса
СССР (Куперман, 19676):				
<i>T. amurensis</i>				
Бассейн р. Амура . . .	43	0.35—0.44	0.22—0.25	0.33—0.44
<i>T. nodulosus</i>				
Ладожское оз.	57	0.44—0.88	0.31—0.49	0.38—0.77
Река Пенжина	25	0.55—0.72	0.38—0.47	0.55—0.80
Дельта р. Днепра	35	0.28—0.55	0.24—0.37	0.28—0.50
Западная Европа (Fuhrmann, 1910)	—	0.95	0.37—0.47	0.57—0.60
Канада (Miller, 1945c) . . .	—	0.44—0.62	0.30—0.35	0.53—0.72
<i>T. stizostedionis</i>				
Северная Америка (Miller, 1945a)	—	0.53—1.14	0.62—0.88	1.06—1.94
СССР (Куперман, 19676):				
<i>T. orientalis</i>				
Бассейн р. Амура	45	0.77—1.10	0.64—0.88	0.72—1.37
<i>T. meridionalis</i>				
Дельта р. Днепра	35	0.62—0.99	0.61—1.00	0.61—1.43
<i>T. crassus</i>				
Ладожское оз.	60	0.88—1.32	0.68—1.05	0.88—1.65
Река Пенжина	25	1.26—1.37	0.90—0.99	1.10—1.54
Западная Европа (Fuhrmann, 1910)	—	1.14—1.50	0.95	1.40—1.50
Северная Америка (Cooper, 1918)	—	0.96—0.98	0.77—0.83	1.05—1.07

дополнительной выпуклости на внутренней стороне пластинки (рис. 2, E).

Для характеристики крючьев сколекса требуется определенное число промеров, отражающее их величину и достаточное для сравнения с данными других авторов. Наиболее полно, на наш взгляд, величина и форма крючьев характеризуются следующими

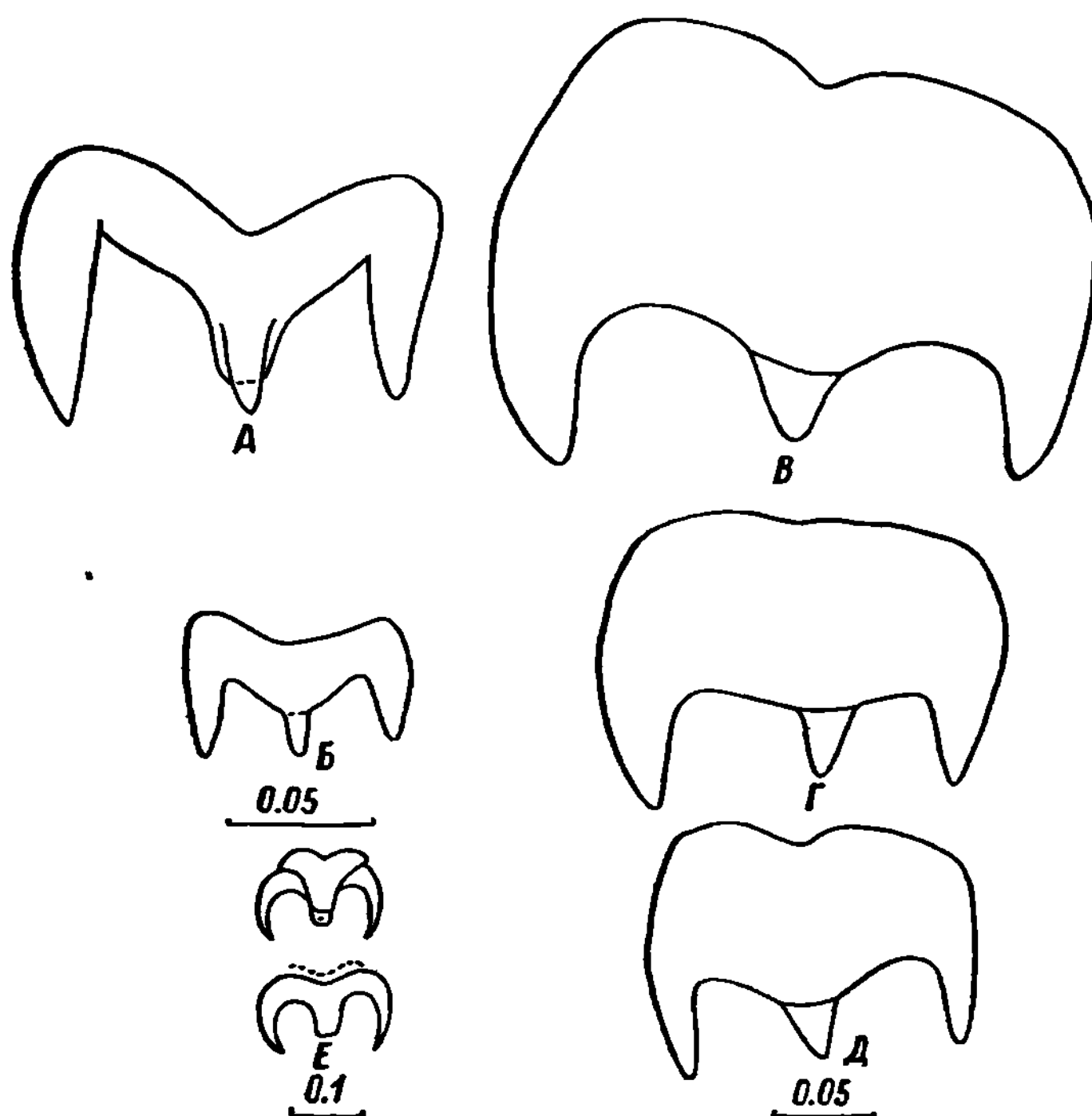


Рис. 2. Крючья сколекса разных видов рода *Triaenophorus*.

А — *T. nodulosus*; Б — *T. amurensis*; В — *T. crassus*; Г — *T. meridionalis*; Д — *T. orientalis*; Е — *T. stizostedionis*.

четырьмя промерами: ширина базальной пластинки, высота базальной пластинки, длина большего бокового зубца, длина меньшего бокового зубца (рис. 3). Крючья измерялись на препаратах прижатыми так, что базальная пластинка и боковые зубцы находились в одной плоскости. Для получения статистически достоверного материала мы измеряли от 25 до 175 крючьев каждого вида или формы *Triaenophorus* от разных видов рыб из различных географических зон СССР. Полученные данные обрабатывались вариационно-статистически с вычислением истинной средней величины (M), средней ошибки (m), показателя достоверности и коэффи-

циента изменчивости. Всего было измерено почти 1500 крючьев сколекса разных видов рода *Triaenophorus*. Важно подчеркнуть необходимость использования при сравнении размеров крючьев статистически достоверного числа экземпляров с вычислением средней величины и ошибки.

При использовании лишь крайних пределов величины крючьев и небольшом количестве измерений легко впасть в ошибку, ибо такие данные могут быть случайными и не отражать истинной картины.

Для того чтобы использовать величину крючьев сколекса как объективный систематический признак, потребовалось выяснить, насколько сильно варьируют их размеры у представителей *Triaenophorus*: а) из одного вида рыб; б) у плероцеркоидов и взрослых червей; в) из разных видов рыб; г) в пределах одной географической зоны; д) из разных участков их ареала. Прежде всего мы убедились, что в каждом водоеме колебания размеров крючьев у *Triaenophorus* из одного вида рыб были весьма незначительны. Это видно из всех таблиц, в которых приводятся размеры их крючьев (см. табл. 8, 9). Далее было проведено сравнение размеров крючьев у плероцеркоидов и взрослых червей, взятых из разных видов рыб из одного водоема (табл. 4).

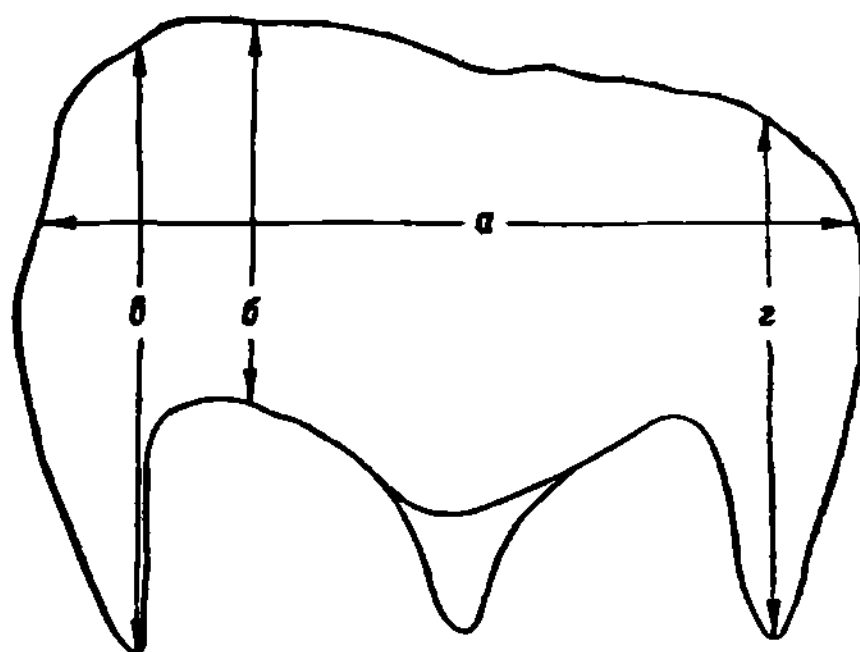


Рис. 3. Схема измерения крючьев видов рода *Triaenophorus*.

а — ширина базальной пластинки; б — высота базальной пластинки; в — длина большего бокового зубца; г — длина меньшего бокового зубца.

Таблица 4

Средние размеры крючьев сколекса у плероцеркоидов и взрослых *T. nodulosus* из рыб Рыбинского водохранилища (в мк)

Хозяин	Количество измеренных крючьев	Ширина базальной пластинки	Высота базальной пластинки	Длина большего бокового зубца	Длина меньшего бокового зубца
<i>Esox lucius</i>	70	128.5±1.2	23.4±0.3	74.0±0.9	65.8±1.0
<i>Perca fluviatilis</i> . .	50	123.0±0.4	23.5±0.5	71.2±0.4	65.8±0.4

Из табл. 4 видно, что размеры крючьев у плероцеркоидов из печени окуня и взрослых червей из кишечника щуки почти совпадают. Ниже приводится сравнение величины крючьев *T. nodu-*

losus из одного вида рыб при локализации паразита в печени и кишечнике щуки (табл. 5).

Таблица 5

Средние размеры крючьев еколекса у плероцеркоидов и взрослых *T. nodulosus* из щук (*Esox lucius*) водоемов юга СССР (в мк)

Локализация паразита	Количество и меренных крючьев	Ширина базальной пластинки	Высота базальной пластинки	Длина большего бокового зубца	Длина меньшего бокового зубца
Печень	25	111.5 ± 2.7	22.8 ± 0.5	62.8 ± 2.4	56.5 ± 2.5
Кишечник	40	108.6 ± 1.4	23.8 ± 0.5	66.2 ± 0.2	57.1 ± 1.4

Как видно из табл. 5, и в этом случае различие между величиной крючьев плероцеркоидов из печени щуки и взрослых червей из кишечника щуки почти незаметны.

И, наконец, в табл. 6 произведено сравнение величины крючьев сколекса взрослых особей *T. orientalis* из кишечника амурской щуки и плероцеркоидов этого же вида из мускулатуры ротана-

Таблица 6

Средние размеры крючьев сколекса у плероцеркоидов и взрослых *T. orientalis* из рыб бассейна р. Амура (в мк)

Хозяин	Количество измеренных крючьев	Ширина базальной пластинки	Высота базальной пластинки	Длина большего бокового зубца	Длина меньшего бокового зубца
<i>Esox reicherti</i> . . .	70	144.3 ± 1.1	71.0 ± 0.7	120.5 ± 1.0	101.5 ± 1.1
<i>Perccottus glehni</i> .	60	143.5 ± 1.0	75.0 ± 0.6	125.7 ± 0.9	107.0 ± 1.0

головешки. Как видно из табл. 6, размеры крючьев плероцеркоидов *T. orientalis* из мускулатуры ротана и взрослых особей из кишечника щуки почти не различаются. Подобные результаты можно обнаружить и в табл. 8, 9.

Таким образом, различия между размерами крючьев у плероцеркоидов и взрослых особей почти незаметны. Это связано с тем, что крючья сколекса видов *Triacnophorus* полностью формируются на фазе плероцеркоида и сохраняют величину и форму у взрослых червей. Отсюда можно сделать еще один важный вывод: поскольку в каждом конкретном водоеме колебания размеров крючьев у взрослых червей невелики, постольку они невелики и у плероцеркоидов независимо от того, в каком хозяине они

паразитируют, что мы и наблюдаем при сравнении плероцеридов из разных видов рыб одного водоема (табл. 7).

Таблица 7

Средние размеры крючьев сколекса у плероцерковидов *T. amurensis* из разных видов рыб бассейна р. Амура (в мк)

Хозяин	Количество измеренных крючьев	Ширина базальной пластинки	Высота базальной пластинки	Длина бокового зуба	Длина мантийного зуба
<i>Lenciscus waleckii</i>	25	83.3 ± 1.1	17.8 ± 0.4	44.6 ± 0.6	40.2 ± 0.8
<i>Hemiculter leuciscus</i> . .	32	79.5 ± 0.7	17.6 ± 0.4	45.5 ± 0.8	41.6 ± 0.7
<i>Acanthorhodeus asmusi</i> . . .	25	79.9 ± 0.7	16.6 ± 0.4	42.6 ± 0.7	38.1 ± 0.8

Из анализа табл. 4—7 следует, что в пределах одной географической зоны различия в величине крючьев у взрослых червей и плероцеркоидов *Triaenophorus*, взятых из одного или разных видов рыб, столь малы, что лежат в границах индивидуальной изменчивости и при измерении могут не учитываться. Следовательно, величина крючьев у представителей рода *Triaenophorus* — константный систематический признак и слабо варьирует в пределах одной географической зоны.

Для подтверждения видовой самостоятельности недавно описанных видов *T. amurensis*, *T. orientalis* и *T. meridionalis* мы произвели сравнение размеров крючьев сколекса этих видов и *T. nodulosus* и *T. crassus* из разных зон их ареала на территории СССР, что отражено в табл. 8, 9. Для удобства мы расположили имеющийся материал по широтам в направлении с севера на юг.

При анализе табл. 8 привлекает внимание четкая закономерность постепенного уменьшения крючьев сколекса *T. nodulosus* по направлению с севера на юг. Некоторые отклонения (крючья паразита из оз. Селигер и водоемов Казахстана) незначительны и не меняют общей тенденции к уменьшению крючьев сколекса *T. nodulosus* в указанном направлении. Поэтому мы вправе говорить, что у *T. nodulosus* из водоемов Советского Союза наблюдается постепенное уменьшение величины крючьев сколекса по направлению с севера на юг, происходящее по типу клинальной изменчивости. Однако границы морфологической изменчивости данного вида из южных и северных точек ареала сравнительно невелики и носят характер внутривидовой модификационной изменчивости (табл. 8). Исключение представляет лишь *T. amurensis* из бассейна р. Амура, размеры крючьев сколекса которого значительно меньше, чем у *T. nodulosus* из водоемов европейской части СССР и Сибири.

В табл. 9 приведены размеры крючьев сколекса *T. crassus*, *T. meridionalis* и *T. orientalis* из разных водоемов СССР. Как видно

Размеры крючьев сколекса у видов рода *Triaenoporus*

Водоем	Широта (в град.)	Хозяин	Локализация паразита	Количество измеренных крючьев
<i>T. nodu</i>				
Устье р. Енисея	70	<i>Esox lucius</i>	Кишечник	50
Река Пенжина (Камчатка)	63—64	» »	»	50
Ладожское оз.	60	<i>Lota lota</i>	Печень	65
Рыбинское водохранилище	58	<i>Perca fluviatilis</i>	»	50
	58	<i>Esox lucius</i>	Кишечник	70
Оз. Селигер	57	» »	»	50
Оз. Байкал	53	» »	»	45
Озеро Песчаное (Алтай)	53	» »	»	50
Водоемы Казахстана . .	48—50	» »	»	50
Дельта р. Волги, реки Днепр, Днестр, Юж- ный Буг и др. . . .	46—47	» »	Печень	25
	46—47	» »	Кишечник	40
<i>T. amu</i>				
Бассейн р. Амура . . .	50	» »	Кишечник	60
	50	<i>Leuciscus waleckii</i>	Печень	25
	50	<i>Hemiculter leucisculus</i>	»	32
	50	<i>Acanthorhodeus asmussi</i>	»	25

* Эти размеры встретились лишь в одном случае.

из табл. 9, между видами *T. crassus*, *T. meridionalis* и *T. orientalis* наблюдаются существенные различия в величине крючьев сколекса. Так, крючья сколекса у *T. meridionalis* из южных водоемов европейской части СССР значительно меньше, чем у *T. crassus*. Еще меньше размеры крючьев у *T. orientalis* из бассейна р. Амура.

Наряду со значительными различиями в величине крючьев сколекса между видами *T. crassus*, *T. meridionalis* и *T. orientalis* для каждого из них характерен меньший размах изменчивости по сравнению с *T. nodulosus*. Кроме того, для каждого вида группы *T. crassus* характерно также и отсутствие зависимости размеров крючьев от широтного фактора. Следовательно, клинальной изменчивости ни у одного из этих видов не наблюдается. Ниже приводятся обобщенные данные, характеризующие величину крючьев *T. nodulosus*, *T. amurensis*, *T. crassus*, *T. meridionalis* и *T. orientalis* из водоемов Советского Союза (табл. 10).

Соотношение размеров крючьев разных видов *Triaenoporus* можно выразить в процентах, приняв размеры их у видов с мень-

Т а б л и ц а 8

horus из разных водоемов СССР (в мк)

Ширина базальной пластинки		Высота базальной пластинки		Длина большого бокового зубца		Длина меньшего бокового зубца	
пределы	$M \pm m$	пределы	$M \pm m$	пределы	$M \pm m$	пределы	$M \pm m$
<i>losus</i>							
121—176	148.4 ± 3.0	22—33	29.6 ± 0.4	77 99	84.7 ± 0.8	55—88	71.8 ± 0.9
130—176	142.2 ± 1.4	22—33	27.0 ± 0.5	66—99	79.4 ± 1.0	55—83	67.8 ± 1.2
118—160	139.8 ± 0.8	22—33	29.2 ± 0.5	55—110	78.7 ± 1.3	44—88	66.1 ± 1.3
110—143	123.0 ± 0.4	20—31	23.5 ± 0.5	55—88	71.2 ± 0.4	50 77	65.8 ± 0.4
110—145	128.5 ± 1.2	22—33	23.4 ± 0.3	55 88	74.0 ± 0.9	44—77	65.8 ± 1.0
121—154	139.6 ± 0.4	22—33	26.0 ± 0.4	77—99	84.3 ± 1.0	66—90	75.6 ± 0.2
110—143	126.0 ± 3.1	22—33	26.2 ± 0.5	66—88	78.5 ± 0.9	50—77	68.5 ± 1.1
105—132	113.6 ± 1.0	20—30	22.6 ± 0.3	55—88	64.4 ± 0.4	44—68	56.4 ± 1.2
110—132	122.7 ± 1.1	22—33	24.4 ± 0.7	55—78	69.0 ± 0.9	44—70	56.7 ± 1.0
(78) * 99—132	111.5 ± 2.7	22—30	22.8 ± 0.5	44—77	62.8 ± 2.4	33—77	56.5 ± 2.5
(95) * 99—123	108.6 ± 1.4	22—32	23.8 ± 0.5	55—80	66.2 ± 0.2	44—71	57.1 ± 1.4
<i>rensis</i>							
66—88	79.6 ± 0.7	14—24	18.1 ± 0.5	33—55	43.3 ± 0.5	32—49	38.4 ± 0.7
77—88	83.3 ± 1.1	15—22	17.8 ± 0.4	36—49	44.6 ± 0.6	33—44	40.2 ± 0.8
75—88	79.5 ± 0.7	15—22	17.6 ± 0.4	35—55	45.5 ± 0.8	33—50	41.6 ± 0.7
77—88	79.9 ± 0.7	15—22	16.6 ± 0.4	34—50	42.0 ± 0.7	35—45	38.1 ± 0.8

шими крючьями (*T. amurensis* и *T. orientalis*) за 100% (табл. 11).

Как видно из табл. 11, размер крючьев у *T. nodulosus* больше, чем у *T. amurensis*, по всем четырем промерам на 41—68%. У *T. crassus* различия выражены еще сильнее: величина крючьев у *T. crassus* на 82—140% больше, чем у *T. orientalis*. Менее значительны, хотя и достаточно хорошо заметны, различия между *T. crassus* и *T. meridionalis*, *T. meridionalis* и *T. orientalis*. В то же время величины крючьев *T. nodulosus*, взятых из северных и южных водоемов, отличаются друг от друга гораздо слабее (на 17—27%). Соотношение величины крючьев разных видов *Triacanthophorus* из северных, южных районов и бассейна р. Амура отражено на рис. 4.

Крючья сколекса *T. stizostedionis* из водоемов Северной Америки, как уже указывалось, напоминают крючья *T. nodulosus*, но отличаются наличием дополнительной выпуклости на внутрен-

Размеры крючьев сколекса у видов рода *Triae*

Водоем	Широта (в град.)	Хозяин	Локализация паразита	Коли- чество измерен- ных крючьев
<i>T. cras</i>				
Устье р. Енисея	70	<i>Esox lucius</i>	Кишечник	40
Бассейн р. Анадыря	65—68	» »	»	35
Река Пенжина	63—64	» »	»	50
Ладожское оз.	60	» »	»	105
Рыбинское водохранилище . .	58	<i>Coregonus albula</i>	Мускулатура	50
Оз. Телецкое	51	<i>Esox lucius</i>	Кишечник	50
<i>T. meridi</i>				
Дельта р. Волги, реки Днепр, Днестр, Южный Буг	46—47	» »	Кишечник	175
Озера Палеостомы и Джа- пана	42	» »	»	40
<i>T. orien</i>				
Бассейн р. Амура	50	<i>Esox rei- cherti</i>	Кишечник	70
	50	<i>Perccottus glehni</i>	Мускулатура	60

Т а б л и ц а 10

Размеры крючьев сколекса у видов рода *Triaenophorus* (в мк)

Вид	Ширина базальной пла- стинки		Высота базальной пла- стинки	
	пределы	$M \pm m$	пределы	$M \pm m$
<i>T. nodulosus</i>	99—176	127.6 ± 1.8	22—33	25.3 ± 0.5
<i>T. amurensis</i>	66—88	81.4 ± 0.9	14—24	17.9 ± 0.4
<i>T. crassus</i>	253—341	300.9 ± 1.2	121—176	148.6 ± 0.6
<i>T. meridionalis</i>	165—231	211.9 ± 0.7	66—132	98.6 ± 0.7
<i>T. orientalis</i> (Куперман, 1968a)	121—165	146.9 ± 1.0	55—88	73.0 ± 0.6
<i>T. stizostedionis</i> (Miller, 1945c)	123—138	150	22—33	28

Т а б л и ц а 9

norphorus из разных водоемов СССР (в мк)

Ширина базальной пластинки		Высота базальной пластинки		Длина большего бокового зубца		Длина меньшего бокового зубца	
пределы	$M \pm m$	пределы	$M \pm m$	пределы	$M \pm m$	пределы	$M \pm m$
<i>sus</i>							
297—330	314.3 ± 2.6	132—165	155.0 ± 0.6	209—268	248.7 ± 2.3	154—231	203.3 ± 3.3
275—319	295.3 ± 0.6	132—154	143.8 ± 0.3	220—253	236.0 ± 0.4	165—198	182.2 ± 0.4
275—330	302.4 ± 2.3	132—176	151.2 ± 0.3	198—253	235.8 ± 1.5	154—220	187.4 ± 1.6
253—308	278.9 ± 1.0	121—165	145.2 ± 0.7	187—253	224.9 ± 1.2	154—220	177.6 ± 1.3
275—341	318.8 ± 1.9	132—154	146.3 ± 0.7	220—264	244.1 ± 1.2	176—220	192.5 ± 1.1
275—319	295.3 ± 0.6	132—176	150.2 ± 1.4	220—275	238.8 ± 1.7	176—220	196.2 ± 1.5
<i>onalis</i>							
165—231	204.4 ± 1.0	66—132	97.7 ± 1.0	116—198	153.8 ± 1.5	72—165	121.4 ± 1.5
198—231	218.8 ± 0.5	88—121	99.5 ± 0.4	154—195	165.5 ± 1.7	121—165	140.7 ± 1.4
<i>talis</i>							
121—165	144.3 ± 1.1	55—88	71.0 ± 0.7	88—143	120.5 ± 1.0	66—110	101.5 ± 1.1
132—165	149.5 ± 1.0	64—88	75.0 ± 0.6	110—132	125.7 ± 0.9	86—121	106.9 ± 1.0

Т а б л и ц а 10 (продолжение)

Вид	Длина большего бокового зубца		Длина меньшего бокового зубца	
	пределы	$M \pm m$	пределы	$M \pm m$
<i>T. nodulosus</i>	55—110	73.8 ± 0.9	44—90	64.5 ± 1.1
<i>T. amurensis</i>	33—55	43.9 ± 0.5	32—49	39.3 ± 0.7
<i>T. crassus</i>	187—275	238.5 ± 1.4	154—231	189.7 ± 1.5
<i>T. meridionalis</i>	116—198	159.6 ± 1.6	72—165	131.5 ± 1.4
<i>T. orientalis</i> (Куперман, 1968a)	88—143	123.1 ± 0.9	66—121	104.2 ± 1.0
<i>T. stizostedionis</i> (Miller, 1945c)	—	—	48—77	68

Т а б л и ц а 11

Соотношение размеров крючьев сколекса у разных видов
рода *Triaenophorus* (в ‰)

	<i>T. nodulosus</i> к <i>T. amurensis</i>	<i>T. crassus</i> к <i>T. orientalis</i>	<i>T. crassus</i> к <i>T. meridionalis</i>	<i>T. meridionalis</i> к <i>T. orientalis</i>
Ширина базальной пластинки	156.7	240.8	142.2	144.0
Высота базальной пластинки	141.3	203.7	150.7	135.0
Длина большего бокового зубца	168.1	193.7	149.4	129.7
Длина меньшего бокового зубца	164.1	182.0	144.3	126.2

ней стороне базальной пластинки. Величина крючьев у *T. stizostedionis* заметно больше, чем у *T. nodulosus*: ширина базальной пластинки 123—198 (средняя — 150), высота базальной пластинки 22—33 (средняя — 28), длина большего бокового зубца 48—77 мк (средняя — 68) (Miller, 1945с).

Т а б л и ц а 12

Размеры крючьев сколекса у видов рода *Triaenophorus*
из разных водоемов (в мк)

Водоем	Хозяин	Ширина базальной пластинки	
		<i>T. nodulosus</i>	<i>T. crassus</i>
СССР (Дубинина, 1964) Бассейн р. Амура	<i>Esox reicherti</i>	81—89	132—162
	Cyprinidae	74—95	—
	<i>Perccottus glehni</i>	—	176—180
Оз. Байкал	<i>Esox lucius</i>	110—125	—
Река Обь	<i>Paracottus kneri</i>	110—130	—
	<i>Perca fluviatilis</i>	115—128	—
	<i>Leuciscus idus</i>	130—145	—
Дельта р. Волги	<i>Esox lucius</i>	102—118	225—240
Рыбинское водохранилище	» »	102—118	—
Оз. Выртсъярв (Эстонская ССР)	» »	120—150	305
Чехословакия (Ergenz, 1961)	<i>Perca fluviatilis</i>	128—130	—
	<i>Esox lucius</i>	111—120	—
Германия (Scheuring, 1930).	» »	90—140	285—300
Северная Америка (Cooper, 1918)	» »	—	300—310
Канада (Miller, 1943b)!	» »	112—130	255—300

К сожалению, мы не можем сравнивать полученные нами данные со сведениями других авторов, так как ими приводятся, как правило, лишь крайние измерения одного промера — ширина базальной пластинки крючьев, при этом обычно не указывается количество измеренных крючьев¹ (табл. 12). Как видно из табл. 12, данные других авторов не противоречат нашим результатам.

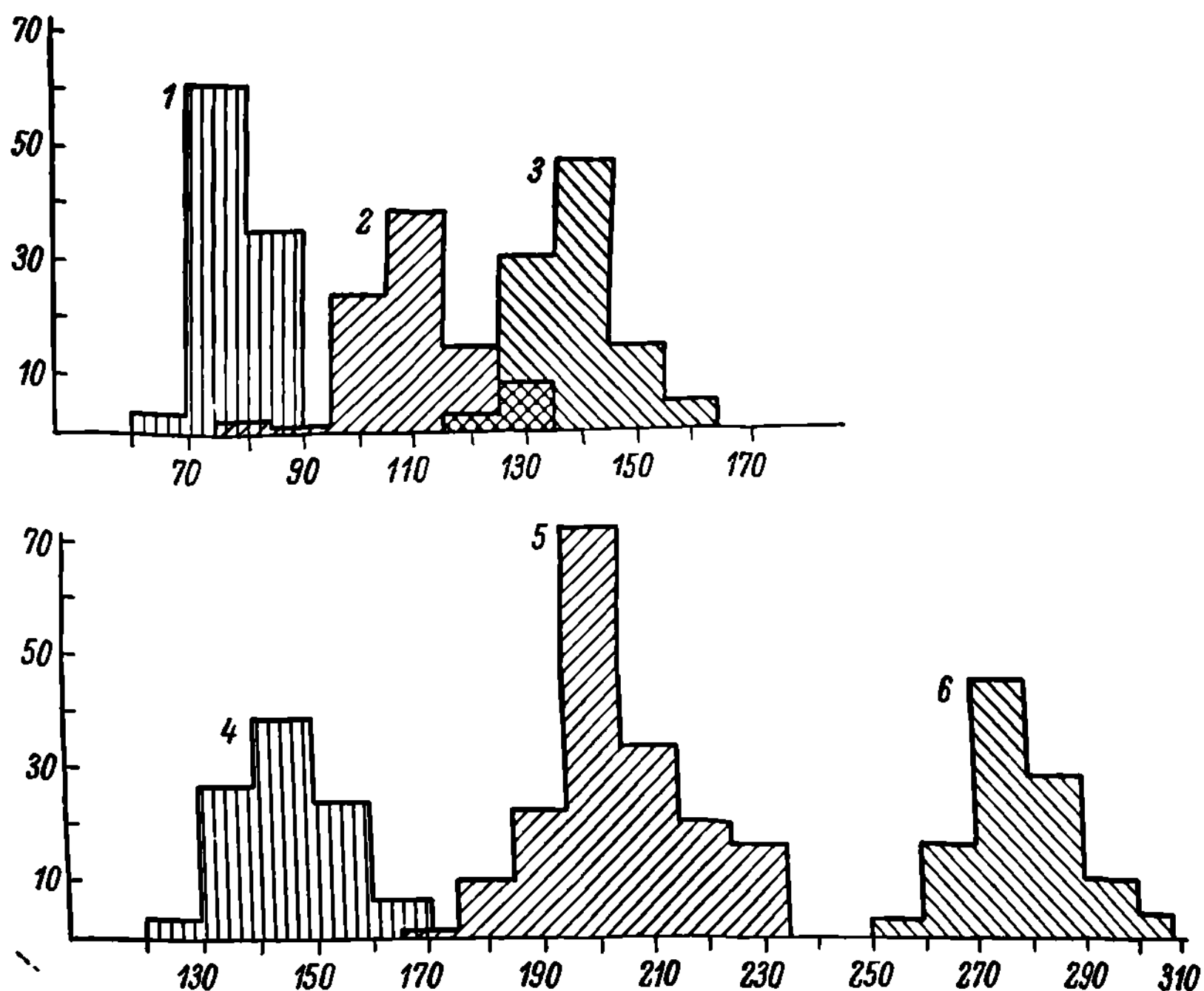


Рис. 4. Ширина базальной пластинки у разных видов рода *Triaenophorus*. 1 — *T. amurensis*; 2 — *T. nodulosus* (из южных водоемов); 3 — *T. nodulosus* (из северных водоемов); 4 — *T. orientalis*; 5 — *T. meridionalis*; 6 — *T. crassus*. По оси абсцисс — число измеренных крючьев; по оси ординат — ширина базальной пластинки (в мк).

Таким образом, анализ приведенных выше данных дает основание сделать вывод о существовании четких видовых морфологических различий между видами рода *Triaenophorus*, касающихся прежде всего формы и величины крючьев сколекса — наиболее важного и характерного систематического признака этой группы цестод.

¹ Следует отметить, что в некоторых случаях при определении видов *Triaenophorus* допускаются ошибки. Так, например, Гридер (Grieder, 1937) описывает *T. nodulosus* из мускулатуры *Coregonus wartmanni*, тогда как из его же рисунков видно, что он имел дело с *T. crassus*. Не подтвердилось также указание В. А. Ройтмана (1964а) о существовании в бассейне р. Амура химерных форм *Triaenophorus*. На ошибки в определении видов *Triaenophorus* указывают и другие авторы (Vik, 1959; Michajlow, 1962).

Внутреннее строение

Кожно-мышечный слой. Ленточные черви представляют собой специализированную группу паразитических организмов. В связи с отсутствием оформленной пищеварительной системы функцию всасывания пищи у них выполняет кутикула, изучение которой вызывает особый интерес исследователей начиная с середины прошлого века до настоящего времени. Первые сведения, касающиеся строения кутикулы *T. nodulosus*, приведены в работе Вагенера (Wagener, 1854). В дальнейшем данные о строении покровов *Triaenophorus* и других цестод встречаются в работах многих авторов (Leuckart, 1886; Sommer u. Landois, 1872; Schifferdecker, 1874; Зорпаф, 1877; Steudener, 1877; Schauinsland, 1885; Blochmann, 1896; Rosen, 1918; Michajlow, 1933, 1934; Grabiec et al., 1962). Из отечественных авторов тонкое строение цестод и трематод в последнее время изучал Е. Д. Логачев (1955). По данным этих авторов, кутикула цестод имеет бесструктурный характер строения. У различных цестод насчитывали от двух до четырех кутикулярных слоев. На поверхности кутикулы расположены многочисленные волоски.

В настоящее время электронномикроскопическим методом исследована кутикула у цестод из отрядов *Caryophyllidea*, *Pseudophyllidea*, *Cyclophyllidea*, *Proteocephallidea* (Read, 1955; Kent, 1957; Rothman, 1959, 1960, 1963, 1968; Threadgold, 1962, 1964, 1965; Rosario, 1962; Siddiqui, 1963; Тимофеев, 1964б; Charles, Braten, 1965; Тимофеев и Куперман, 1967, 1968, 1972). Перечисленные исследователи изучали строение покровов преимущественно у взрослых цестод. Между тем для понимания генезиса поверхностного слоя тела ленточных червей необходимо исследовать его строение на разных фазах развития, что даст возможность уловить изменения покровов паразита в разной среде обитания. В связи с этим совместно с В. А. Тимофеевым нами изучены особенности строения поверхности тела *T. nodulosus* на всех фазах его цикла развития: свободноплавающего корацидия, процеркоида из полости тела циклопа, плероцеркоида из печени рыбы и взрослых червей из кишечника щуки. Кроме того, для сравнения были исследованы покровы тела взрослых *T. crassus* из кишечника щуки. Покровы тела червей изучались светооптическим и электронномикроскопическим методами (Тимофеев и Куперман, 1967, 1968). В гл. 2 описывается строение кутикулы и субкутикулярного слоя лишь взрослых неполовозрелых, половозрелых и дегенерирующих особей *T. nodulosus* и *T. crassus*. Строение поверхности тела корацидия, процеркоида и плероцеркоида *T. nodulosus* рассматривается в главах 5—7.

Тело взрослых особей *Triaenophorus* покрыто кутикулой, на которой располагаются волосообразные придатки, образующие сплошной слой (рис. 5). Длина их достигает 5 мк. По светоопти-

ческим данным, кутикула образована тремя слоями. Наружный слой кутикулы с волосообразными придатками легко отслаивается и иногда полностью отсутствует на срезах. Этот слой хорошо

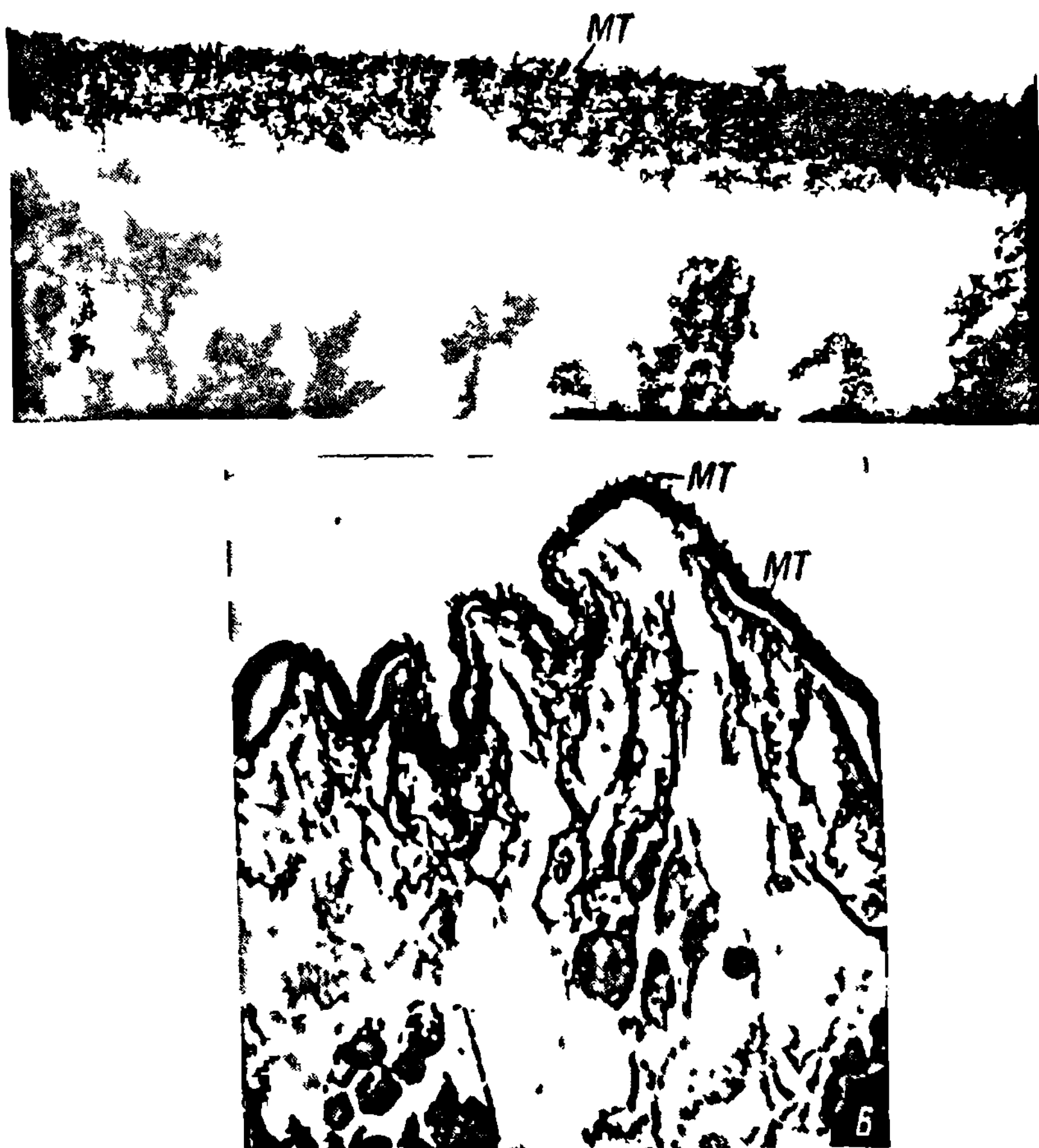


Рис. 5. Поверхность тела взрослых особей *T. orientalis* (на *A* $\times 650$, на *Б* $\times 300$).
 MT — микротрихии.

окрашивается железным гематоксилином. Под наружным слоем лежит поперечно исчерченный слой (слой палочек), и, наконец, нижний гомогенный слой представляет базальную мембрану и плохо окрашивается. Под базальной мембраной расположены продольные и кольцевые мышечные волокна и субкутикулярные клетки. Строение кутикулы и субкутикулярного слоя взрослых

T. nodulosus в основном совпадает с таковым у других представителей отряда *Pseudophyllidea*.

Для электронномикроскопических исследований представители всех фаз развития *T. nodulosus* фиксировались в течение 60 мин. 2% м раствором четырехокси осмия на ацетат-вироновом буфере (pH 7.4), изотоничном для холонокровных животных. Также применялась фиксация 6.5%-м глутаральдегидом на фосфатном буфере (pH 7.2) с добавлением 0.2 М сахарозы в течение 90 мин. с последующей дофиксацией четырехокисью осмия в течение 60 мин. Дегидратация производилась в этиловом спирте возрастающей концентрации от 50° до абсолютного с интервалом в 20°. Закрепление объекта производилось в аралдиг по методике Глауэрт (Glauert a. Glauert, 1958). Ультратонкие срезы контрастировались на сеточках уранилацетатом или моноокисью свинца (Karnowsky, 1961). Электронномикроскопическое исследование производилось в электронном микроскопе JEM-5G при 80 кВ и диаметре апертурной диафрагмы объектива 25 мк. Увеличение на полученных негативах составляет 3000—30 000 (Тимофеев и Куперман, 1968).

Электронномикроскопические исследования существенно уточнили и даже изменили наше представление о кутикуле² цестод. Выяснилось, что поверхность тела *T. nodulosus*, как и других исследованных цестод, покрыта особыми выростами кутикулы — микротрихиями (волосообразные придатки; рис. 6). У *T. nodulosus* в отличие от других цестод микротрихии представлены двумя типами — мелкими и крупными. Как крупные, так и мелкие микротрихии состоят из двух частей — основания (проксимальной части) и более вытянутой бичевидной (дистальной). Строение и размеры микротрихий у взрослых червей соответствуют таковым у плероцеркоидов. Крупные микротрихии имеют мощную проксимальную часть длиной 0.3—0.4, толщиной около 0.25 мк. Снаружи микротрихии покрыты мембраной. На поверхности кутикулы наряду с микротрихиями встречаются пальцеобразные выросты (рис. 6). Сама кутикула, включая микротрихии и пальцеобразные выросты, заполнена многочисленными электроннопрозрачными вакуолями и электронноплотными гранулами (рис. 6). В базальной части кутикулы лежит большое количество митохондрий. Кутикулу отделяет от субкутикулярного слоя базальная пластинка. Соединение кутикулы с субкутикулярными клетками происходит при помощи цитоплазматических мостиков, пронизывающих базальную пластинку.

² В работах многих авторов в последнее время поверхность тела трематод и цестод называют тогументом. Так как в отечественной литературе утвердился термин «кутикула», мы не считаем необходимым пока изменять его, тем более что оба эти термина латинского происхождения имеют почти один и тот же смысл.



Рис. 6. Пальцеобразный вырост на поверхности кутикулы взрослой особи *T. nodulosus*. Электронномикроскоп. фото. $\times 30\ 000$. (По: Тимофеев и Куперман, 1968).

ПВ — пальцеобразный вырост; МТ — микротрихии; КТ — кутикула;
В — вакуоли.

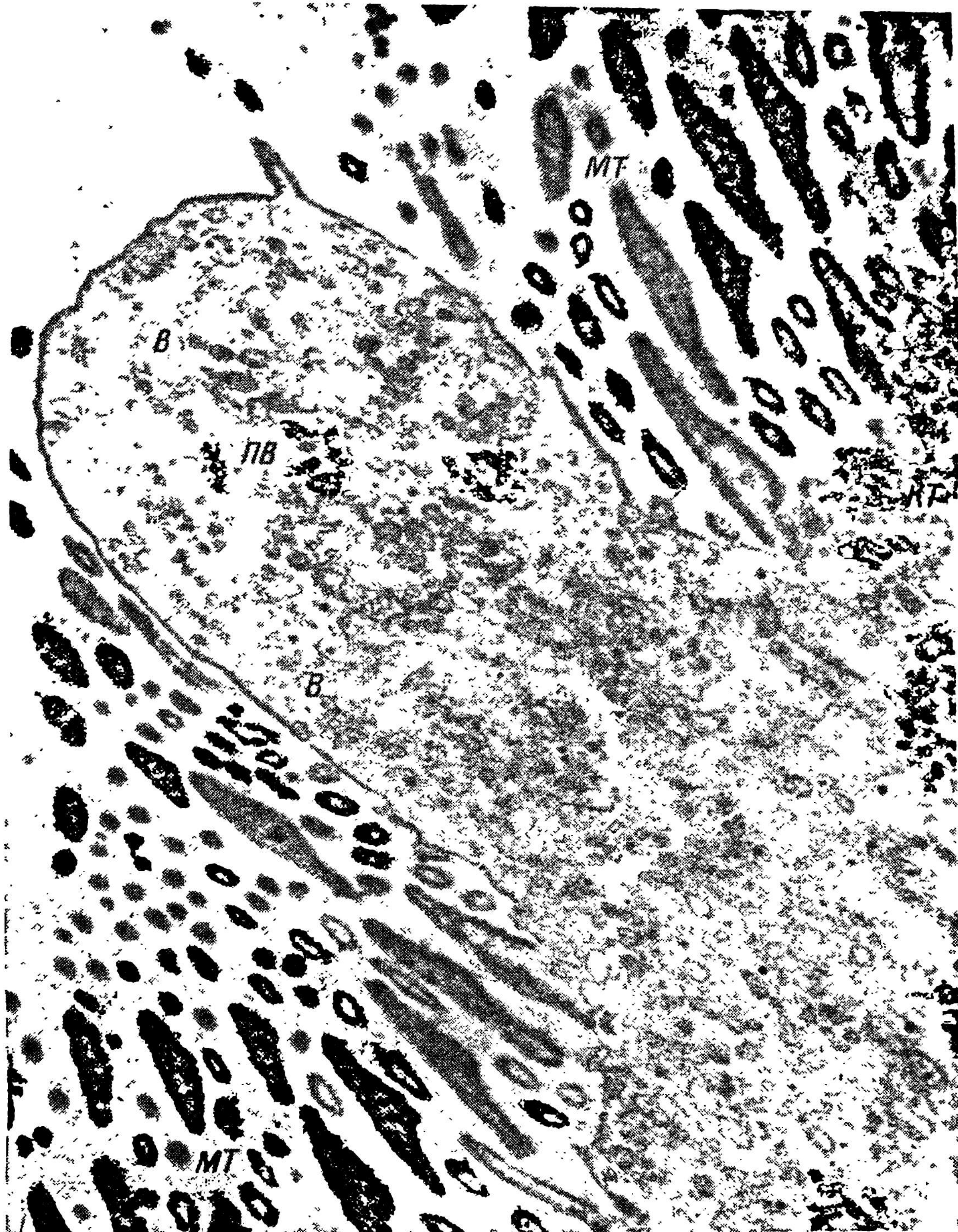


Рис. 6. Пальцеобразный вырост на поверхности кутикулы взрослой особи *T. nodulosus*. Электронномикроскоп. фото. $\times 30\,000$. (По: Тимофеев и Куперман, 1968).

ПВ — пальцеобразный вырост; МТ — микротрихии; КТ — кутикула;
В — вакуоли.

Субкутикулярные клетки содержат в цитоплазме ядро, эндоплазматическую сеть, митохондрии и разные гранулы. Особенно характерно для взрослых червей большое скопление в кутикуле и субкутикуле сильно осмиряющихся липидных гранул диаметром 0.5—5.0 мк. Они прослеживаются в верхних отделах субкутикулярных клеток в базальной пластинке, в толще кутикулы, в ее периферических областях и, наконец, во внешней среде между микротрихиями (рис. 7).

Основным энергетическим материалом цестод служит гликоген. В результате ряда его превращений ленточные черви получают энергию и выделяют как продукт экскреции некоторые жирные кислоты в виде гранул, так как не могут использовать их в условиях анаэробного образа жизни. Липидные гранулы, по-видимому, способны мигрировать и выводятся через кутикулу червей, что мы и видим на фотографиях (рис. 8; Тимофеев, 1967).

Исследование неполовозрелых и половозрелых особей *T. nodulosus* показало, что их покровы тела имеют одинаковое строение. Для сравнения нами была изучена взрослая неполовозрелая особь *T. crassus*. Обнаружилось, что строение ее кутикулы и субкутикулярного слоя полностью совпадает с таковым у взрослых *T. nodulosus*. При голодании щуки в аквариуме в течение 21 дня черви, находящиеся в ее кишечнике, подвергаются общей дегенерации, покровы тела их отслаиваются. На фотографиях обнаруживаются только глубже лежащие слои.

Наличие микротрихий и пальцеобразных выростов на кутикуле цестод сильно увеличивает их поверхность всасывания. Дополнительные образования, увеличивающие поверхность всасывания, характерны не только для цестод, но и для многих других паразитических организмов, у которых отсутствует морфологически оформленная пищеварительная система.

Увеличение поверхности абсорбции наблюдается также и в эпителиальных клетках кишечника животных и человека за счет микроворсинок, образующих щеточную кайму. Однако значение микроворсинок не ограничивается увеличением поверхности всасывания. Микроворсинки кишечного эпителия сильно увеличивают также активную поверхность кишечника и придают ей свойства пористого катализатора. Исходя из этого А. М. Уголев (1963) выдвинул теорию пристеночного пищеварения. Сущность теории заключается в том, что наряду с полостным и внутриклеточным пищеварением существует пристеночное пищеварение, с которым непосредственно связаны выработка продуктов всасывания и сам процесс всасывания. Первичное расщепление пищи осуществляется в полости кишечника, дальнейшее расщепление и завершение этого процесса — в зоне пристеночного пищеварения (т. е. в зоне щеточной каймы), здесь же происходит всасывание. Таким образом, «пристеночное пищеварение — это пищеварение

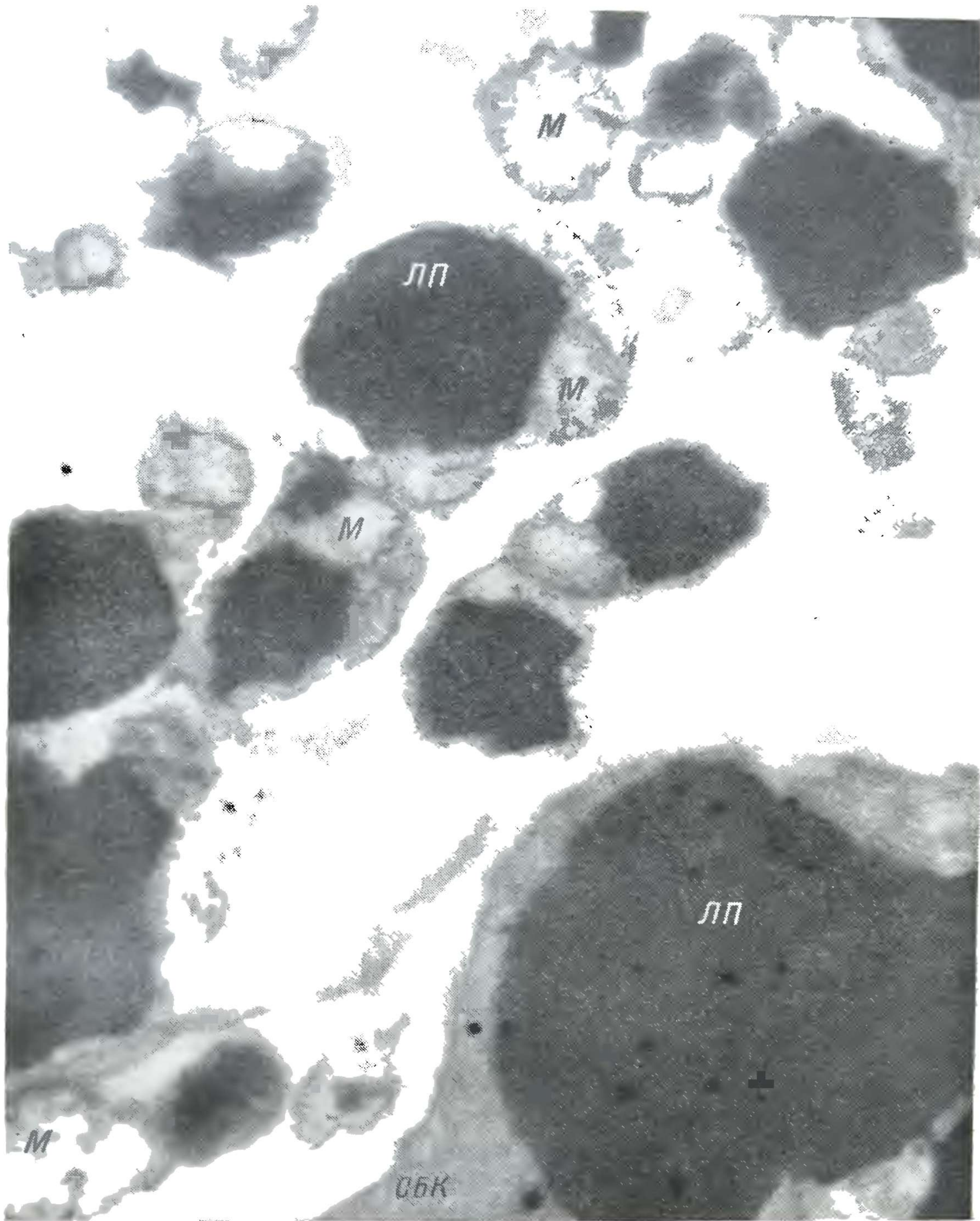


Рис. 7. Липидные гранулы и митохондрии в цитоплазме взрослой особи *T. nodulosus*. Электронномикроскоп. фото. $\times 15\,000$. (По: Тимофеев и Куперман, 1968).

ЛП — липидная гранула; М — митохондрии; СБК — субкутикулярные клетки.

на поверхности кишечной стенки, которая представляет собой своеобразный живой пористый катализатор, в котором роль активных центров выполняют ферменты на внешней стороне мембраны» (Уголев, 1963). Пристеночное пищеварение, по мнению

А. М. Уголева, распространено чрезвычайно широко среди высших животных.

Наличие некоторого внешнего сходства между микроворсинками кишечного эпителия позвоночных и микротрихиями на поверхности тела цестод делает весьма привлекательным предположение о существовании пристеночного пищеварения не только у хозяев, но и у их паразитов. Этот вопрос требует дальнейшей разработки и экспериментальной проверки.

Микротрихии у цестод рассматриваются как образования, обеспечивающие всасывание пищи и увеличивающие поверхность всасывания (Read, 1955; Тимофеев, 1964, 1966, 1970; Ти-

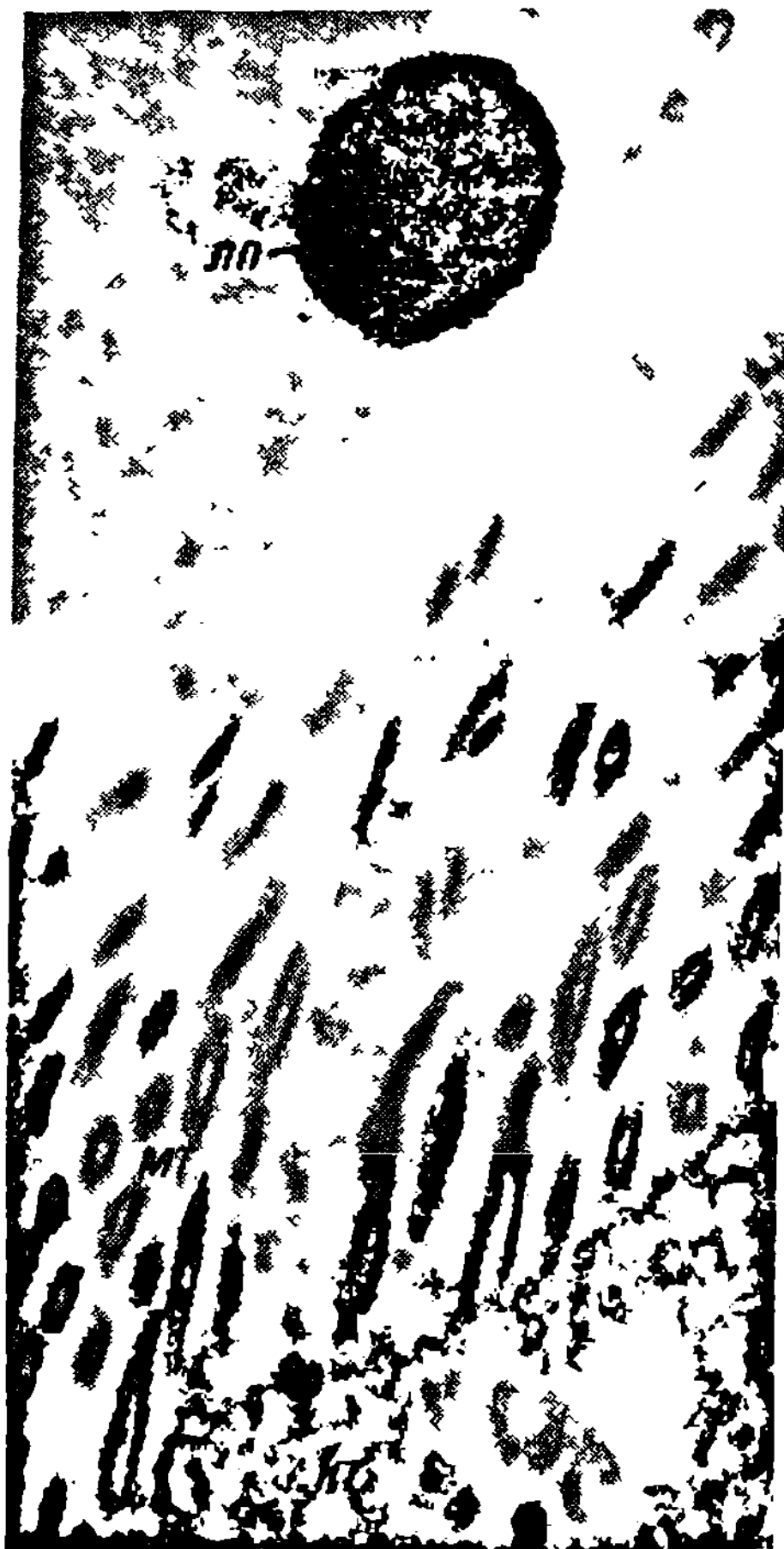


Рис. 8. Липидные гранулы во внешней среде, окружающей половозрелую особь *T. nodulosus*. Электронномикроскоп. фото. $\times 25\,000$. (По: Тимофеев, 1967).

КТ — кутикула; МТ — микротрихии; ЛП — липидная гранула.

мофеев и Куперман, 1967, 1968; Rothman, 1968). Считают, что кутикула играет активную роль в транспорте питательных веществ. Поступление веществ в кутикулу представляется следующим образом. Пищевые вещества через микротрихии поступают в вакуоли кутикулы, затем эти вакуоли мигрируют через ее толщу, попадают в субкутикулярные клетки, а оттуда в паренхиму, где откладывается основной энергетический материал цестод — гликоген.

Присутствие кислой и щелочной фосфатаз в кутикуле цестод связывается с активным транспортом питательных веществ через нее.

Паренхима у *Triaenophorus*, как и у других плоских червей, пространство между кожно-мышечным слоем и внутренними органами заполнено паренхиматозной тканью, состоящей в основном из недифференцированных клеточных элементов. В паренхиме различается кортикальный и медуллярный слой. Наружный кортикальный слой паренхимы более плотный, в нем расположены желточные железы. Медуллярная паренхима довольно рыхлая, она заполняет промежутки между семенниками, яичниками, половыми протоками, стволами нервной системы и сетью выделительной системы. В паренхиме процеркоидов, плероцеркоидов и взрослых червей *Triaenophorus* встречаются в большом количестве известковые тельца. Большинство их локализуется в кортикальной паренхиме.

Генезис и строение известковых телец на примере *Schistocephalus pungitti* детально изучены электронномикроскопическим методом В. А. Тимофеевым (1964а). Он показал, что образование известковых телец происходит в электронносветлых клетках субкутикулярного слоя. Известковые тельца образуются на всех паразитических фазах *Triaenophorus* (процеркоид, плероцеркоид и взрослые особи). Относительно функции известковых телец у цестод предполагается, что они, с одной стороны, играют роль своеобразной выделительно-буферной системы, в которой накапливаются как продукты экскреции минеральные соли, и, с другой — служат для нейтрализации вредного действия кислой среды желудка хозяина при миграции через него личинок цестод (Тимофеев, 1964а; Дубинина, 1966).

Паренхимная мускулатура *Triaenophorus*, как и других ленточных червей, представлена продольными и поперечными мышечными волокнами, образующими пучки, и дорсо-вентральными волокнами.

Выделительная система червей *Triaenophorus* изучена недостаточно. Она состоит из протонефридиев, образованных концевыми клетками с мерцательным пламенем и системой протоков, открывающихся наружу.

Подробнее другую выделительную систему взрослых *T. nodulosus* описал Пинтнер (Pintner, 1881). По его данным, идущие от протонефридиев капилляры впадают в более крупные сосуды, которые сливаются в основные каналы. Выделительная система представлена 10 продольными каналами, из которых два срединных, шесть боковых и два краевых (рис. 9). Краевые и боковые каналы дают многочисленные ответвления, образуя сложную сеть выделительной системы. Из трех боковых каналов, проходящих в каждой половине стробилы, один канал, лежащий ближе к поверхности тела, толще других. Между всеми каналами имеются

многочисленные поперечные анастомозы. Интересной особенностью выделительной системы *T. nodulosus*, отличающей ее от многих цестод, является наличие в головной и шейной части червя большого числа поперечных выводных протоков, которые не образуют выделительных пузырей или сократительных пузырьков, а, пронизывая кутикулу, открываются наружу только порами.

Нервная система червей *Triaenophorus* изучена мало. Некоторые сведения о ее строении у *T. nodulosus* встречаются в работах Штейденера (Steudener, 1877) и Чокке (Zschokke, 1884). Нервная

система *Triaenophorus* представлена двумя главными боковыми стволами, которые лежат между каналами выделительной системы и тянутся через все тело червя. В сколке около ботрии они образуют два ганглия, соединенных между собой комиссу-

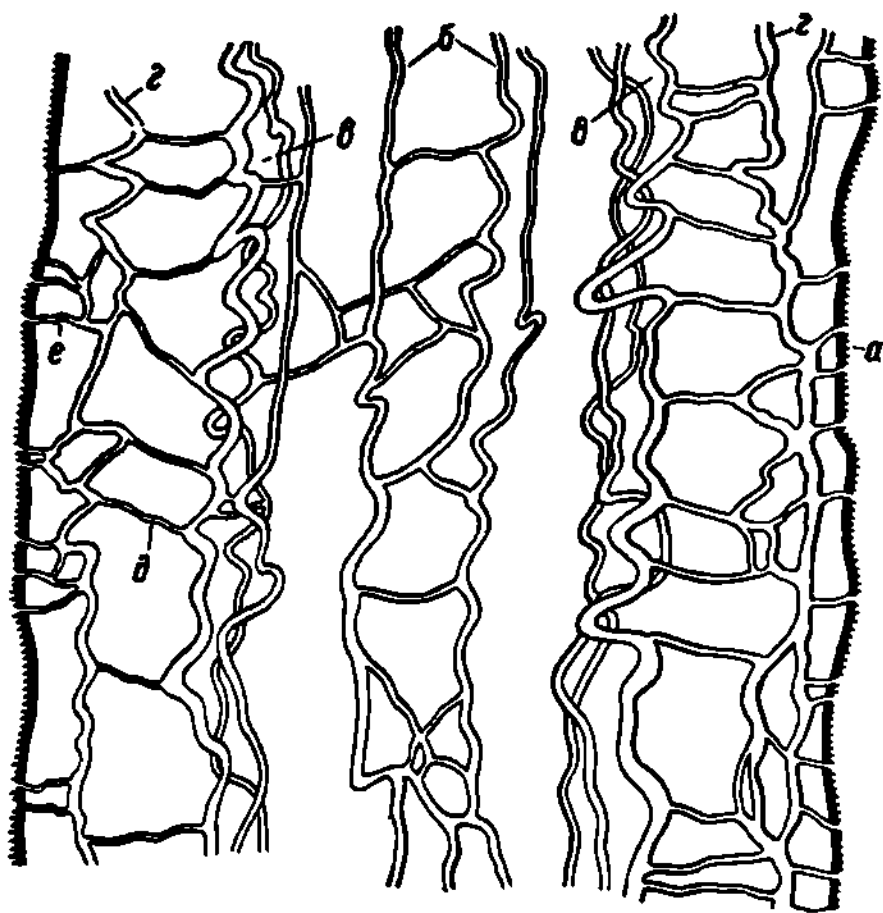


Рис. 9. Сеть выделительных сосудов взрослой особи *T. nodulosus*. (По: Pintner, 1881).

а — покровы с волосовидными придатками; б — два срединных сосуда; в — шесть боковых сосудов; г — два крайних сосуда; д — поперечные анастомозы; е — выводные протоки.

рой. В переднем конце тела нервные стволы гораздо толще, чем в заднем. От нервных стволов отходят боковые нервы, которые могут давать многочисленные ответвления. Кроме двух главных нервных стволов, от головных ганглиев отходят более тонкие нервные стволы.

Половая система у всех видов рода *Triaenophorus* построена по единому типу. Несмотря на отсутствие наружного расчленения, у этих червей улавливается четкая внутренняя метамерия за счет многочисленных половых комплексов, которые открываются по краям стробилы. Строение половой системы у видов *Triaenophorus* весьма сходно, имеются лишь некоторые различия в форме внутреннего семенного пузырька. Гермафродитная половая система у *Triaenophorus* во многом сходна с таковой у других представителей *Pseudophyllidea*.

Сведения о строении половой системы видов *Triaenophorus* немногочисленны. Наиболее полное описание половой системы *T. nodulosus* для своего времени приводят Зограф (1877) и Штейденер (Steudener, 1877). В последнее время данные о половой системе *Triaenophorus* встречаются в работах канадских исследователей (Hjortland, 1928; Newton, 1932; Miller, 1945c).

При описании половой системы у *Triaenophorus*, как и у некоторых других цестод (ремнецы; Дубинина, 1966), отмечено сильное варьирование размеров половых органов, что связано со степенью зрелости паразита и функциональным состоянием половых желез. В связи с этим размеры половых органов имеют весьма относительное значение для систематики. Тем не менее мы приводим их для сравнения с данными других авторов.

Расположение половых пор у видов *Triaenophorus* не различается. Отверстие матки располагается всегда ближе к средней продольной линии тела червя, отверстия цирруса и вагины открываются всегда на краях стробилы, неправильно чередуясь в разных половых комплексах. Отверстия цирруса и вагины сближены между собой.

Мужская половая система *Triaenophorus* представлена семенниками, семяпроводящими путями и копулятивным аппаратом. Семенники (testes) имеют округлую и овальную форму. Форма их может заметно изменяться при сжатии другими органами, особенно в задней части стробилы. У половозрелых червей число их очень велико, они расположены в медуллярной паренхиме по всей длине стробилы. Размеры семенников колеблются в следующих пределах: у *T. nodulosus* из бассейна р. Амура $88-110 \times 77-80$, из Рыбинского водохранилища $88-132 \times 88-99$ мк. По данным Миллера (Miller, 1945c), диаметр семенников *T. nodulosus* 57×88 , *T. crassus* 64×77 , *T. stizostedionis* 62×114 мк.

Полностью сформированные семенники представляют собой фолликулы с тонкой оболочкой, содержащие пучки сперматозоидов в виде гроздьев. Семенные каналцы, отходящие от семенников, наблюдать не удастся. Эти каналцы соединяются в более крупные семявыносящие протоки (vasa efferentia), которые сливаются затем в семяпровод (vas deferens). Семяпровод причудливо изгибается, образуя клубок, и занимает центральную часть медуллярной паренхимы. Его изгибы хорошо видны на срезах. От центральной части стробилы семяпровод направляется к краю стробилы. Его изгибы становятся меньше перед впадением в сумку цирруса. В последнем семяпровод расширяется, принимая форму внутреннего семенного пузырька.

Внутренний семенной пузырек (vesicula seminalis interna) у разных видов *Triaenophorus* заметно различается по форме: у *T. nodulosus* он большой, овальный, у *T. crassus* — маленький, сферический и у *T. stizostedionis*, по данным Миллера (1945c), он имеет цилиндрическую форму, т. е. длина его в два раза больше ширины. Максимальные размеры внутреннего семенного пузырька в зрелых половых комплексах отражены в табл. 13.

Стенка внутреннего семенного пузырька толстая, мускулистая. Из внутреннего семенного пузырька выходит циррус. Проксимальный конец его сужается и имеет один или два завитка, затем расширяется, с тем чтобы вновь сузиться у наружного отверстия.

Т а б л и ц а 13

Максимальные размеры внутреннего семенного пузырька
у видов рода *Trienophorus* из разных водоемов
(в мкм)

Вид	Водоем	Длина	Ширина
<i>T. nodulosus</i>	Оз. Байкал	330	300
	Рыбинское водохранилище	440	385
	Водоемы Канады *	400	282
<i>T. amurensis</i>	Бассейн р. Амура	550	385
<i>T. stizostedionis</i>	Водоемы Канады	264	88
<i>T. crassus</i>	» »	158	158
<i>T. orientalis</i>	Рыбинское водохранилище	330	275
	Бассейн р. Амура	275	210

* По данным Миллера (Miller, 1945c).

Циррус может довольно сильно выворачиваться. По середине цирруса проходит семяизвергательный канал (ductus ejaculatorius), представляющий непосредственное продолжение семяпровода (рис. 10). Стенки цирруса укреплены продольными мышечными волокнами.

Сумка цирруса (bursa cirri) плотно прилегает к циррусу в виде чехла, располагаясь поперек стробилы от ее середины к краю. В стенке сумки цирруса имеются слои продольных и кольцевых мышечных волокон. В участках стробилы, где матка переполнена яйцами, сумка цирруса, как правило, изогнута. Сравнительные размеры сумки цирруса в зрелых частях стробилы видов *Trienophorus* приводятся в табл. 14.

Т а б л и ц а 14

Длина сумки цирруса у видов рода *Trienophorus*

Вид	Водоем	Длина (в мкм)	Процент от ширины стробилы
<i>T. nodulosus</i>	Оз. Байкал	1155—1350	46—54
	Рыбинское водохранилище	1200—1485	30—35
	Водоемы Канады *	739—968	47—66
<i>T. amurensis</i>	Бассейн р. Амура	1320—1650	26—33
<i>T. stizostedionis</i>	Водоемы Канады *	433—704	32—37
<i>T. crassus</i>	» »	584—739	40—47
<i>T. orientalis</i>	Рыбинское водохранилище	1100—1320	22—26
	Бассейн р. Амура	990—1200	20—22

* По данным Миллера (Miller, 1945c).

Женская половая система *Triaenophorus* представлена яичниками — по одному в половом комплексе, большим числом желточников, дополнительными железами и рядом протоков, служащих для выведения, приема и сохранения продуктов

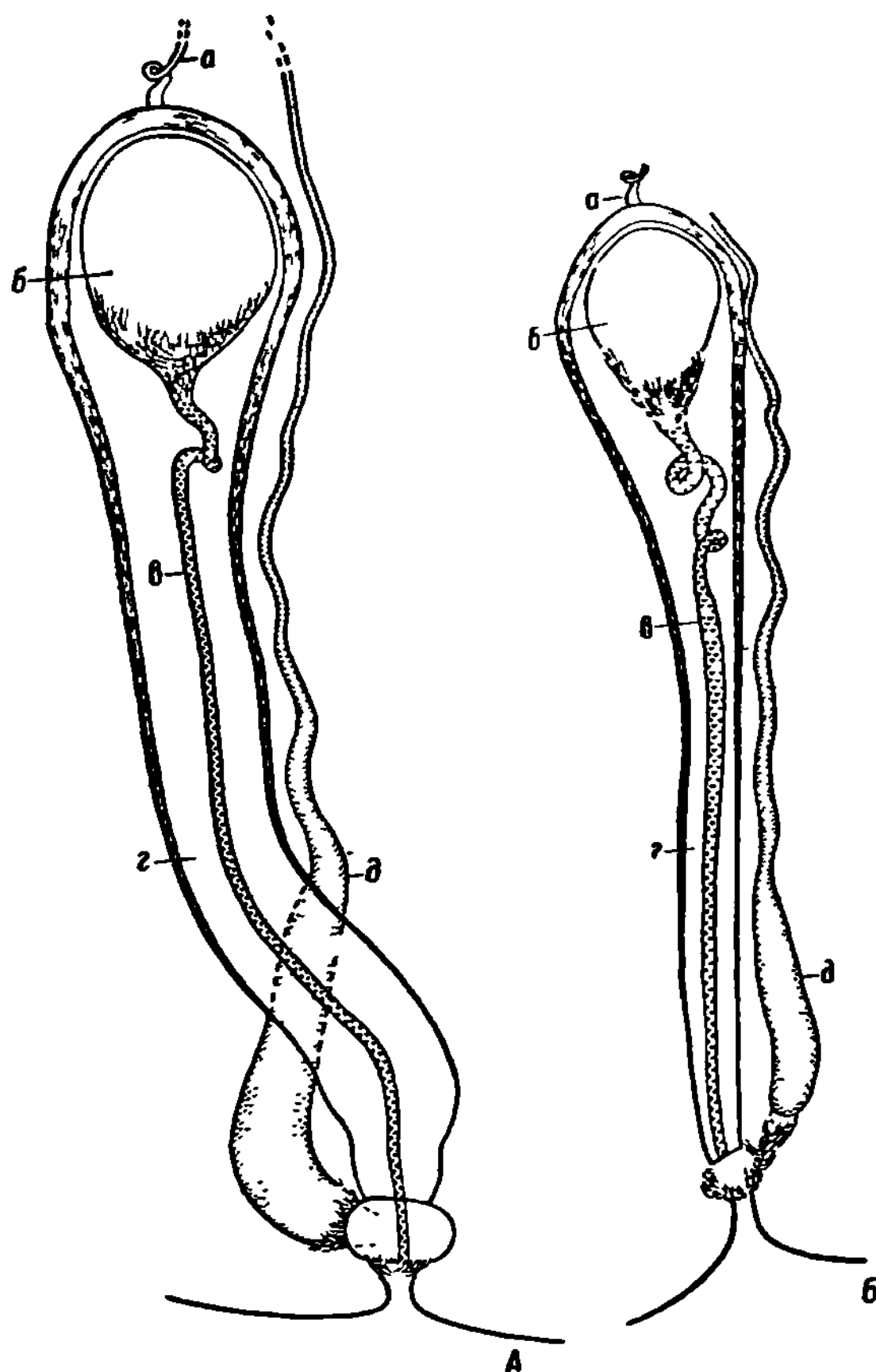


Рис. 10. Строение дистальной части половой системы у *T. nodulosus* (А) и *T. crassus* (Б).

а — семяпровод; б — внутренний семенной пузырек;
в — семяизвергательный канал; г — сумка цитруса;
д — влагалищный проток.

желез и яиц. Яичник (ovarium) у *Triaenophorus*, как и у многих других цестод, двулопастной, лопасти его несимметричны и соединены узким перешейком (табл. 15). Яичник располагается в медуллярной паренхиме медиально или несколько смещен от средней продольной линии на одну из боковых сторон полового комплекса (рис. 11, 12). Яичник содержит развивающиеся яице-

Т а б л и ц а 15

Длина яичника у видов рода *Triacnophorus*
(в мкм)

Вид	Водоем	Длина
<i>T. nodulosus</i>	Оз. Байкал	660
	Рыбинское водохранилище	660—770
<i>T. amurensis</i>	Водоемы Канады *	202—338
<i>T. stizostedionis</i>	Бассейн р. Амура	770—1050
<i>T. crassus</i>	Водоемы Канады *	317—387
	» »	387—440
	Рыбинское водохранилище	660—770
<i>T. orientalis</i>	Бассейн р. Амура	880—1100

* По данным Миллера (Miller, 1945с).

клетки, которые после созревания поступают в яйцевод. Форма и величина яичника меняется в зависимости от степени зрелости червей.

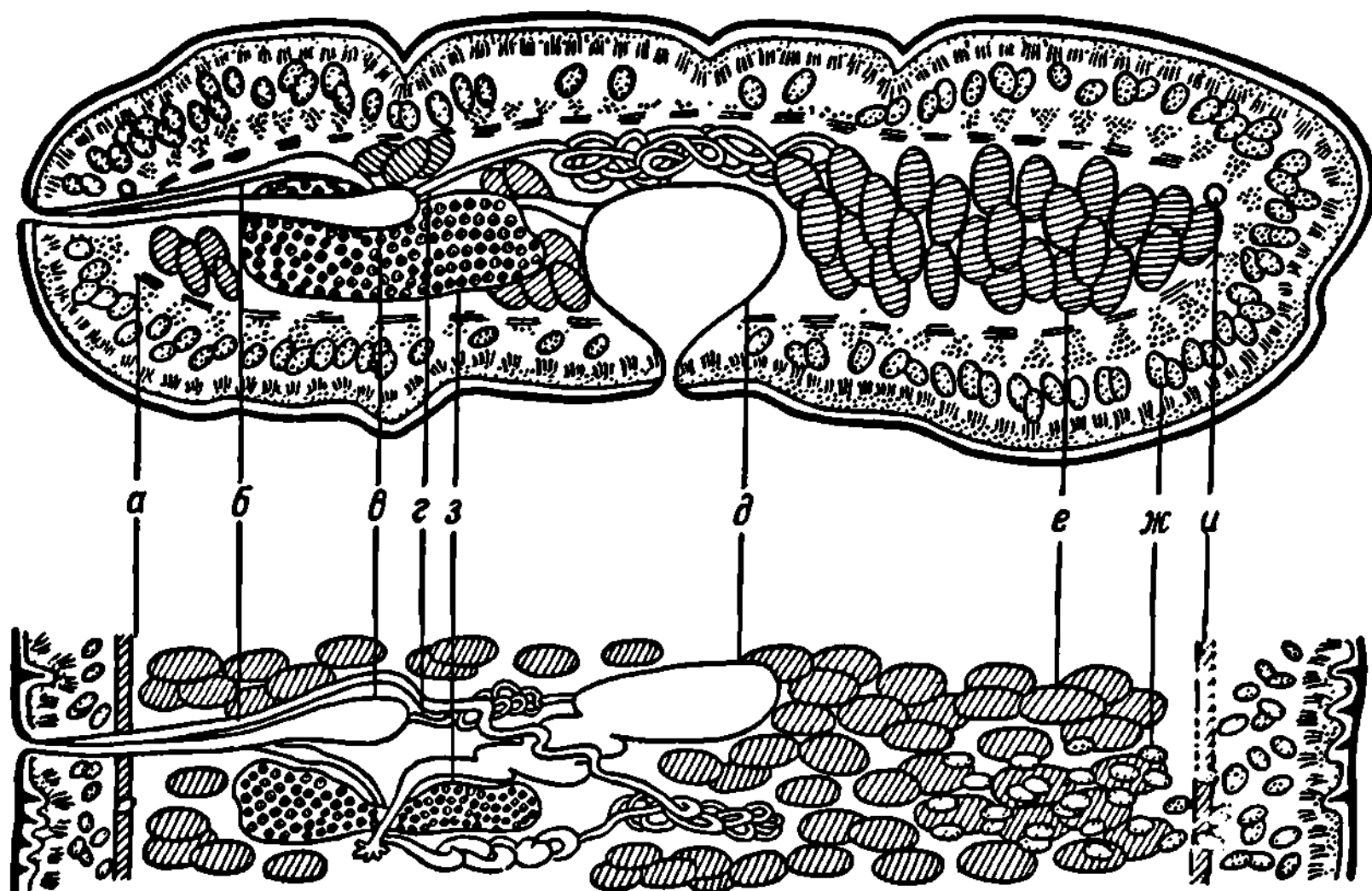


Рис. 11. Поперечный и продольный срезы половозрелой части стробилы *T. nodulosus*. (По: Newton, 1932).

а — продольные мышцы; б — влагалищный проток; в — сумка цирруса; г — семяпровод; д — матка; е — семенники; ж — желточники; з — яичник; и — нервный ствол.

От медиальной части яичника отходит яйцевод, начинающийся расширением в виде воронки, именуемым «овикапт» (ovicart).

Последний служит для захватывания из яичника и проталкивания в яйцевод зрелых яйцеклеток. Собственно яйцевод (oviductus) представляет собой узкую волнообразно изогнутую трубку. Около воронки в яйцевод впадает небольшой проток семеприемника, несколько далее после первого изгиба — проток желточного резервуара. На этом же участке яйцевод окружают клетки железы Мелиса. М. Н. Дубинина (1966) рассматривает указанную часть яйцевода у ремпецов по ее функциональному значению как оотип. После впадения протока желточного резервуара яйцевод делает до 10 изгибов и впадает в матку.

Желточники (vitellaria) у *Triaenophorus* представлены многочисленными мелкими фолликулами, расположенными в кортикальной паренхиме по всей длине стробилы. От желточных фолликулов отходят трудноразличимые мелкие желточные протоки. В медуллярной паренхиме они соединяются в более крупные про-

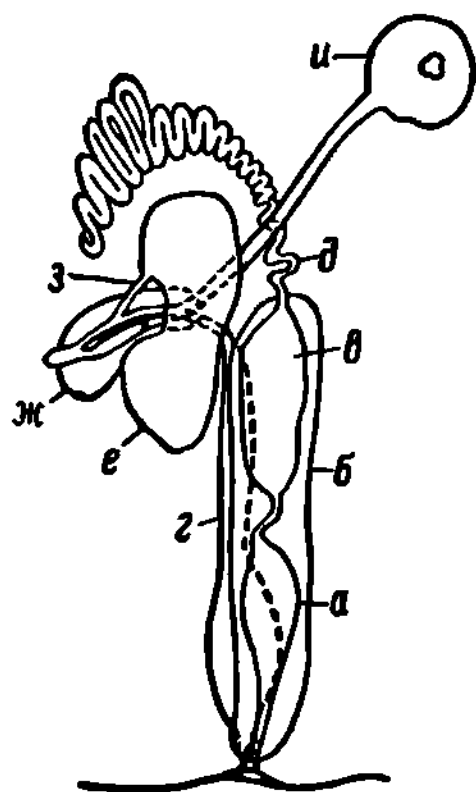


Рис. 12. Схема строения половой системы *T. stizostedionis*. (По: Miller, 1945с).

а — циррус; б — сумка цирруса; в — внутренний семенной пузырек; г — влагалище; д — семяпровод; е — яичник; ж — железы Мелиса; з — яйцевод; и — матка.

токи, которые сливаются в один общий канал, расширяющийся в желточный резервуар. Железа Мелиса (glanda Mehlisi) представляет собой слой железистых клеток, окружающих яйцевод у места впадения в него протока желточного резервуара. Функция желез Мелиса до конца еще не выяснена. Многие авторы склонны рассматривать функцию железы не в образовании скорлуповой оболочки яиц, а в том, что ее секрет способствует процессу формирования яиц и скорлуповой оболочки (Smyth, 1956; Дубинина, 1966).

Влагалищный проток (vagina) открывается на краю стробилы рядом с отверстием цирруса в общем углублении, напоминающем половую клоаку других цестод. Отверстие вагины ведет в узкий канал, который переходит в широкую пузыревидную капсулу. Далее расширенная часть вагины сужается и направляется в виде узкой трубки к середине стробилы, сначала параллельно сумке цирруса, иногда пересекая его, достигает середины яичника, резко поворачивает, образуя прямой угол, скрывается под яичником и впадает в яйцевод. Перед впадением в яйцевод вагина незначительно расширяется, образуя семеприемник (receptaculum seminis), который небольшим протоком соединяется с яйцеводом.

Матка (uterus) вначале имеет форму слабо извитой трубки. По мере разрастания она становится мешковидной и толстостен-

ной, занимая среднюю часть медуллярной паренхимы. Матка, наполненная яйцами, сдавливает и вытесняет другие органы. Отверстие матки обычно расположено на срединной линии тела червя или несколько смещено. В зрелых частях стробилы, где матка набита яйцами, стенка ее сильно растягивается и утончается.

Глава 3

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ *TRIAENOPHORUS*

Цикл развития ленточных червей рода *Triaenophorus* сложный и протекает со сменой двух промежуточных и окончательного хозяев, обитающих в водной среде. В кишечнике окончательного хозяина паразитирует гермафродитное половозрелое поколение. Весной половозрелые черви покидают кишечник щуки и попадают во внешнюю среду. В яйцах червей развиваются ресничные личинки — корацидии. Плавающих в воде корацидиев заглатывают веслоногие рачки — первые промежуточные хозяева. В полости их тела развиваются паразитические личинки — процеркоиды. Зараженных циклопов поедают многие виды рыб — вторые промежуточные хозяева, во внутренних органах (чаще печени) и мускулатуре которых развивается следующая личиночная фаза — плероцеркоид. При заглатывании таких рыб щукой в ее кишечнике из плероцеркоидов развиваются взрослые черви.

Жизненный цикл всех представителей рода *Triaenophorus* во многом сходен. На ранних свободных фазах развития (яйцо, корацидий) у всех представителей *Triaenophorus* существенных различий не наблюдается. На первой паразитической фазе жизненного цикла процеркоиды разных видов *Triaenophorus* также не обнаруживают заметных морфологических различий. Развитие процеркоидов протекает в полости тела веслоногих рачков (*Cyclopoidea* и *Calanoida*), причем процеркоиды видов *Triaenophorus* не обнаруживают узкой специфичности к первым промежуточным хозяевам и могут развиваться в одних и тех же видах *Copepoda*.

На следующей личиночной фазе жизненного цикла — фазе плероцеркоида, протекающей во внутренних органах тела и мускулатуре разных видов рыб, наблюдаются наиболее существенные различия в морфологии различных представителей рода *Triaenophorus*. На фазе плероцеркоида происходит закладка и формирование прикрепительного аппарата, наиболее важного и характерного систематического признака этих цестод. Сколекс и крючья видов *Triaenophorus*, полностью сформированные на фазе плероцеркоида, сохраняют величину и форму на взрослой фазе развития.

Морфологические различия отдельных видов *Triaenophorus* касаются прежде всего величины и формы крючьев и сколекса. Наряду с морфологическими на этой фазе развития наблюдаются значительные различия в круге вторых промежуточных хозяев у каждого вида *Triaenophorus*. Так, *T. crassus* приурочен в основном к представителям семейства лососевых рыб (сем. Salmonidae) и реже встречается у представителей семейства корюшковых (сем. Osmeridae) и хариусовых (сем. Thymallidae). Близкие к нему *T. meridionalis* паразитируют в бычках (сем. Gobiidae) и щуке (*Esox lucius*), *T. orientalis* — в ротане-головешке (сем. Eleotridae) и амурской щуке (*Esox reicherti*). Три указанных вида *Triaenophorus* на фазе плероцеркоида локализуются в большинстве случаев в мускулатуре. Североамериканский вид *T. stizostedionis* встречается в органах полости тела нескольких представителей семейств *Percidae* и *Percopsidae*. Плероцеркоиды *T. amurensis* паразитируют в органах полости тела представителей одного семейства карповых рыб (Cyprinidae). Наконец, *T. nodulosus*, имеющий наиболее широкий круг вторых промежуточных хозяев, встречается обычно в некарповых рыбах из 17 семейств (*Percidae*, *Gadidae*, *Esocidae*, *Salmonidae*, *Osmeridae*, *Thymallidae*, *Cottidae* и др.). Приуроченность *T. nodulosus* к развитию в некарповых рыбах и *T. amurensis* — в карповых подтверждается серией экспериментов по перекрестному заражению этих рыб, проведенных нами. Плероцеркоиды *T. nodulosus*, *T. amurensis* и *T. stizostedionis* в отличие от *T. crassus*, *T. meridionalis* и *T. orientalis* локализуются только во внутренних органах полости тела.

На взрослой фазе развития *Triaenophorus* происходит интенсивный рост стробилы, закладка и полное формирование половой системы и созревание яиц. Строение половой системы у всех видов *Triaenophorus* весьма сходно. Имеются лишь некоторые различия в форме и величине внутреннего семенного пузырька у отдельных видов *Triaenophorus*. Окончательным хозяином пяти видов *Triaenophorus* служат щуки (род *Esox*), в кишечнике которых они паразитируют на взрослой фазе. Лишь один вид — *T. stizostedionis* — встречается в далекой от щуки по систематическому положению, но близкой по экологии окуневой щуке *Stizostedion vitreum* (сем. *Percidae*) из водоемов Северной Америки. Характерно, что ареал всех видов *Triaenophorus* ограничен распространением их окончательных хозяев — щук (род *Esox*) и за пределами их ареала эти цестоды не встречаются, включая и *T. stizostedionis*.

Изучение жизненного цикла разных видов *Triaenophorus* производилось путем экспериментального и полевого исследований. В условиях эксперимента был воспроизведен цикл развития *Triaenophorus* от фазы яйца до фазы плероцеркоида включительно. Половозрелые черви для эксперимента добывались из кишечника окончательного хозяина — щуки. Из них были получены зрелые яйца. Для выяснения влияния разных экологических факторов

(температура, свет, давление и др.) на развитие зародыша в яйце были произведены многочисленные опыты в условиях лаборатории.

Строение корацидиев, вылупившихся из яиц, изучали главным образом на живых объектах с помощью фазово-контрастного устройства и темнопольного конденсора, а также на электронном микроскопе. Корацидии использовались для опытов по массовому заражению веслоногих рачков — потенциальных первых промежуточных хозяев *Triaenophorus*. Зараженных циклопов просматривали регулярно в капле воды под малым увеличением микроскопа. Таким путем устанавливали степень заражения, сроки развития, величину процеркоидов и др. Циклопы с полностью сформированными процеркоидами были использованы для опытов по заражению рыб — вторых промежуточных хозяев *Triaenophorus*. Для проверки предположения о глубокой приспособленности *T. nodulosus* и *T. amurensis* к обособленным группам вторых промежуточных хозяев, выяснения, насколько далеко зашла эта адаптация, нами проведена серия экспериментов по перекрестному заражению *T. nodulosus* амурских рыб и *T. amurensis* европейских рыб.

Изучение процессов формирования и сроков развития плероцеркоидов *Triaenophorus* производилось как в полевых условиях, так и в эксперименте. Так, для установления сроков и характера формирования органов прикрепления у плероцеркоидов *T. nodulosus* было проведено специальное исследование молоди окуней из Рыбинского водохранилища. В этом же водоеме изучалось влияние *T. nodulosus* на молодь окуней. Для изучения динамики сезонной встречаемости, роста и полового созревания взрослых червей *Triaenophorus* в окончательном хозяине в течение годичного цикла проведены ежемесячные исследования щук из Рыбинского водохранилища в период с февраля 1965 по январь 1967 г.

Таким образом, для изучения жизненного цикла *Triaenophorus* производилось наблюдение над эмбриональным развитием яиц, экспериментальное заражение хозяев, выяснялись морфологические различия между разными видами на каждой фазе развития, был уточнен видовой состав промежуточных хозяев изучаемых паразитов в разных географических зонах как в природе, так и в лабораторных условиях, изучались влияние экологических факторов на развитие паразитов и взаимоотношение между паразитом и хозяином. Полученные данные использовались для уточнения видового состава рода *Triaenophorus*. И, наконец, важное дополнение к изучению цикла развития *Triaenophorus* — электронно-микроскопическая часть исследования, выполненная совместно с В. А. Тимофеевым. На обширном экспериментально полученном материале нами впервые исследовано ультратонкое строение покровов одного вида ленточных червей (*T. nodulosus*) на всех фазах его жизненного цикла.

Глава 4

ФАЗА ЯЙЦА

Эмбриональное развитие яиц и формирование в них корацидия

Эмбриональное развитие яиц червей рода *Triaenophorus* в природных условиях происходит в прибрежной зоне пресных и солоноватых водоемов. Яйца у изучаемых червей по форме и величине сходны с таковыми у других представителей отряда *Pseudophyllidea*. Из половозрелых стробил *Triaenophorus*, извлеченных из кишечника щуки, при помещении их в воду выпадает огромное количество яиц. Один половозрелый червь *Triaenophorus* может продуцировать до 1 750 000 яиц (Miller, 1952).

Зрелые яйца для опытов были получены из взрослых особей *T. nodulosus*, *T. amurensis*, *T. crassus*, *T. orientalis* и *T. meridionalis* в период с января по июнь (Ладожское оз., Рыбинское водохранилище), в мае — в бассейне р. Амура, в апреле и ноябре — из дельты р. Волги и лиманов Азовского моря. При помещении половозрелых червей в кристаллизатор с холодной водой яйца в большинстве случаев высыпались из матки при прикосновении стробилы к стенке сосудов. Тщательно промытые яйца помещали в мелкие кристаллизаторы с колодезной или водопроводной водой и ежедневно просматривали под микроскопом, отмечая отдельные стадии развития зародыша в яйце. Влияние разных экологических условий на сроки развития зародыша в яйце изучалось при различных температурах (5—7, 9—12, 13—17, 17—20, 20—22, 23—24 и 25—26°), в разных световых условиях (в темноте и при свете), а также при давлении столбика воды в 1.5, 3.0, 5.0, 10.0 и 25.0 см. Поддержание нормального кислородного режима было обеспечено ежедневной сменой воды в кристаллизаторах. Исследования по развитию яиц проводились в полевых условиях и преимущественно в условиях лаборатории с использованием термостатов. Всего проведено 270 опытов по развитию яиц червей рода *Triaenophorus* из Ладожского, Можайского и Чудского озер, Рыбинского водохранилища, лиманов Азовского моря и бассейна р. Амура.

Форма яиц этих паразитов овальная, иногда шаровидная, один из концов несколько заострен, другой — тупой. На заостренном конце имеется крышечка, на тупом — небольшое утолщение. Яйцо заключено в скорлуповую оболочку, внутри которой лежит масса желточных клеток, окружающих одну яйцевую клетку. Размеры яиц видов *Triaenophorus* из разных точек их ареала приведены в табл. 16. Как видно из табл. 16, средняя величина яиц *T. nodulosus* и *T. crassus* из Рыбинского водохранилища заметно превышает размеры яиц у тех же видов из некоторых водоемов

Т а б л и ц а 16

Размеры яиц у видов рода *Triacnophorus* из разных водоемов (в мк)

Водоем	Количество измеренных яиц	Пределы длины	Средняя длина	Пределы ширины	Средняя ширина
СССР (наши данные):					
<i>T. amurensis</i>					
Бассейн р. Амура	55	44—64	54.0±0.6	33—44	38.2±0.3
<i>T. nodulosus</i>					
Рыбинское водохранилище . .	82	52—71	63.6±0.3	33—45	42.0±0.1
Чехословакия (Ergens, 1961)	—	57—63	—	24—33	—
Канада:					
Оз. Лессер Слейв (Miller, 1943a)	—	58—67	61	38—44	41
Оз. Геминг (Lawler, Watson, 1963)	56	50—62	56.2	34—46	37.7
<i>T. stizostedionis</i>					
Северная Америка (Miller, 1945a)	—	53—62	56	37—46	40
СССР (наши данные):					
<i>T. orientalis</i>					
Бассейн р. Амура	50	44—66	54.8±0.7	35—44	40.6±0.5
<i>T. meridionalis</i>					
Дельта р. Кубани	50	43—72	58.0±0.9	38—45	42.6±0.4
<i>T. crassus</i>					
Рыбинское водохранилище . .	42	44—72	65.0±0.8	38—50	41.5±0.1
Канада:					
Оз. Лессер Слейв (Miller, 1943a)	—	53—68	61	38—44	41
Оз. Геминг . .	53	48—65	57.1	31—43	36.6
Оз. Гурон (Lawler, Watson, 1963)	101	47—66	58.1	32—43	37.9

Канады, а также у *T. amurensis* и *T. orientalis* из бассейна р. Амура. Наиболее близки размеры яиц обоих видов *Triacanthopus* из северных водоемов СССР к таковым из оз. Лессер Слейв (Канада; Miller, 1943a).

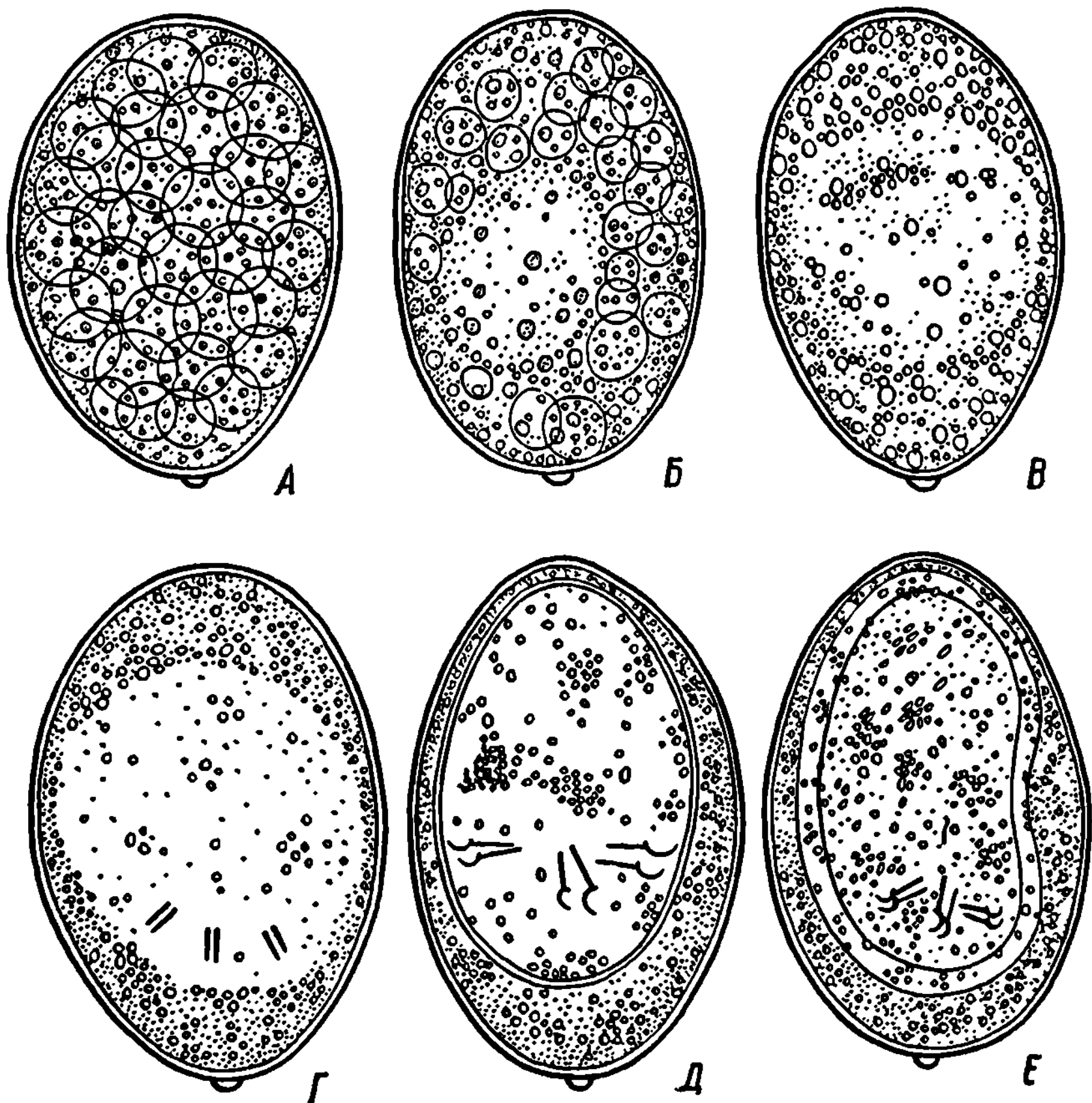


Рис. 13. Стадии эмбрионального развития яиц и формирования в них корацидиев *T. nodulosus* из Рыбинского водохранилища.

А — первый день развития; Б — второй день развития; В — третий день развития; Г — четвертый день развития; Д — пятый день развития; Е — шестой день развития.

Полученные из матки червей яйца в большинстве случаев заполнены сплошным слоем желточных клеток, которые прикрывают зародышевую клетку так, что начальные стадии развития зародыша в яйце проследить не удастся. По нашим данным, развитие зародыша в яйцах *T. nodulosus* из Рыбинского водохранилища протекает следующим образом.

В первые 1—2 дня идет активный распад желточных клеток. Последние покрывают плотным слоем зародышевую клетку, под-

вергающуюся делению (рис. 13, А). Через 2 дня развития в яйцах появляется небольшая зона просветления, которая представляет собой участок неправильной формы, в центре или на периферии яйца, частично или полностью свободный от желтка. Вокруг зоны просветления имеется большое число мелких гранул желтка (рис. 13, Б). На третий день развития зона просветления в яйце значительно увеличивается, а количество желтка заметно уменьшается, при этом светлая зона зародышевой клетки четко отграничена гранулами желтка. Иногда эти гранулы разбросаны в самой зоне просветления (рис. 13, В).

На четвертый день развития вырисовываются контуры формирующегося зародыша. В это же время появляется наружная первичная оболочка зародыша и закладываются эмбриональные крючья начиная с пары медианных. Затем происходит формирование второй ресничной эмбриональной оболочки, наиболее широкой и сложно устроенной. И, наконец, вокруг онкосферы образуется третья оболочка, непосредственно прилегающая к зародышу. В яйцах имеются еще остатки желтка в виде глыбок и зерен, расположенных на переднем и заднем полюсах яйца и вдоль его стенок (рис. 13, Г).

На пятый день развития корацидий полностью сформирован. Он представляет собой онкосферу с шестью эмбриональными крючьями, окруженную широкой ресничной эмбриональной оболочкой. Корацидий занимает большую часть пространства в яйце и активно движется, при этом крючья зародыша сильно расходятся, образуя по отношению друг к другу прямой угол (рис. 13, Д, Е). Уже на пятый день развития можно наблюдать вылупление единичных корацидиев. На шестой день развития при температуре 17—20°, как правило, начинается массовое вылупление корацидиев *T. nodulosus* из Рыбинского водохранилища.

Следует подчеркнуть, что развитие зародышей в культуре яиц идет далеко неравномерно. Наряду с яйцами, в которых полностью сформированы зародыши, можно наблюдать яйца с небольшой зоной просветления или с формирующимися личинками. Вылупление происходит не одновременно, а в течение длительного периода — до 2—3 недель. Срок развития зародыша в яйце зависит от ряда факторов, о чем будет сказано ниже.

Привлекает внимание тот факт, что в некоторой части яиц, только что выделенных из половозрелых червей из кишечника живых щук в бассейне р. Амура, в весенний период обнаружены полностью сформированные подвижные корацидии и в части яиц из Рыбинского водохранилища — формирующиеся корацидии. Эти данные свидетельствуют о том, что яйца способны развиваться непосредственно в матке *Triaenophorus* в кишечнике окончательного хозяина при повышении температуры воды в водоеме.

Влияние факторов внешней среды на развитие корацидия в яйце

Представители рода *Triaenophorus*, как и другие цестооды отряда *Pseudophyllidea*, цикл развития которых протекает в водной среде, подвергаются воздействию ряда абиотических факторов (температура, свет, давление, соленость воды и др.). Влияние абиотических факторов на сроки развития зародыша в яйце изучалось преимущественно в экспериментальных условиях. Всего произведено 270 опытов по развитию яиц *Triaenophorus* из Ладожского оз., Рыбинского водохранилища, бассейна р. Амура.

Температура. Срок развития эмбриона в яйце зависит главным образом от температуры воды. Повышение температуры до определенного уровня ускоряет срок развития и увеличивает интенсивность вылупления корацидиев. При понижении температуры развитие зародыша в яйце замедляется, а вылупление его сильно растягивается (табл. 17). Как видно из табл. 17, массовое вылупле-

Т а б л и ц а 17

Сроки эмбрионального развития и вылупления корацидиев *T. nodulosus* (Ладожское оз., Рыбинское водохранилище) и *T. amurensis* (бассейн р. Амура) при разной температуре (в днях)

Стадии развития яиц и вылупления корацидиев	Количество опытов и температура							
	15; 5—7°	15; 10—13°	12; 13—15°	25; 17—20°	15; 20—22	15; 23—24°	15; 11—17°	14; 17—20°
	<i>T. nodulosus</i>						<i>T. amurensis</i>	
Появление светлой зоны в яйцах	12—24	5	4—5	2—3	2—4	2—4	1—4	—
Окончание формирования зародыша	21—26	6—8	7—8	3—4	3—6	3—4	1—4	—
Вылупление первых корацидиев	25—28	9—11	5—10	3—5	2—6	4—5	1—5	—
Массовое вылупление корацидиев	29—35	10—13	6—11	4—7	6—7	5	2—6	1
Вылупление последних корацидиев с момента откладки яиц	37—57	19—25	—	11—19	—	—	10—26	20
Продолжительность вылупления корацидиев	15—23	9—16	—	7—15	—	—	6—17	19

П р и м е ч а н и е. При температуре 26—28° массового вылупления корацидиев не происходит.

ние корацидиев из яиц *T. nodulosus* Рыбинского водохранилища при температуре 23—24° происходит через 5 дней, при 17—20° — через 4—7, при 13—15° — через 6—11, при 10—13° — через 10—13 и, наконец, при 5—7° — через 29—35 дней.

Однако каждый вид *Triaenophorus* приспособлен к развитию при определенном температурном режиме, в результате чего сроки развития зародыша при одинаковой температуре заметно различаются. Так, например, *T. crassus* более чувствителен к повышению температуры, чем *T. nodulosus*. При температуре 23—24° срок развития зародыша в яйцах *T. crassus* на 1—2 дня меньше, чем у *T. nodulosus*, тогда как при 17—20° сроки развития у обоих видов совпадают (табл. 18).

Таблица 18

Сроки эмбрионального развития и вылупления корацидиев *T. crassus* (Ладожское оз., Рыбинское водохранилище) и *T. orientalis* (бассейн р. Амура) при разной температуре (в днях)

Стадии развития яиц и вылупления корацидиев	Количество опытов и температура							
	10; 5—7°	10; 18—12°	16; 13—17°	20; 17—20°	15; 21—22°	15; 23—24°	12; 11—17°	10; 17—20°
	<i>T. crassus</i>						<i>T. orientalis</i>	
Появление светлой зоны в яйцах	18—22	5	3—5	2—4	2	1—2	—	—
Окончание формирования зародыша	22—27	6	5—8	3—5	3	—	—	—
Вылупление первых корацидиев	28—35	7—10	5—10	4—5	3	3	2—4	—
Массовое вылупление корацидиев	35—40	12—13	6—11	4—7	3—4	3—4	2—6	1—1
Вылупление последних корацидиев с момента откладки яиц	45—53	—	14	13—19	—	—	17—18	20—21
Продолжительность вылупления корацидиев	15—22	—	8	8—15	—	—	15—16	19—20

Примечание. При температуре 26—28° массового вылупления корацидиев не происходит.

Определенные различия в сроках развития наблюдаются между *T. nodulosus* и *T. crassus*, с одной стороны, и *T. amurensis* и *T. orientalis* — с другой. Развитие зародышей в яйцах амурских видов *Triaenophorus* происходит значительно быстрее, чем у *T. nodulosus* и *T. crassus*. Так, массовое вылупление корацидиев из яиц амурских видов *Triaenophorus* при температуре 17—20° происходит через 1 день после выделения яиц из живых червей, тогда как массовое вылупление *T. nodulosus* и *T. crassus* из Рыбинского водохранилища при той же температуре имеет место лишь на четвертый-седьмой день (табл. 17, 18).

Следует подчеркнуть, что яйца *Triaenophorus*, как уже указывалось, иногда способны развиваться непосредственно в матке червя в кишечнике окончательного хозяина при значительном

повышении температуры воды в водоеме. Об этом свидетельствует тот факт, что в некоторой части яиц, только что выделенных из половозрелых червей *Triaenophorus* из живых щук Рыбинского водохранилища и бассейна р. Амура в мае—начале июня, обнаружены зародыши на разных стадиях формирования и даже полностью сформированные. В отдельных случаях массовое вылупление корацидиев начинается уже через 3 часа после получения яиц *T. amurensis* и *T. orientalis* из живых щук, выловленных в бассейне р. Амура, и *T. crassus* из щук Рыбинского водохранилища. Температура воды в водоеме в этот период достигает 15°.

Ранее канадские исследователи Экбаум (Ekbaum, 1937) и Миллер (Miller, 1952) также наблюдали развитие эмбрионов в матке червей. Миллер предлагает в связи с этим называть яйца *Triaenophorus* эмбрионами в скорлупе. Интересно отметить, что у ремнецов развития яиц в организме хозяина не наблюдалось (Дубинина, 1965). Все же различие в сроках развития видов *Triaenophorus* в разных точках ареала нельзя объяснить только возможностью развития зародыша непосредственно в червях при повышении температуры воды в водоеме. По-видимому, важную роль при этом играет приспособление каждого вида *Triaenophorus* к развитию при определенном температурном режиме, что подтверждается следующими наблюдениями.

Развитие зародышей в яйцах *T. crassus* в водоемах северо-запада европейской части СССР (Ладожское оз., Рыбинское водохранилище) происходит в мае и начале июня при температуре 8—12°. С другой стороны, в водоемах Сибири (р. Енисей) и Чукотки (р. Анадырь) наблюдается сдвиг в сроках развития *T. crassus* по сравнению с Ладожским оз. Так, развитие яиц в этих районах происходит в конце июня и даже в середине июля, однако примерно при той же температуре (8—12°), что и в Ладожском оз. Таким образом, *T. crassus* имеет по всему ареалу единый температурный оптимум. В то же время в южных районах европейской части СССР, где более раннее лето и высокая температура, сдвига развития яиц на более ранние сроки у родственного *T. meridionalis* почти не наблюдается. Развитие яиц в южных водоемах происходит в то же время, что и в северных (Ладожское оз. — 8—12°), но при более высокой температуре (дельта р. Днепра — 11—18, р. Кубань — 16, оз. Палеостом — 15—22°). Таким образом, косвенные данные и наблюдения указывают, что у *T. meridionalis* и *T. crassus* температурные оптимумы для их развития не совпадают. Наряду с этим наблюдения над развитием яиц *T. orientalis* из бассейна р. Амура показали также значительные различия в сроках развития по сравнению с *T. crassus* (табл. 18).

Касаясь вопроса о минимальных и максимальных пределах температуры, при которых возможно развитие видов *Triaenophorus*, необходимо отметить следующее. При замораживании яиц *T. nodulosus* (—1°) в течение 15 мин. они остаются способными

к дальнейшему развитию, более длительное пребывание при этой температуре приводит их к гибели (Michajlow, 1951). Эмбриональное развитие яиц *Triaenophorus*, хотя и значительно растянутое во времени, происходит при температуре 2—5 (Michajlow, 1951) и 5—7° (наши данные).

Относительно способности к развитию при максимальных температурах из полученных нами данных следует, что при температуре 26—27° эмбриональное развитие *T. nodulosus* и *T. crassus* (Рыбинское водохранилище, Ладожское оз.) сильно затормаживается. И хотя в небольшой части яиц наблюдаются печальные стадии развития и даже формирование зародыша, вылупления их мы никогда не наблюдали. Более того, при этой температуре часто происходит гибель яиц. При постоянном действии температуры 28° яйца этих видов *Triaenophorus* не развиваются и гибнут. Подобные результаты ранее получены в опытах Амманна (Ammann, 1955), который указывает на развитие лишь отдельных яиц *T. nodulosus* при температуре 26°, у 90—95% яиц развития не происходит. Сходные данные приводят канадские исследователи (Watson, Lawler, 1963).

Однако у *T. meridionalis* из южных водоемов европейской части СССР, по нашим данным, максимальная температура, при которой возможно развитие яиц, несколько выше, чем у *T. crassus* из северных водоемов. Так, в опытах мы наблюдали нормальное развитие зародыша и вылупление корацидиев у *T. meridionalis* из лиманов Азовского моря и при температуре 27—28°, т. е. на 2° выше, чем у *T. crassus*. Оптимальная температура для эмбрионального развития *T. nodulosus* — около 20, *T. crassus* — 17—20 и *T. meridionalis* — 22—24°.

Представляет интерес сравнение границ температур, при которых происходит эмбриональное развитие *Triaenophorus* и других представителей *Pseudophyllidea*. Нормальное развитие у всех видов *Ligulidae* происходит при температуре от 10 до 32° (Дубинина, 1965). При действии более низких положительных температур развитие у ремнецов сильно затормаживается или временно приостанавливается, однако яйца при этом не погибают и способны к развитию при повышении температуры. При действии температур, более высоких, чем 32°, развитие в яйцах ремнецов останавливается и они гибнут. Следовательно, минимальные и максимальные пределы температур для эмбрионального развития у *Triaenophorus* значительно ниже, чем у *Ligulidae*.

Наблюдения над развитием *T. nodulosus* и *T. crassus* показывают, что последний более чувствителен к повышению температуры, ибо в весенний период стробилы *T. crassus* первыми покидают кишечник щуки. При вскрытии щук из Ладожского оз. в первых числах июня мы обнаружили только половозрелые стробилы *T. nodulosus* и лишь молодые формы новой генерации *T. crassus*. Основываясь на данных В. Михайлова (Michajlow, 1951),

О. Н. Бауер (1959) указывает, что на эмбриональное развитие *T. nodulosus* при 16° затрачивается 116 градусодней, при 25—140 градусодней.

Из приведенных данных можно сделать вывод, что граница распространения видов *Triaenophorus* наряду с другими *Pseudophyllidea* определяется абиотическими факторами, в частности минимальной и максимальной температурой, при которой способны развиваться паразиты в естественных условиях. Канадские исследователи показали, что южная граница распространения *Triaenophorus* в Северной Америке совпадает с июльской изотермой, которая является критической для их успешного развития (Kennedy, 1948; Miller, 1952; Lawler, Scott, 1954).

Давление. Развитие яиц у червей рода *Triaenophorus*, как и у многих других *Pseudophyllidea*, протекает обычно в прибрежной полосе на дне водоема. В связи с этим ряд исследователей пытался выяснить, влияет ли давление слоя воды на сроки развития эмбриона в яйце и вылупление из него корацидия.

Влияние давления на сроки развития яиц *T. nodulosus* в условиях эксперимента изучал Михайлов (Michajlow, 1933, 1951). По его данным, развитие яиц, прикрытых слоем воды высотой в 5 см, продолжается 12 дней, тогда как в культурах со слоем воды в 1 см развитие сокращается до 7—8 дней. Отсюда он приходит к выводу о замедлении развития яиц с увеличением давления.

В наших опытах по влиянию давления на сроки развития яиц и вылупление корацидиев у *T. nodulosus* и *T. crassus* из Рыбинского водохранилища высота слоя воды равнялась 1.5, 3.0, 5.0, 9.0 и 25.0 см. Результаты показали, что при давлении слоя воды от 1.5 до 25.0 см массовое вылупление корацидиев *T. nodulosus* началось одновременно во всех пробах через 7 дней, у *T. crassus* — через 6 дней после начала опытов. Отсюда следует, что давление слоя воды до 25 см не оказывает влияния на эмбриональное развитие яиц и вылупление из них корацидиев у этих паразитов. Таким образом, наши данные не подтверждают результаты опытов В. Михайлова (Michajlow, 1951).

С другой стороны, полученные нами данные совпадают с результатами опытов М. Е. Морозовой (1955) по влиянию давления на развитие яиц *Diphyllbothrium latum*. Она не наблюдала какой-либо задержки развития яиц и вылупления корацидиев у этого паразита даже при увеличении давления слоя воды до 137 см.

Свет. Сведения о влиянии света на развитие яиц *T. nodulosus* приводит В. Михайлов (Michajlow, 1951). По его данным, развитие яиц в темноте длится 19 дней, а при рассеянном свете при той же температуре на 4 дня меньше — 15 дней. Следовательно, В. К. Михайлов считает, что при отсутствии света развитие яиц задерживается.

Аналогичные опыты, проведенные нами, дали противоположные результаты. Развитие яиц *T. nodulosus* и *T. crassus* как в тем-

ноте, так и на свету проходит в одни и те же сроки (7 и 6 дней соответственно). Однако процесс вылупления корацидиев происходит только под действием света, повышающего активность зародыша и ускоряющего его вылупление. При помещении культуры яиц, содержащих развитых зародышей, из темноты на свет начинается массовое вылупление корацидиев. Выклев корацидиев удавалось неоднократно задерживать, помещая яйца в темноту. Полученные нами данные подтверждают взгляды Г. Фогеля (Vogel, 1929) и М. Н. Дубининой (1957 г.) на значение света для развития яиц и вылупления корацидиев у *Diphyllbothrium latum* и *Ligulidae*.

В последней работе польских авторов (Grabiec et al., 1963) рассматривается стимулирующее действие света на вылупление корацидиев *Diphyllbothrium latum*. Ими установлено, что для максимального вылупления корацидиев необходимы сила света от 75 до 100 лк и время освещенности от 30 до 60 сек. Наибольший стимулирующий эффект дают желтый и фиолетовый свет, частично ультрафиолетовое освещение. Авторами сделана попытка объяснить эти явления с точки зрения экологии паразита.

Соленость воды. Представители рода *Triaenophorus* принадлежат к паразитам, развитие которых может протекать как в пресных, так и в солоноватых водах. Так, например, *T. nodulosus* обнаружен в рыбах из заливов Балтийского моря, где соленость воды достигает 5‰ (Schneider, 1903; Markowski, 1933). В оз. Палеостоми (Грузия), где соленость воды достигает 8‰, широко распространен *T. crassus*. Тихоокеанские лососевые (род *Onchorhynchus*), заразившиеся плероцеркоидами *T. crassus* в пресных водах, мигрируют в океан, сохраняя их в мускулатуре, что дает возможность использовать их в качестве индикатора локальных стад (Uzmann, Hesselholt, 1957; Margolis, 1963, 1965).

Михайлов (Michajlow, 1939) провел серию опытов по выяснению влияния различной солености воды на развитие яиц *T. nodulosus*. Результаты его опытов приводятся в табл. 19. Как видно из табл. 19, эмбриональное развитие яиц *T. nodulosus* успешно протекает в воде с соленостью 5—6‰. При солености воды 7‰ и выше яйца нормально развиваются, но вылупление корацидиев затруднено. Развитие яиц и полное формирование корацидия возможно даже при солености 22.5‰. В воде с соленостью 25‰ развития яиц *T. nodulosus* вовсе не происходит и они гибнут. Все же *T. nodulosus* и *T. crassus* следует отнести к группе эвриглинных паразитов.

Сходные данные для представителей *Ligulidae* получены М. Н. Дубининой (1965). Так, в воде Черного моря (соленость 18‰) развитие яиц *Schistocephalus solidus* протекает нормально с полным формированием корацидиев. Однако вылупления корацидиев не происходит. При перенесении этих яиц после пребывания их в течение 7 и 19 дней в морской воде в пресную воду

через день наблюдается массовое вылупление корацидиев. У ремнецов скорлупа яиц в воде с соленостью 18‰ достаточно хорошо предохраняет развивающиеся зародыши от проникновения солей. Развития яиц *Schistocephalus solidus* в воде большей солености

Т а б л и ц а 19
Развитие яиц *T. nodulosus* в воде разной солености
(По: Michajlow, 1939)

Соленость (в ‰)	Время вы- клева первых личинок (в днях)	Процент выклева по дням							
		6	7	8	9	10	11	12	13
1	8	—	—	41	50	65	65	—	—
2.33	8	—	—	1	26	25	30	41	—
3.5	6	1	1	1	4	4	4	4	—
5	6	1	5	25	50	55	55	55	56
8.75	8	—	—	1	4	25	25	25	—
22.5	8	—	—	—	1	1	1	1	—
Пресная вода	6	1	5	60	65	68	—	—	—
Дистиллированная вода	6	2	10	63	67	70	72	74	—

(35‰) не происходит совсем (Дубинина, 1965). Влияние различной солености воды на развитие яиц *Diphyllbothrium latum* подробно изучено М. Е. Морозовой (1955).

Кислород. Развитие яиц *Triaenophorus* может протекать только в аэробных условиях. В сосудах с водой, покрытой тонким слоем растительного масла, чтобы не допустить проникновения воздуха, развития яиц *T. nodulosus* не происходит и все яйца в анаэробных условиях погибают (Michajlow, 1951).

В опытах по развитию яиц *Triaenophorus* мы всегда использовали колодезную или водопроводную воду, так как в ней содержится меньше бактерий и простейших, поглощающих кислород. При активном развитии микрофлоры и простейших в кристаллизаторе с культурой яиц развитие последних задерживалось и они часто погибали. Обеспечение необходимым количеством кислорода для развивающихся яиц достигалось ежедневной сменой воды в кристаллизаторе.

Недостаток кислорода для развития яиц может быть обусловлен и их большим количеством в культуре. По данным Т. Пойманской (Pojmanska, 1956), при высокой плотности яиц в культуре (235 000 в 1 см³ воды) срок развития яиц *T. nodulosus* удлиняется и снижается процент вылупления корацидиев. Наши опыты подтверждают данные Т. Пойманской. При сильном загущении развитие яиц задерживается, и лишь после разрежения происходит их нормальное развитие.

Глава 5

ФАЗА КОРАЦИДИЯ

Строение корацидия

Первые сведения о строении корацидия *T. nodulosus* с разной степенью полноты и точности встречаются в работах старых авторов (Willemoes-Suum, 1870; Степанов, 1873; Schauinsland, 1885). Описывая цикл развития *T. nodulosus*, Розен (Rosen, 1918) приводит некоторые данные о строении его корацидиев. Более детальное исследование морфологии корацидиев *T. nodulosus* и *T. crassus* провел Михайлов (Michajlow, 1932a, 1933). Некоторые сведения о структуре корацидиев *T. crassus* встречаются также в работах канадских исследователей (Ekbaum, 1937; Miller, 1952). В последние годы в лаборатории В. К. Михайлова вновь проводятся исследования корацидиев *T. nodulosus* с применением новых методов для выяснения состава энергетических веществ в корацидии, строения его ресничного покрова и др. (Grabiec et al., 1962, 1965). И, наконец, в настоящее время совместно с В. А. Тимофеевым нами изучалось ультратонкое строение покровов корацидия *T. nodulosus* (Тимофеев и Куперман, 1967). Строение корацидиев мы изучали преимущественно на живых объектах с помощью фазово-контрастного устройства и темнопольного конденсора.

Корацидии *Triaenophorus* по структуре сходны с корацидиями других представителей отряда *Pseudophyllidea*. Вылупившиеся из яиц корацидии представляют собой свободноплавающие ресничные личинки, величина которых в течение жизни меняется. Только что вылупившийся «молодой» корацидий имеет размеры 45—50 44 мк (рис. 14, А). Через 2—3 дня после вылупления «старый» корацидий достигает 100×88 мк (рис. 14, Б—Г). Размеры корацидиев *T. nodulosus* и *T. crassus* из Рыбинского водохранилища составляют в среднем соответственно 64.2×58.9 и 69.0×57.7 мк. Величина их у *T. amurensis* и *T. orientalis* равна¹ 60.5×58.4 и 61 59 мк. Мы разделяем мнение М. Н. Дубининой (1966), что размеры корацидиев разных цестод не могут служить систематическим признаком в связи с постоянным увеличением их в течение жизни.

Тело корацидия *Triaenophorus* покрыто наружной оболочкой, которая несет на своей поверхности реснички. Реснички покрывают равномерно корацидий, однако на переднем конце они значительно длиннее и образуют пучок длиной 35—45 мк. Длина ресничек на заднем конце личинки 10—15 мк. Онкосферу, находящуюся в центре

¹ Учитывая изменение величины корацидиев в течение жизни, мы проводили их измерение через день после вылупления из яиц.

корацидия, покрывает внутренняя мембрана. Между наружной оболочкой и внутренней мембраной онкосферы расположена наиболее широкая эмбриональная оболочка. Эмбриональная оболочка имеет

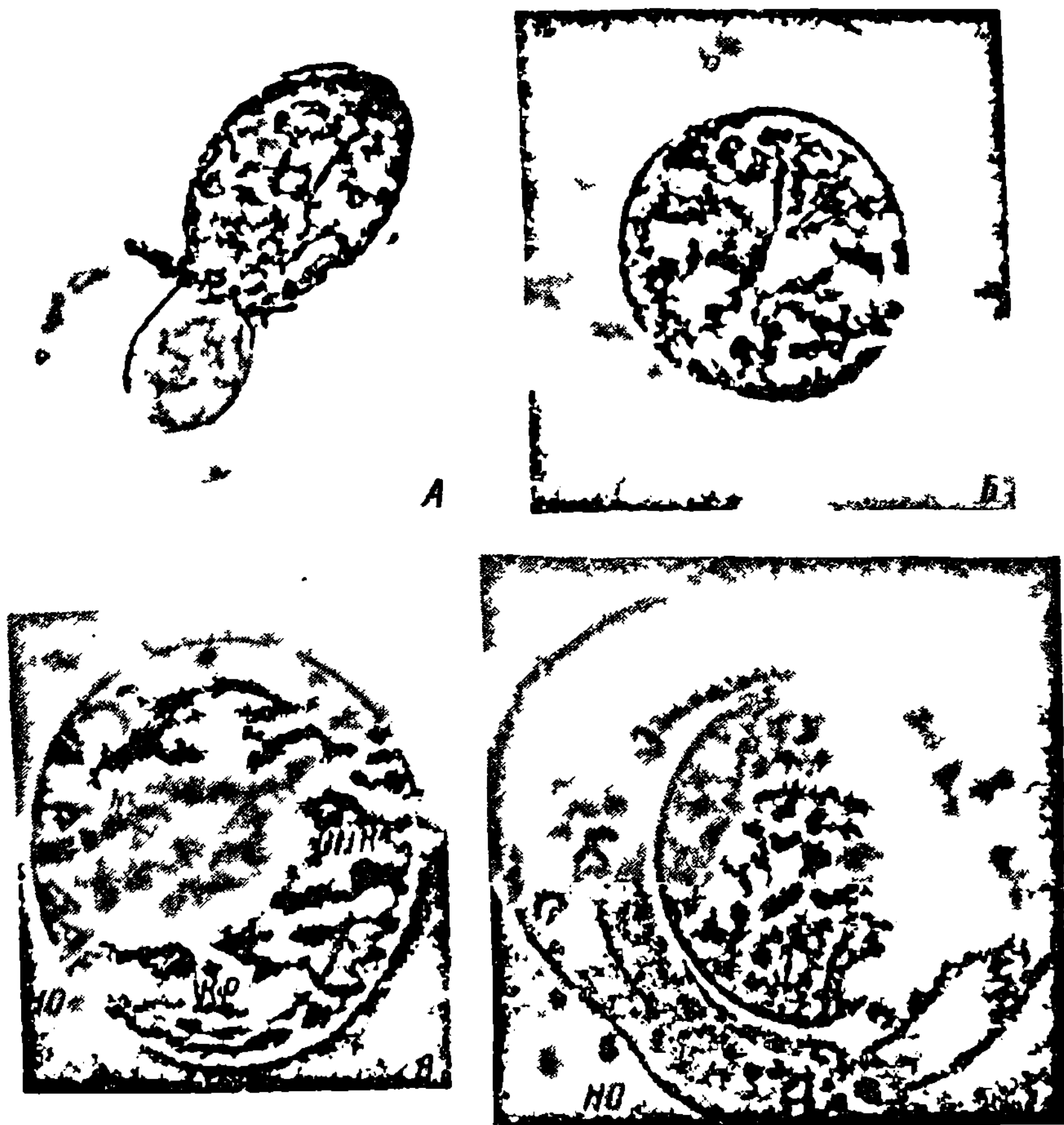


Рис. 14. Общий вид корацидиев *T. nodulosus*. $\times 600$.

А — вылупление корацидия из яйца; Б — «молодой» корацидий; В — «старый» корацидий; Г — разрыв оболочек у отмирающего корацидия.
 P — реснички; KP — крючья онкосферы; HO — наружная оболочка корацидия;
 OHK — онкосфера.

вид сетки, состоящей из многочисленных камер в виде ячеек, заполненных жидкостными вакуолями. В плазматических стенках камер видны многочисленные светопреломляющие гранулы. Предполагают, что эти гранулы, состоящие из фосфолипидов и полисахаридов, а также базальные зерна, содержащие окисленные липиды, являются источником движения ресничек (Grabiec et al., 1962). В течение жизни корацидия гранулы постепенно исчезают.

Наряду с крупными вакуолизированными клетками, лишенными ядер, В. Михайлов (Michajlow, 1933) различает в эмбриональной оболочке также мелкие клетки, снабженные ядрами. Он рассматривает последние как первичные клетки эмбриональной оболочки. Мелкие клетки расположены преимущественно между онкосферой и задним концом корацидия (рис. 15).

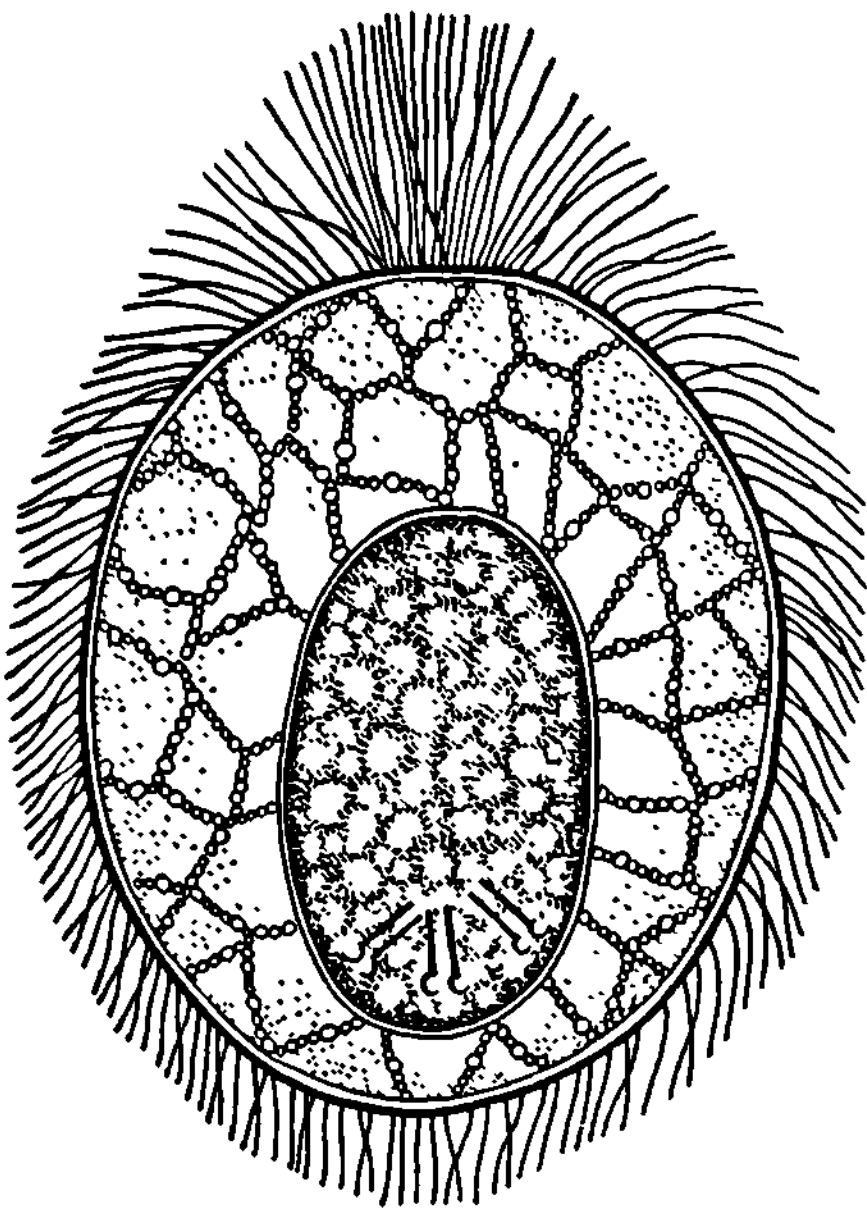


Рис. 15. Корацидий *T. nodulosus*.

Через 2—3 дня после вылупления камеры сильно увеличиваются, вакуолизируются и количество их значительно уменьшается. Онкосфера, расположенная вначале в центре корацидия, вследствие разбухания эмбриональной оболочки перемещается к одному из полюсов. При этом меняется и форма онкосферы: из овальной она становится ромбовидной. Размер онкосферы *T. nodulosus* достигает 35 мк. Между эмбриональной оболочкой и онкосферой с помощью светового микроскопа не удается обнаружить непосредственной связи, обращает на себя внимание свободное и активное движение онкосферы в корацидии.

Электронномикроскопические исследования корацидия *T. nodulosus* показали (Тимофеев и Куперман, 1967), что его наружный слой состоит из клеток, покрытых цитоплазматической мембраной, несущей на себе реснички (рис. 16). Последние имеют диаметр около 0.2 мк, и их строение на поперечных срезах отвечает формуле $9+2$. Однако в отличие от хорошо изученных жгутов и ресничек животных и растений кинетосомальная часть ресничек корацидия вынесена над клеточной мембраной, а не погружена в наружный слой цитоплазмы клетки. В проксимальной части кинетосомы обнаруживается вторая пластинчатая перегородка, чего не бывает у всех изученных ресничек и жгутов. Часть цитоплазмы клетки, ограниченная наружной мембраной, выдается над поверхностью клетки, создавая тем самым основание реснички (рис. 17).

В клетках наружного слоя корацидия наряду с другими структурами содержатся митохондрии, которые имеют продолговатую форму, сильно вытянуты и иногда принимают причудливо извитую форму (рис. 18). Размеры их варьируют от 0.3 до 1.5 мк.

В ряде случаев встречаются сильно разбухшие митохондрии с отслоившейся наружной мембраной (рис. 18). В данном случае



Рис. 16. Поверхность корацидия *T. nodulosus* под электронным микроскопом. $\times 35\ 000$. (По: Тимофеев и Куперман, 1967).

В — вакуоли; ЛП — липидные гранулы; ПО — плотная оболочка онкосферы;
Р — реснички.

мы видим дегенерирующие митохондрии «старых» корацидиев, которые по мере потери крист превращаются в вакуоли. Такими вакуолями заполнен весь наружный слой корацидия (рис. 18). Вакуоли, сливаясь между собой, образуют крупные полости,

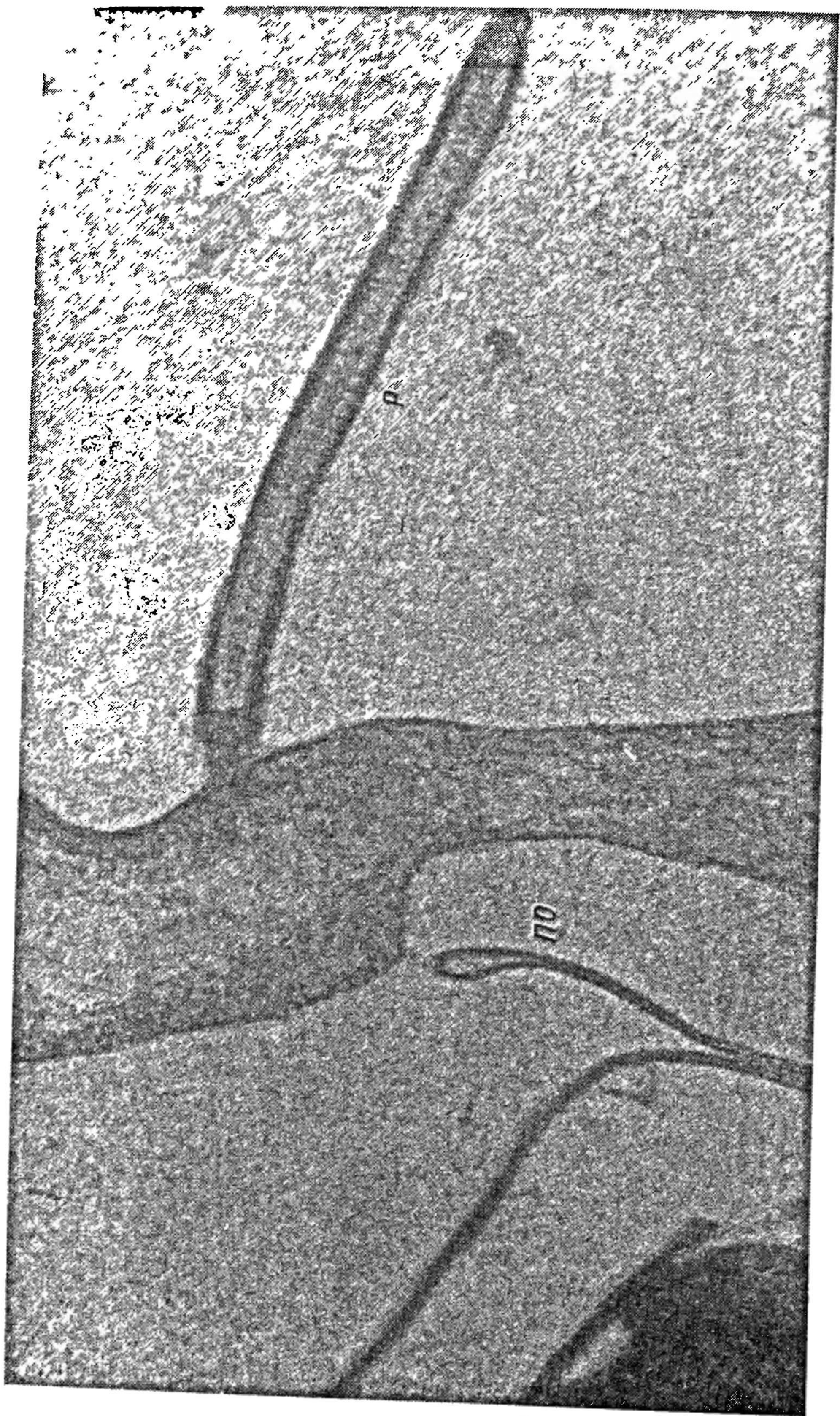


Рис. 17. Продольный срез через ресничку корацидия *T. nodulosus*. Электронномикроскоп. фото.
×40 000. (По: Тимофеев и Куперман, 1967).
P — реснички; PO — плотная оболочка онкосферы.

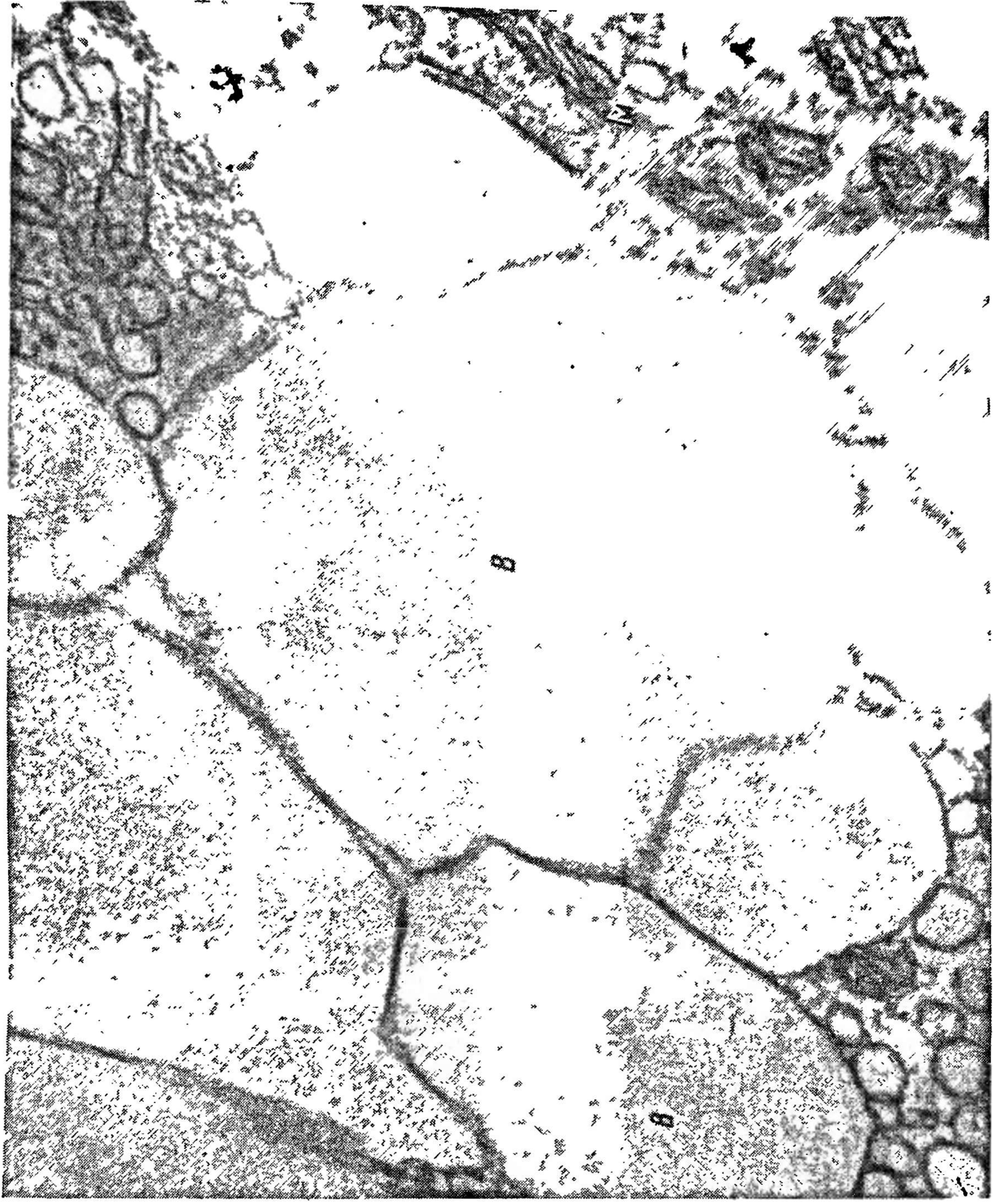


Рис. 18. Крупные вакуоли
наружного слоя корацидия
T. podulosus. Электронномик-
роскоп. фото. $\times 32\,000$.
(По: Тимофеев и Куперман,
1967).

В — вакуоли; М — митохондрии.

которые на срезах выглядят как овальные, многоугольные или продолговатые. Сильная вакуолизация придает наружному слою сетчатый характер (рис. 15, 18). Особенно отчетливо, как уже указывалось выше, такой характер наружного слоя выявляется под световым микроскопом. Часть митохондрий локализована в непосредственной близости от крупных шарообразных включений, а иногда и примыкает к ним. У «молодых» корацидиев эти включения окружены оболочкой. Их диаметр достигает 1—2 мк. В «старых» корацидиях включения разрушены, они не имеют вокруг себя оболочки, их осмофильный характер выражен слабее, чем у «молодых» корацидиев. Эти включения представляют собой крупные липидные гранулы. Весьма вероятно, что здесь происходит их аэробное окисление. У «молодых» корацидиев цитоплазма клеток наружного слоя гомогенна и состоит из множества мелких гранул. Ядра клеток таких корацидиев хорошо выражены, чего не наблюдается у «старых». Они имеют неправильную форму, окружены двойной мембраной (рис. 19).

Поверхность онкосферы покрыта очень плотной мембраной, которая дает многочисленные ответвления. Толщина мембраны достигает 1000Å. Цитоплазма клеток ресничного слоя локализуется между ответвлениями мембраны, и таким образом происходит прочное и в то же время подвижное соединение наружного слоя с онкосферой по типу замка, что позволяет последней совершать активные движения в корацидии. Не исключена и роль мембраны онкосферы как амортизационной системы.

При проникновении в циклопа отслаивание наружного слоя корацидия от онкосферы происходит по этой мембране. Последняя очень плотна и, по-видимому, предохраняет онкосферу от действия пищеварительных соков циклопа. Складчатый характер мембраны позволяет зародышу увеличить размеры своего тела при превращении в процеркоида. Никаких структур, напоминающих по строению кутикулу последующих фаз развития *T. nodulosus*, на поверхности онкосферы не обнаружено. Этот слой имеет гомогенный или гранулярный характер, иногда в нем присутствуют вакуоли, митохондрии, каналы эндоплазматической сети. Таким образом, изучение корацидия показало, что кутикула с покрывающими ее микротрихиями не закладывается на поверхности онкосферы. Эти образования характерны лишь для паразитических фаз цикла развития *T. nodulosus*.

Энергию для движения корацидий получает, по-видимому, за счет аэробного окисления гранул липидной природы, которые в большом количестве локализованы в наружном слое корацидия. В этом процессе принимают участие и митохондрии, которые тесно примыкают к жировым включениям. У «старых» корацидиев включение становится менее осмофильным, чем у «молодых», и подвергается разрушению. Это явление связано с расходом запасных питательных веществ.



Рис. 19. Клетка наружного слоя «молодого» кораллиции *T. podulosus*. Электронно-микроскоп. фото. $\times 18\ 000$. (По: Тимофеев и Куперман, 1967).

Я — ядро; Яр — ядрышки;
М — митохондрии; Р — реснички;
ОНК — онкосфера.

Онкосфера *Triaenophorus* занимает большую часть корацидия. Длина ее до 35 мк. Снаружи онкосфера, как уже упоминалось, покрыта плотной мембраной. На заднем конце онкосферы хорошо видны три пары эмбриональных крючьев. Срединные пары крючьев несколько длиннее боковых, длина их 13—15 мк, длина боковых крючьев 12—13 мк. Детального гистологического изучения строения онкосферы с достаточной полнотой провести не удалось. Необходимо более детальное гистологическое и цитологическое изучение структуры онкосферы с применением современных методов.

Различий в строении корацидиев у разных видов *Triaenophorus* установить не удалось. По структуре корацидии *Triaenophorus* более близки к таковым *Diphyllbothrium latum* и рода *Ligula*, чем рода *Schistocephalus* (Vogel, 1929; Дубинина, 1965).

Жизнь корацидия в водной среде

Полностью сформированные корацидии в течение нескольких часов совершают вначале довольно слабое и затем очень активное движение в яйце, особенно перед их вылуплением. Процесс вылупления происходит следующим образом: крышечка яйца с силой отбрасывается, и корацидий через небольшое отверстие в течение короткого времени выскальзывает из яйца, принимая форму цифры 8 (рис. 14, А). По данным Фогеля (Vogel, 1929), открытие крышечки в яйце широкого лентеца обусловлено не только активным движением корацидия под действием света, но и все более нарастающим повышением внутреннего давления в яйце. Это мнение разделяет и М. Н. Дубинина (1965).

Вышедшие из яйца корацидии через несколько секунд начинают быстро двигаться вперед, совершая вращательные движения вокруг своей оси. Через некоторое время движение корацидиев становится более направленным и осуществляется с помощью ресничек. На переднем конце корацидиев *Triaenophorus*, противоположном концу с эмбриональными крючками, реснички значительно длиннее, образуют пучок (хохолок, султанчик), направленный во время движения вперед. Слева и справа от него расположены реснички одинаковой длины, направленные назад. По мере приближения к заднему концу длина ресничек уменьшается (рис. 15). Во время движения корацидия пучок ресничек всегда направлен вперед и остается неподвижным, определяя характер движения личинки, тогда как реснички, расположенные по бокам, совершают постоянные гребущие движения.

Только что вылупившиеся «молодые» корацидии *T. nodulosus* поднимаются в верхние слои воды, где их могут заглатывать веслоногие рачки. Постепенно корацидии начинают увеличиваться в размере за счет набухания эмбриональной оболочки,

и уже к концу первого дня жизни в воде величина корацидия может достигать 100–88 мк. При этом движение «старых» корацидиев со временем замедляется; изменяется и его характер. Медленное вращение перемежается с колебательными движениями туда и обратно и дрожанием на одном и том же месте. Наконец, через 2–3 дня корацидии теряют реснички, прекращают движение и опускаются на дно (рис. 14, В). Наружная оболочка лопается, выходят клетки эмбриональной оболочки, и корацидий погибает (рис. 14, Г).

Свободноплавающая ресничная личинка (рис. 14, Г) не питается в воде и двигается, используя запасы энергетических веществ, полученных в яйце из желтка. Эти вещества имеются в эмбриональном покрове корацидия в виде гранул и крупных зерен и представляют собой фосфолипиды и полисахариды. Кроме того, в базальных зернах ресничек содержатся окисленные липиды (Grabiec et al., 1962, 1965). Польские авторы считают, что фосфолипиды и полисахариды служат источником энергии движения ресничек. У личинок третьего дня после вылупления полисахариды исчезают и значительно уменьшается количество фосфолипидов.

Длительность жизни личинки определяется темпом расходования энергетических веществ, что в свою очередь зависит от температуры воды. При температуре 18–20° корацидии *Triaenophorus* живут от 1 до 3 дней (Vogt, 1938; Miller, 1952; Ammann, 1955). По данным В. Михайлова (Michajlow, 1951), корацидии *T. nodulosus* при температуре 29° живут меньше часа, при 15–16° — до 4 дней, при 2.5° — до 10–13 дней. Полученные нами данные совпадают с данными указанных авторов: при температуре 5–7° корацидии *Triaenophorus* живут до 10 дней, при 18–20° — 2–3 дня. Таким образом, продолжительность жизни корацидиев во многом определяется температурой воды.

Сроки жизни корацидиев *Triaenophorus* при низких температурах не совпадают с таковыми у ремнецов. Так, при температуре 5–8° корацидии ремнецов рода *Schistocephalus* живут 4–5 дней. При повышении температуры до 16–18° срок их активной жизни сокращается до 2 суток, а при 22–25° — до 24 час. (Дубинина, 1965).

Как уже указывалось, под действием светового фактора повышается активность зародыша в яйце и ускоряется вылупление корацидиев *Triaenophorus*, а также широкого лентеца и ремнецов (Vogel, 1929; Дубинина, 1965). Для корацидиев характерна положительная реакция на свет. Благодаря этому после вылупления они быстро поднимаются в поверхностные лучше освещенные слои воды, где более возможен контакт с их первыми промежуточными хозяевами. Однако длительность жизни корацидия не зависит от светового фактора и сроки его жизни на свету и в темноте совпадают. На продолжительность жизни корацидия оказывает

существенное влияние соленость воды. Корацидии *T. nodulosus* могут существовать в воде с соленостью до 7‰, но срок жизни их короче, чем в пресной воде. При солености воды 2.33‰ они живут гораздо дольше (Michajlow, 1951). По данным М. Е. Морозовой (1955), корацидии широкого лентеца живут в течение 1—2 суток при солености 6.03 и 3.01‰, при солености 9.04‰ вылупляются единичные нежизнеспособные корацидии.

Миллер (Miller, 1952) исследовал выживаемость корацидиев *T. crassus* в озерной, дистиллированной воде и физиологическом растворе (табл. 20). Корацидии, выдерживаемые в дистиллирован-

Т а б л и ц а 20

Выживаемость корацидиев *T. crassus* в различных средах (в ‰). (По: Miller, 1952)

Срок опыта	Озерная вода	Дистиллированная вода	Физиологический раствор
3 дня после выклева . . .	85.5	50	93
5 дней после выклева . .	54	12	44.3

ной воде, были крупнее на 10%, чем содержащиеся в озерной, и на 26% — чем содержащиеся в физиологическом растворе. Этот же автор отмечает, что корацидии *T. crassus* весьма чувствительны к понижению рН. При повышении кислотности, в воде с рН=5 и ниже, корацидии быстро погибают (Miller, 1952).

Г л а в а 6

ФАЗА ПРОЦЕРКОИДА

Формирование процеркоида и его строение

Продолжение жизненного цикла *Triaenophorus* осуществляется при поедании свободноплавающих корацидиев веслоногими рачками — первыми промежуточными хозяевами этих цестод. Как показало электронномикроскопическое исследование, корацидии, извлеченные из кишечника циклопа через 5 мин. после его заражения, полностью лишены наружного ресничного слоя, лишь иногда между изгибами оболочки онкосферы обнаруживаются остатки его цитоплазмы. Отслаивание эпителиального ресничного слоя происходит на границе плотной оболочки, покрывающей онкосферу (рис. 20, А). Оболочка, окружающая онкосферу, сохраняется и после проникновения зародыша через стенку кишечника

в полость тела циклопа в течение первых суток его развития (рис. 20, Б). Складчатый характер такой оболочки позволяет зародышу увеличивать размеры своего тела при превращении в процеркоид (Тимофеев и Куперман, 1972). Активно проникая через стенку кишечника, онкосферы уже через несколько минут после заражения достигают полости тела хозяина. Процесс проникновения онкосфер через стенку кишечника циклопа до настоящего времени окончательно не выяснен. Далеко не все онкосферы, попавшие в кишечник циклопа, проникают в полость его тела. Личинки, не успевшие внедриться в стенку кишечника, перевариваются или выносятся с экскрементами.

После проникновения в полость тела хозяина в онкосфере происходят сложные морфо-физиологические преобразования, завершающиеся формированием первой паразитической личинки — процеркоида. Последовательность этих процессов мы попытались проследить путем электронномикроскопического изучения динамики формирования некоторых систем *T. nodulosus* в период превращения онкосферы в процеркоид (Тимофеев и Куперман, 1967, 1968, 1972).

При электронномикроскопическом исследовании *T. nodulosus* в онтогенезе было установлено, что кутикуло-субкутикулярный комплекс с характерными для него структурами присутствует только на паразитических фазах его развития — у процеркоида, плероцеркоида и взрослой особи. На поверхности онкосферы свободноплавающего корацидия они не были обнаружены. Таким образом, очевидно, покровы *Triaenophorus* с их органоидами возникают в процессе превращения онкосферы в процеркоид. Возникновение и формирование поверхностного слоя и характерных для него структур в этот период развития были прослежены нами на примере процеркоида *T. nodulosus* (Тимофеев и Куперман, 1972 г.). Для электронной микроскопии фиксировались корацидии, онкосферы, лишенные ресничной оболочки, из кишечника циклопа через 5 мин. после заражения и процеркоиды, развивающиеся из онкосферы в полости тела циклопа через 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 7.5, 8 и 9 суток после заражения, до их полного формирования.

Первые сутки развития процеркоида. Начальные этапы морфогенеза процеркоида протекают под защитой плотной пятислойной оболочки (рис. 20, Б). Периферический слой формирующегося процеркоида претерпевает изменения, выражающиеся в образовании мембраноподобной структуры, которая может давать глубокие впячивания внутрь цитоплазмы. Под этой структурой отчетливо видны разбросанные в гомогенном содержимом мышечные волокна, митохондрии, малочисленные вакуоли. В глубине процеркоида лежат ядра, сильно осмирующиеся гранулы, митохондрии и вакуоли.

На вторые сутки развития происходят резкие изменения в структуре процеркоида: исчезает оболочка, окру-

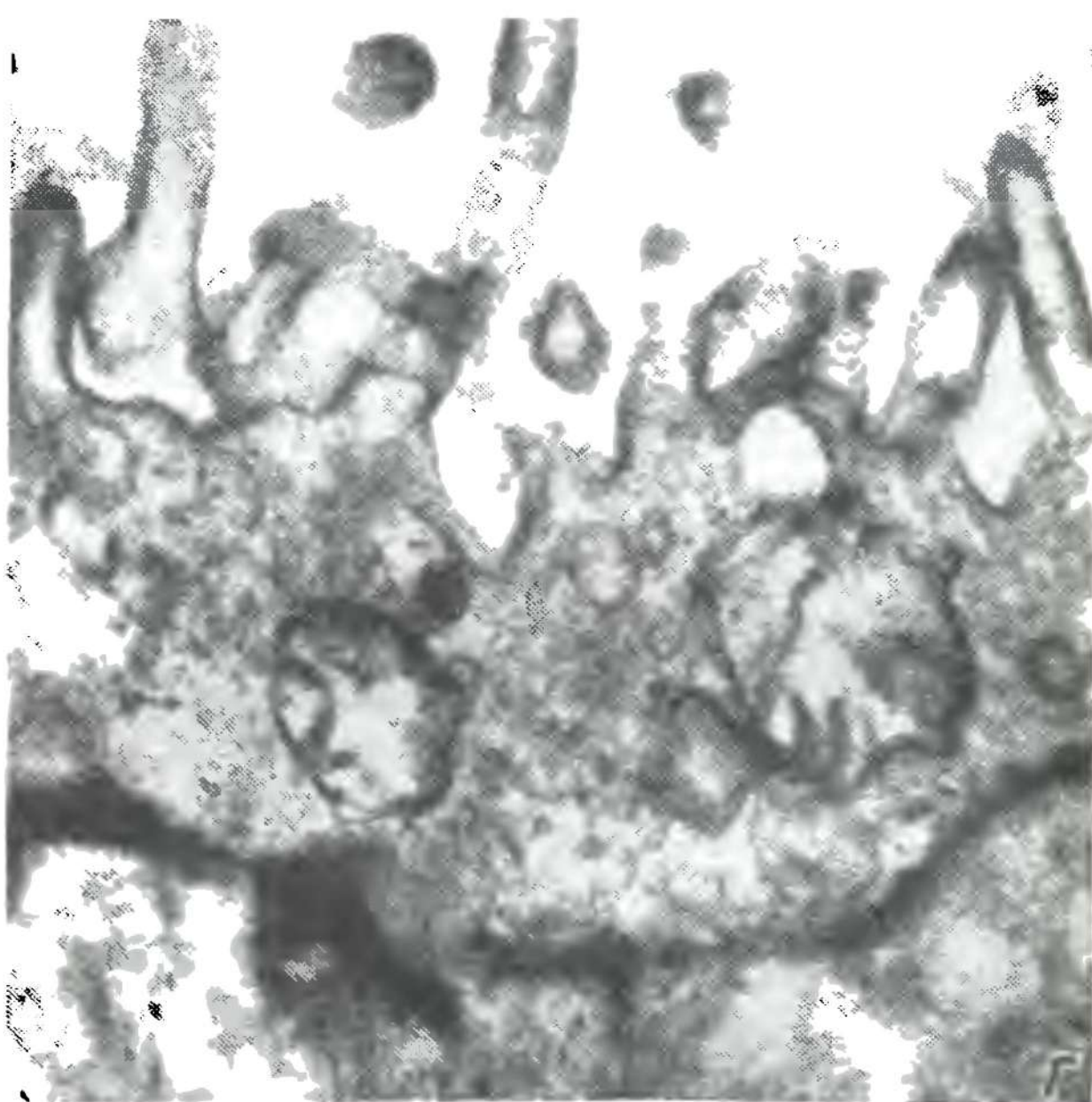
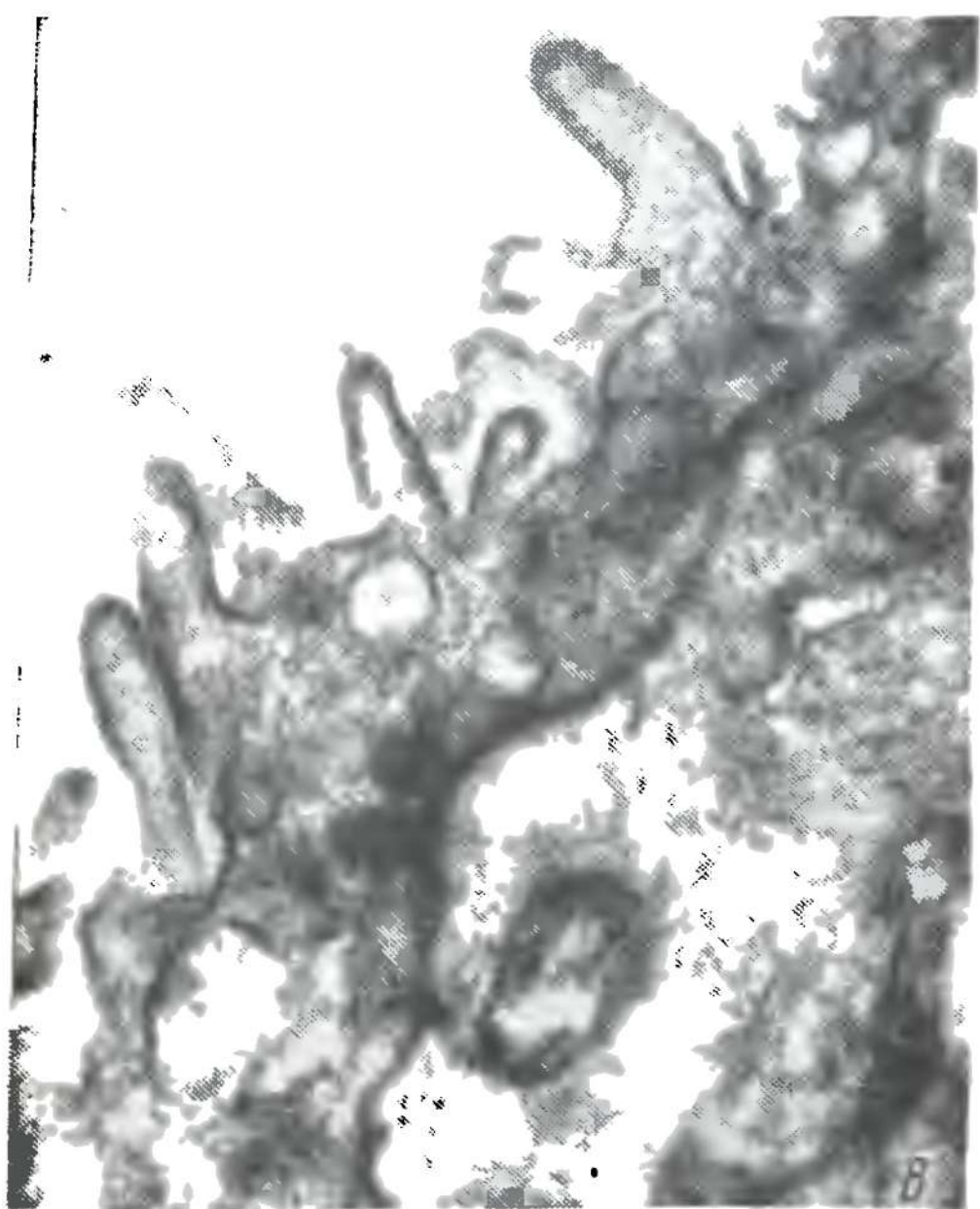
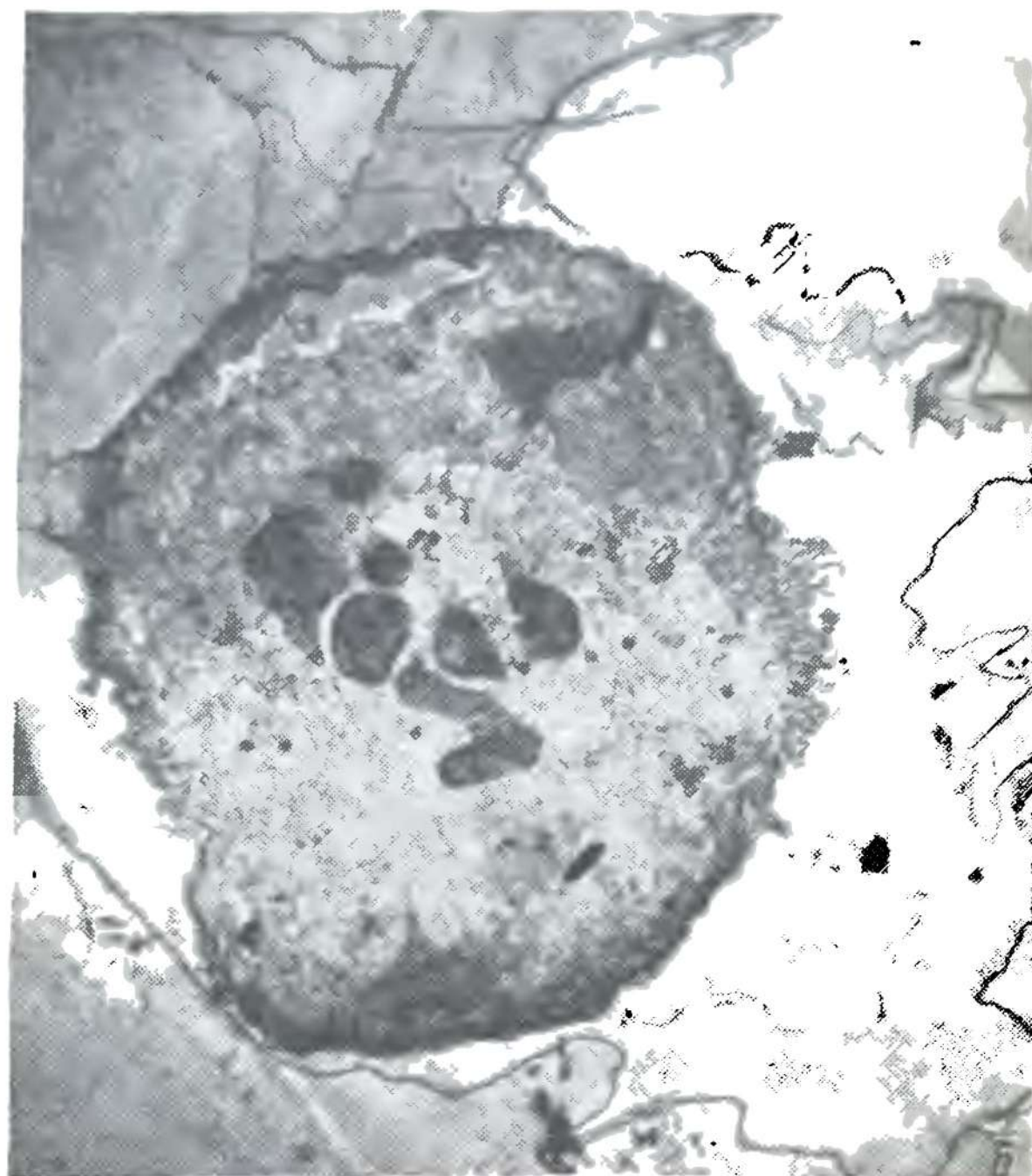


Рис. 20. Последовательные этапы формирования поверхностного слоя и характерных для него структур в процессе развития онкосферы в процеркоид *T. nodulosus*. Электронномикроскоп. фото. (По: Тимофеев и Куперман, 1972г.).

А — онкосфера, покрытая плотной оболочкой, из кишечника циклопа через 5 мин. после его заражения ($\times 12\,000$); Б — первые сутки развития процеркоида в полости тела циклопа под защитой плотной оболочки ($\times 2000$); В, Г — образование неупорядоченно расположенных микроворсинок на поверхности тела процеркоида на вторые (В, $\times 24\,000$) и третьи (Г, $\times 23\,500$) сутки.

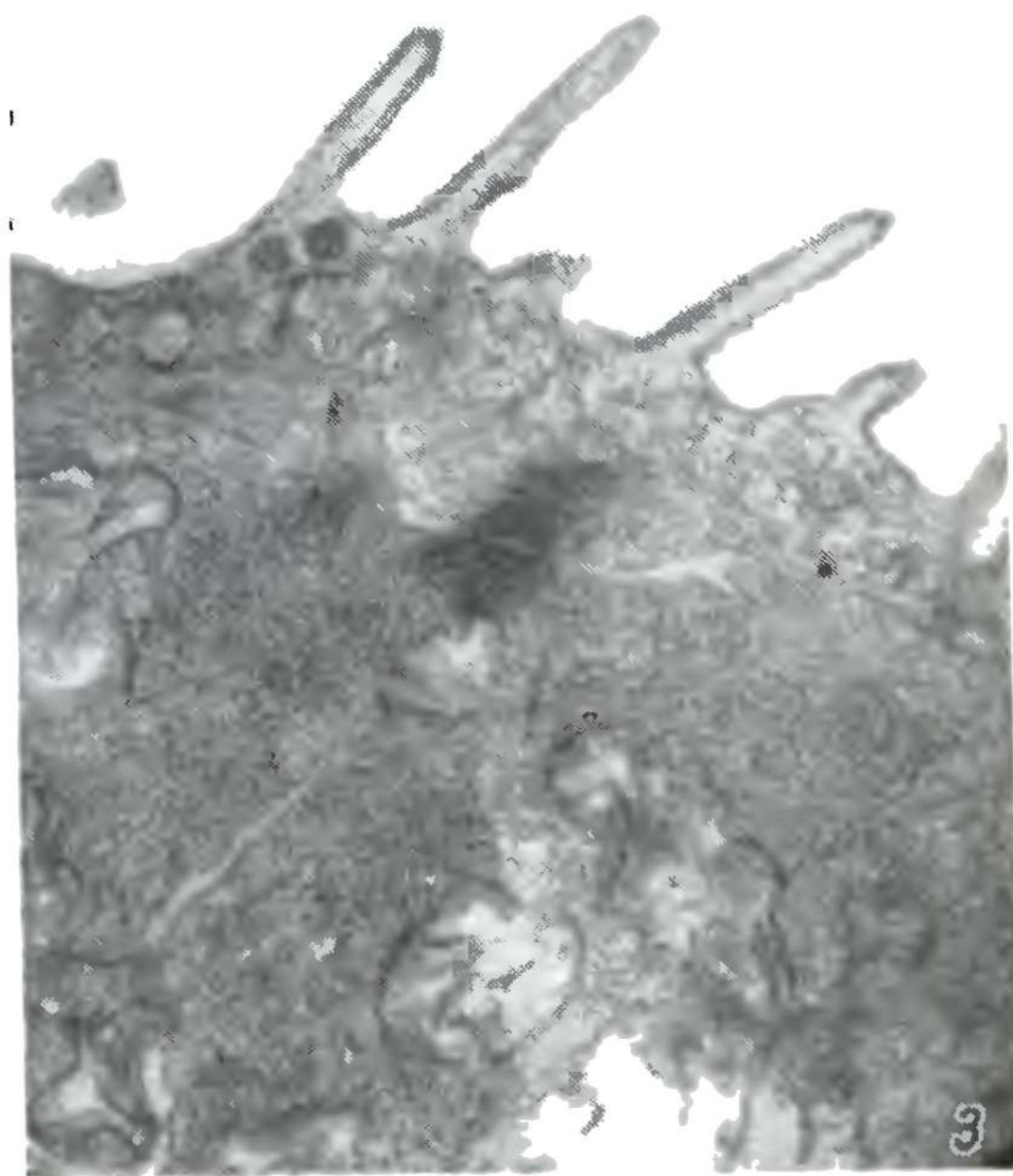
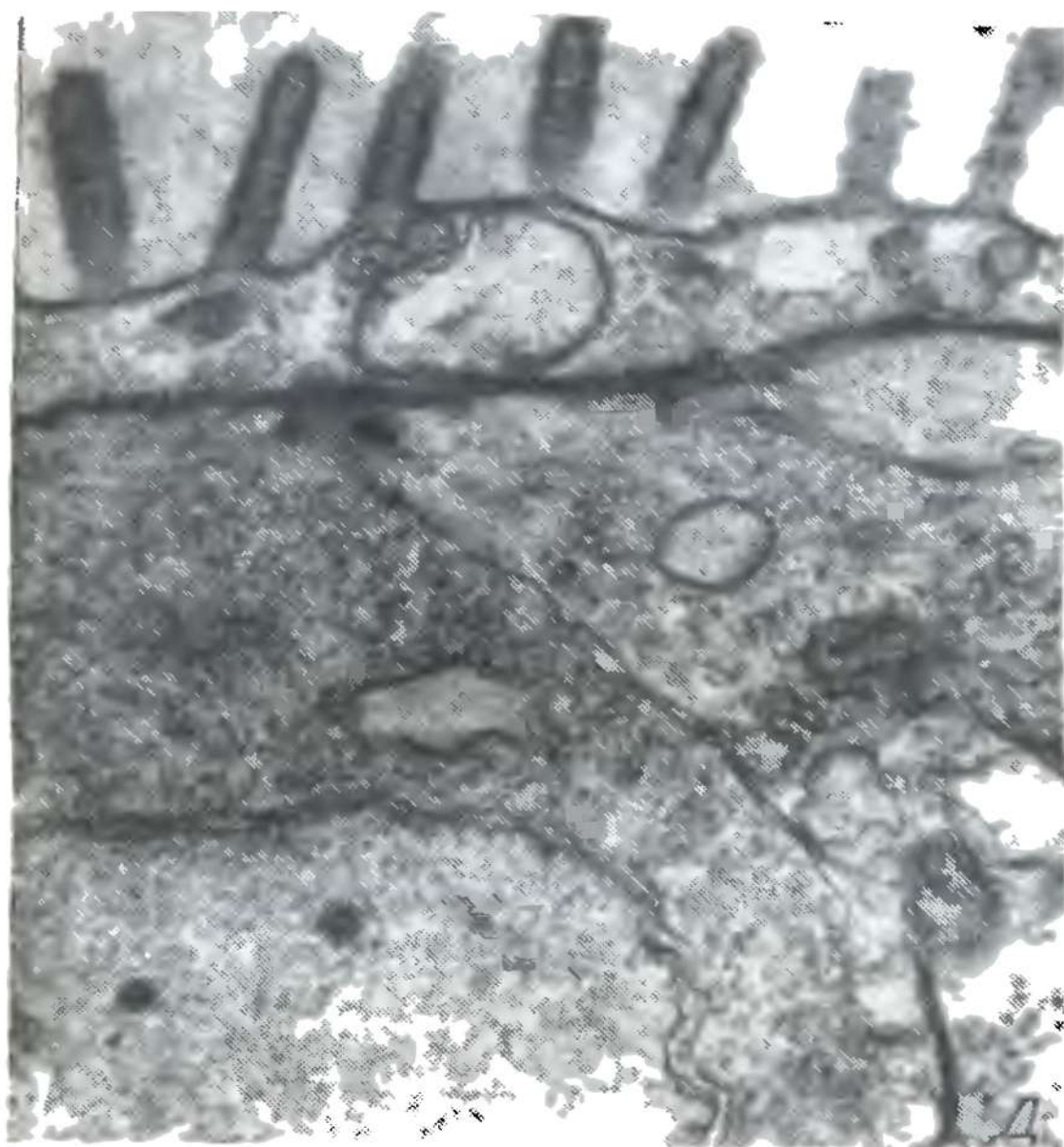


Рис. 20 (продолжение).

Д — ядро и клеточные границы будущих субкутикулярных клеток на четвертые сутки развития ($\times 12\,000$); Е — появление электроннопрозрачных промежутков между клетками и слоями на пятые сутки ($\times 23\,000$); Ж — поверхность тела процеркоида шестого дня развития ($\times 12\,500$); З — поверхность тела процеркоида седьмого дня развития ($\times 12\,000$). Д—З — упорядоченное расположение микроворсинок.

жавшая его ранее, и на поверхности личинки образуются цитоплазматические выросты — микроворсинки (рис. 20, В). Вначале они выглядят как небольшие выпячивания цитоплазматической мембраны, не несут упорядоченного характера и напоминают псевдоподии амёб. Далее они приобретают вид типичных цилиндрических микроворсинок, окруженных цитоплазматической мембраной, содержащей внутри гранулярное и фибриллярное вещество.

С появлением микроворсинок возникает возможность интенсивного питания, что необходимо для активного органогенеза, протекающего в процеркоиде. Структура микроворсинок процеркоида полностью соответствует структуре микроворсинок кишечного эпителия, а также весьма сходна со строением микроворсинок тегумента спороцист у трематод (Гинецинская и др., 1966). Особенно отчетливо такая структура проявляется в период развития процеркоида с четвертых по седьмые сутки. К сожалению, энзиматические свойства поверхности процеркоида в процессе его развития изучены чрезвычайно плохо, поэтому трудно с определенностью говорить о химической роли этой своеобразной щеточной каймы. Однако, пользуясь структурными аналогиями, можно предполагать, что поверхностный слой, несущий микроворсинки, действует по типу кишечного эпителия, осуществляя гидролиз или пристеночное пищеварение и всасывание (Уголев, 1963).

На третьи сутки развития процеркоида картина неупорядоченного расположения микроворсинок сохраняется (рис. 20, Г). По своей структуре они напоминают микроворсинки кишечного эпителия у различных животных.

Все элементы поверхности процеркоида четвертых суток развития становятся более четкими. Микроворсинки располагаются упорядоченно, расстояние между ними достигает 0.3—1.5 мк (рис. 20, Д). Слой, лежащий под микроворсинками, по-видимому, будущая кутикула, ясно отделен от нижележащего слоя мембраноподобной структурой и содержит в своем гомогенном матриксе разбухшие митохондрии, электронноплотные и прозрачные вакуоли.

Характерным для процеркоида этого периода развития является появление ядер и разделение слоя, расположенного под мембраноподобной структурой (вероятно, субкутикулярный слой), клеточными границами. Цитоплазма будущих субкутикулярных клеток, как правило, электроннопрозрачна, содержит большое число вакуолей различного размера, комплекс Гольджи, крупные митохондрии с небольшим числом крист и мембранные элементы. Ядро таких клеток имеет округлую форму, хорошо видимую ядерную оболочку с порами. Внутри ядра содержатся одно или два сетчатых ядрышка.

На пятый день развития общая картина строения процеркоида изменяется. Клеточные границы становятся более

выраженными, цитоплазма клеток — более электронноплотная. Между клетками появляются значительные (иногда до 10 мк) электроннопрозрачные промежутки (рис. 20, Е). Поверхностный неклеточный слой, включающий микроворсинки, так же отделен от клеточного слоя прозрачным промежутком.

У процеркоида шестого дня развития электроннопрозрачные промежутки между клетками и клеточным и поверхностным слоями частично исчезают (рис. 20, Ж). Микроворсинки становятся более длинными, неклеточный слой, лежащий под микроворсинками, приобретает более гомогенный характер. Под неклеточным поверхностным слоем лежит группа мембран, ориентированных параллельно ему (будущая базальная мембрана). Клеточный слой, расположенный под комплексом мембран, состоит из большого числа тесно прилегающих друг к другу клеток с очень крупным ядром и обычным набором клеточных органоидов. Ядра часто находятся в непосредственной близости от комплекса мембран, подстилающих поверхностный неклеточный слой. Цитоплазма клеток внутреннего слоя сплошь заполнена гранулами гликогена.

На седьмые сутки развития процеркоида в полости тела циклопа общая картина ультраструктур поверхности тела паразита соответствует тому, что наблюдается на шестой день развития (рис. 20, З). Иногда в этот период встречаются отклонения, выражающиеся в осуществлении значительных электроннопрозрачных промежутков между клетками внутреннего слоя и между самим внутренним слоем и неклеточным поверхностным.

Между седьмыми и восьмыми сутками развития наблюдается наиболее существенная перестройка в структурах поверхностного слоя процеркоида (рис. 21). Микроворсинки, покрывающие поверхность процеркоида со вторых по седьмые сутки, между седьмыми и восьмыми сутками развития исчезают. В это же время на поверхности тела закладываются и формируются новые органоиды — микротрихии, по своей организации принципиально отличающиеся от микроворсинок. Между микроворсинками и микротрихиями генетическое родство отсутствует. По своей функции микротрихии представляют собой мощный абсорбционный аппарат (Rothman, 1968; Тимофеев, 1970), заменяющий, вероятно, питание по типу пристеночного пищеварения. В последних работах, однако, предполагается существование у цестод мембранного (пристеночного) пищеварения в столь же интенсивной степени, что и у животных (Архинд и Раева, 1971). Микротрихии как специализированные органоиды абсорбции характерны только для класса ленточных червей и среди других паразитических организмов не встречаются.

Микротрихии являются производным наружной мембраны поверхности тела процеркоида и образуются очень своеобразно

На отдельных участках поверхностной (будущей кутикулярной) мембраны откладывается электронноплотное вещество, количество которого увеличивается по мере роста процеркоида. Поверхностная мембрана имеет в этот период четко видную картину: участки, свободные от плотного вещества, чередуются с участками, где это вещество отложено. Далее параллельно поверхностной мембране и ниже ее возникает двойная мембрана, равная по длине будущей проксимальной части микротрихии. Впоследствии и на ней откладывается электронноплотное вещество. Таким образом формируется проксимальная часть микротрихии (рис. 21, А). Дистальная — бичевидная, часть этой структуры возникает за счет отложения электронноплотного материала на концевом участке проксимального отдела, она как бы растет из него (рис. 21, Б). Между дистальным и проксимальным отделами микротрихии формируется перегородка. Одновременно с этим процессом происходит впячивание поверхностной мембраны в сторону неклеточного слоя под нижней боковой стороной проксимального отдела микротрихии (рис. 21, В). Этот органоид процеркоида как бы медленно поднимается из горизонтального в вертикальное положение (рис. 21, Г). Так возникают и формируются органоиды поверхности тела цестод — микротрихии.

Слой неклеточного вещества, лежащий под микротрихиями, также претерпевает изменения — он становится все более похож на будущую кутикулу сформированного процеркоида. В нем имеются вакуоли, хотя количество их в этот период развития невелико. Наряду с ними в поверхностном слое обнаруживается множество отдельных мембран, митохондрий с незамкнутой наружной оболочкой, кольцеобразных и извитых профилей. Гранулы гликогена в кутикулярном слое в данный период развития не встречаются. Базальная пластинка еще не образована. На ее месте располагается параллельно друг другу и поверхностной мембране комплекс мембранных структур.

Под образующейся кутикулой и базальной пластинкой лежит клеточный слой, состоящий из тесно прилегающих клеток с ядром, занимающим почти весь объем клетки. В цитоплазме клеток рассеяны вакуоли, митохондрии, отдельные мембраны, гранулы гликогена. Клеточный слой еще малодифференцирован и не образует типичных клеток погруженного эпителия. Цитоплазма клеток находится в крайне активном состоянии, на что указывает ее вакуолизированная структура.

На восьмые сутки развития процеркоида в основном завершается формирование микротрихий, собственно кутикулы, базальной пластинки и субкутикулярного слоя клетки, хотя внутренние процессы их формирования еще не закончены. Размеры микротрихий достигают окончательной величины. Однако электронноплотный материал еще не полностью заполняет дистальный отдел и стенки проксимального отдела микротрихий.

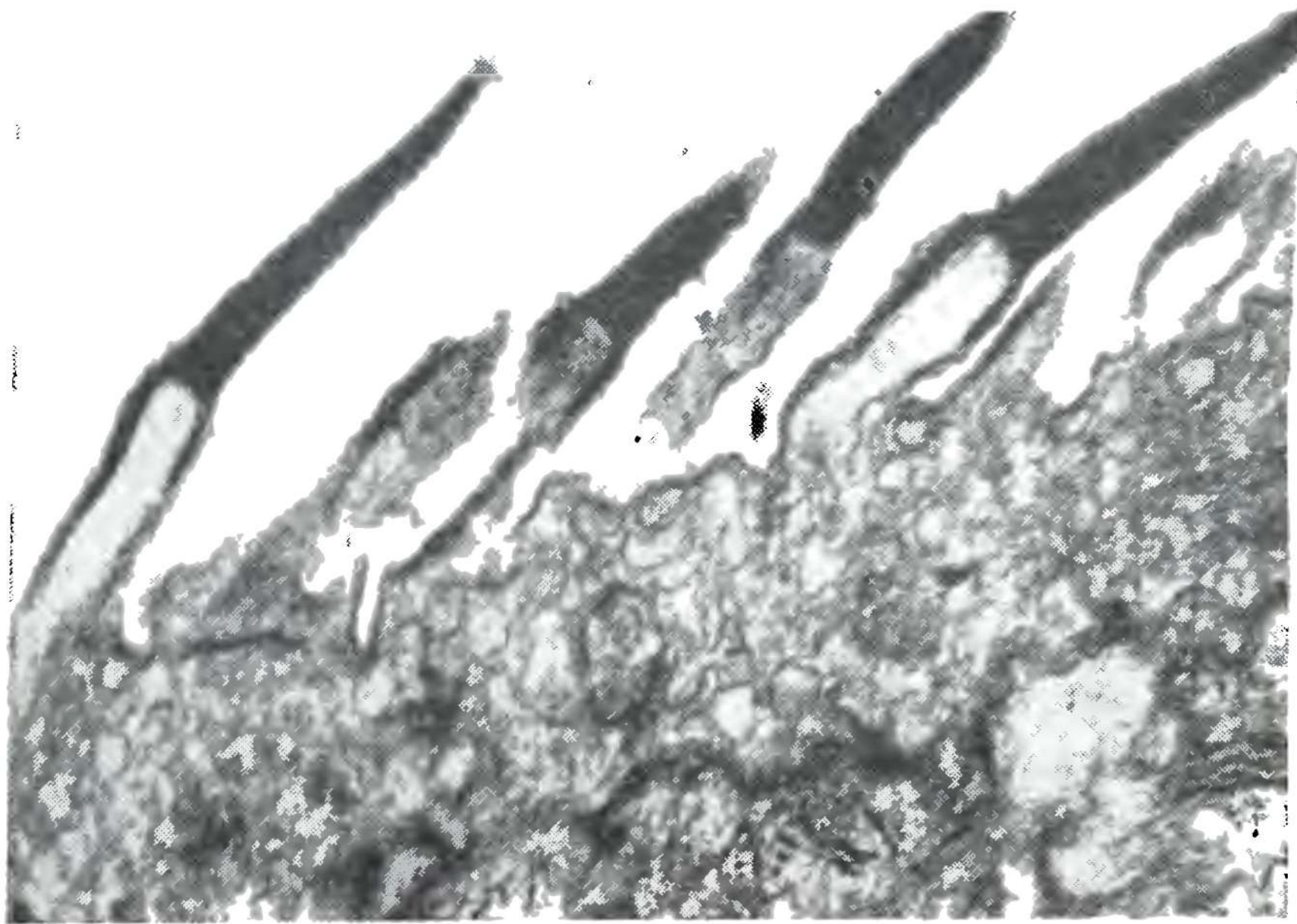
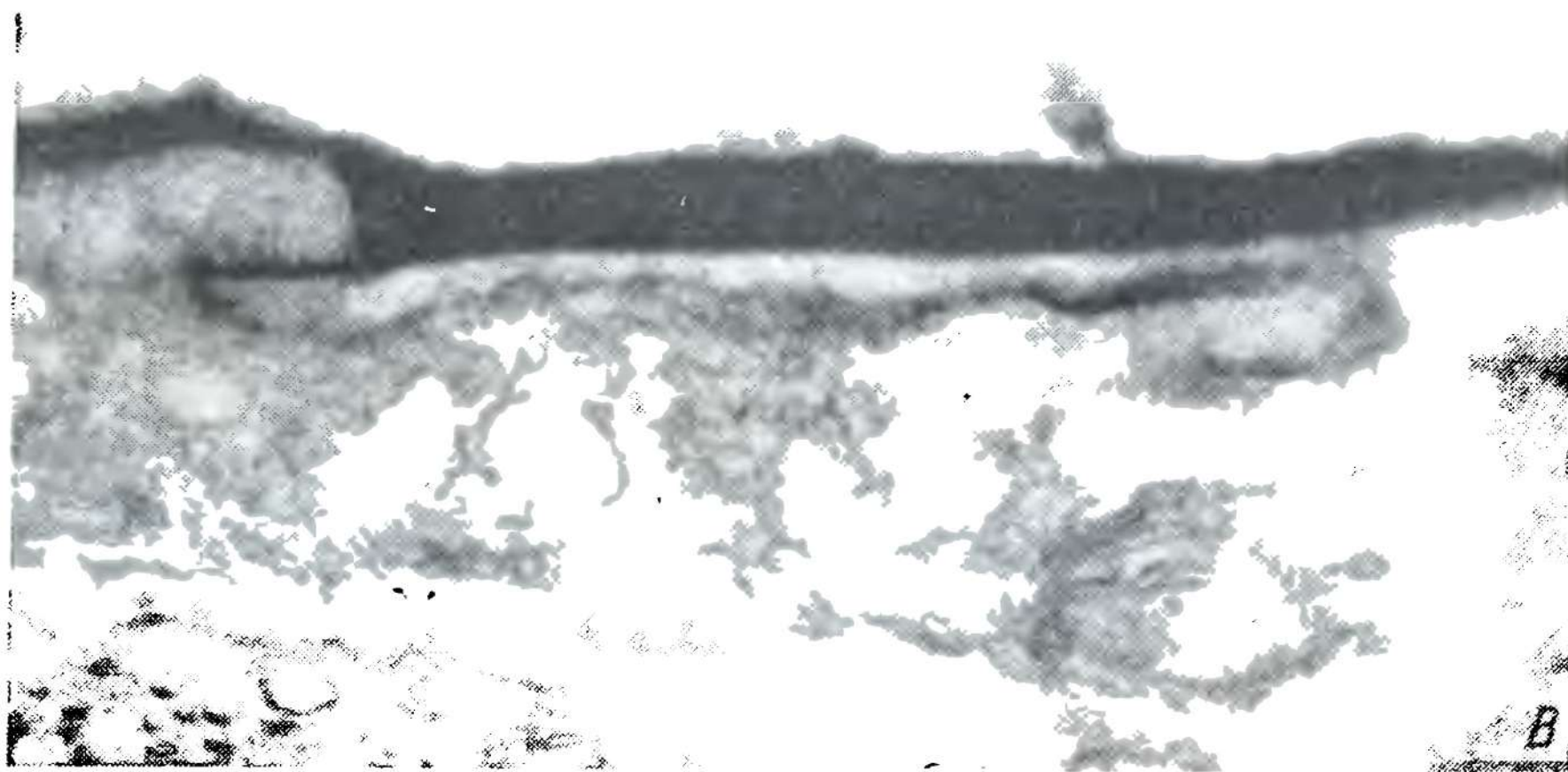
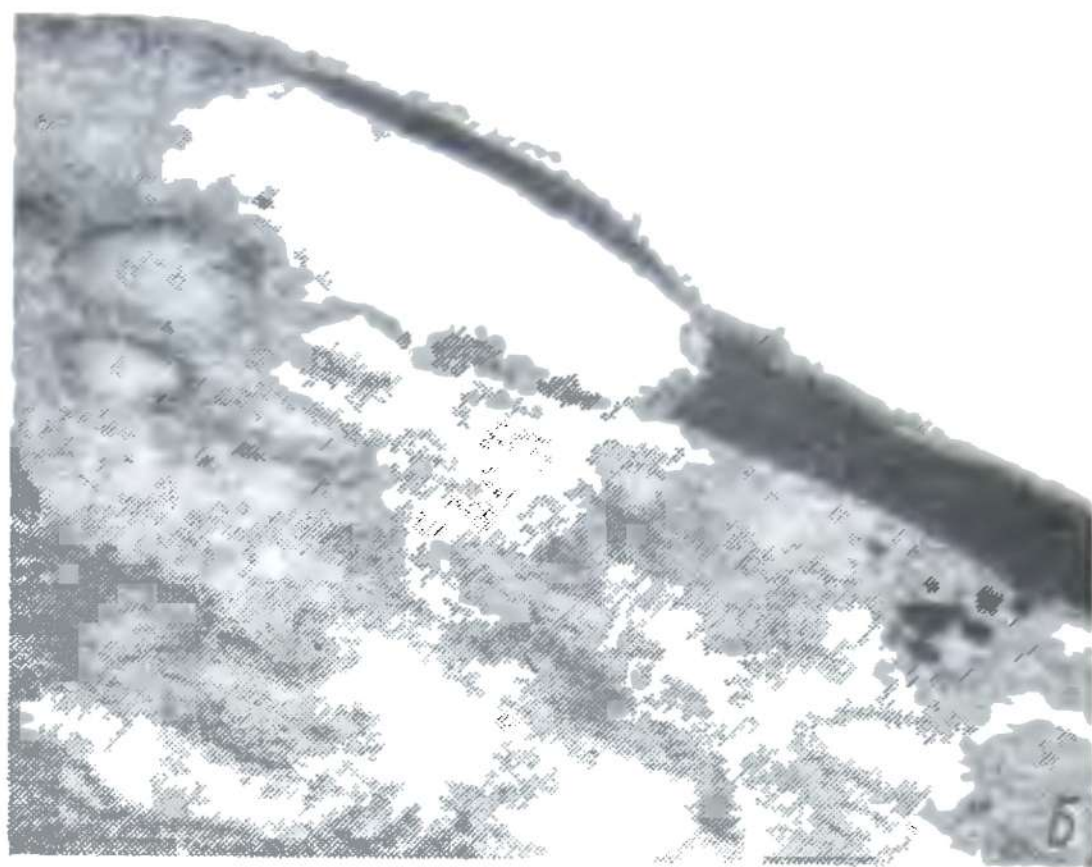
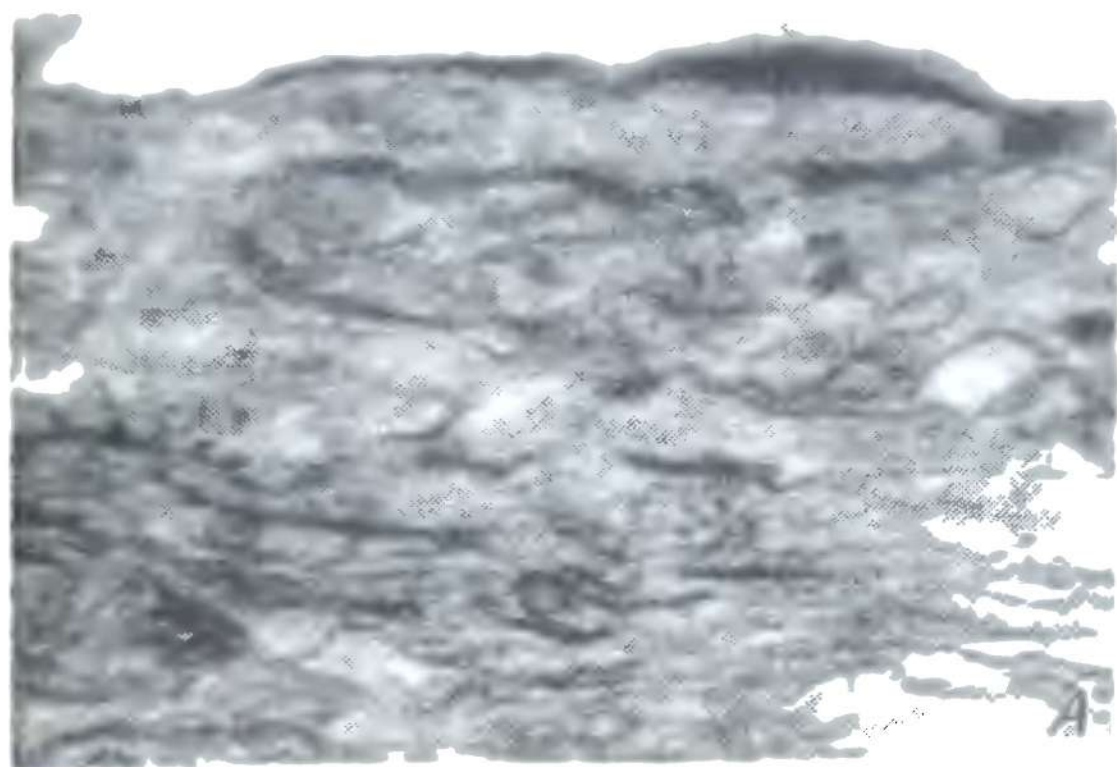


Рис. 21. Этапы формирования и обособления микротрихий на поверхности тела процеркоида *T. nodulosus*. Электронномикроскоп. фото. (По: Тимофеев и Куперман, 1972).

А — закладка микротрихий под кутикулярной мембраной ($\times 60\,000$); Б — окончательный этап формирования микротрихии поверхностным слоем процеркоида ($\times 15\,000$); В — начальный этап обособления микротрихии от поверхностного слоя процеркоида ($\times 55\,000$); Г — последующий этап выпрямления микротрихий ($\times 55\,000$).

Собственно кутикула содержит в своем матриксе множество уже сформированных вакуолей. В ее базальной части располагаются сплошным слоем митохондрии. Последние часто либо контактируют с вакуолями кутикулы, либо отпочковывают от своей наружной мембраны округлые профили. Возможно, таким способом образованы все вакуоли кутикулы. Кутикулярный слой подстилается базальной пластинкой, которая является аналогом базальной мембраны. Последняя состоит из гомогенного вещества,

в котором иногда просматриваются тонкие фибриллы.

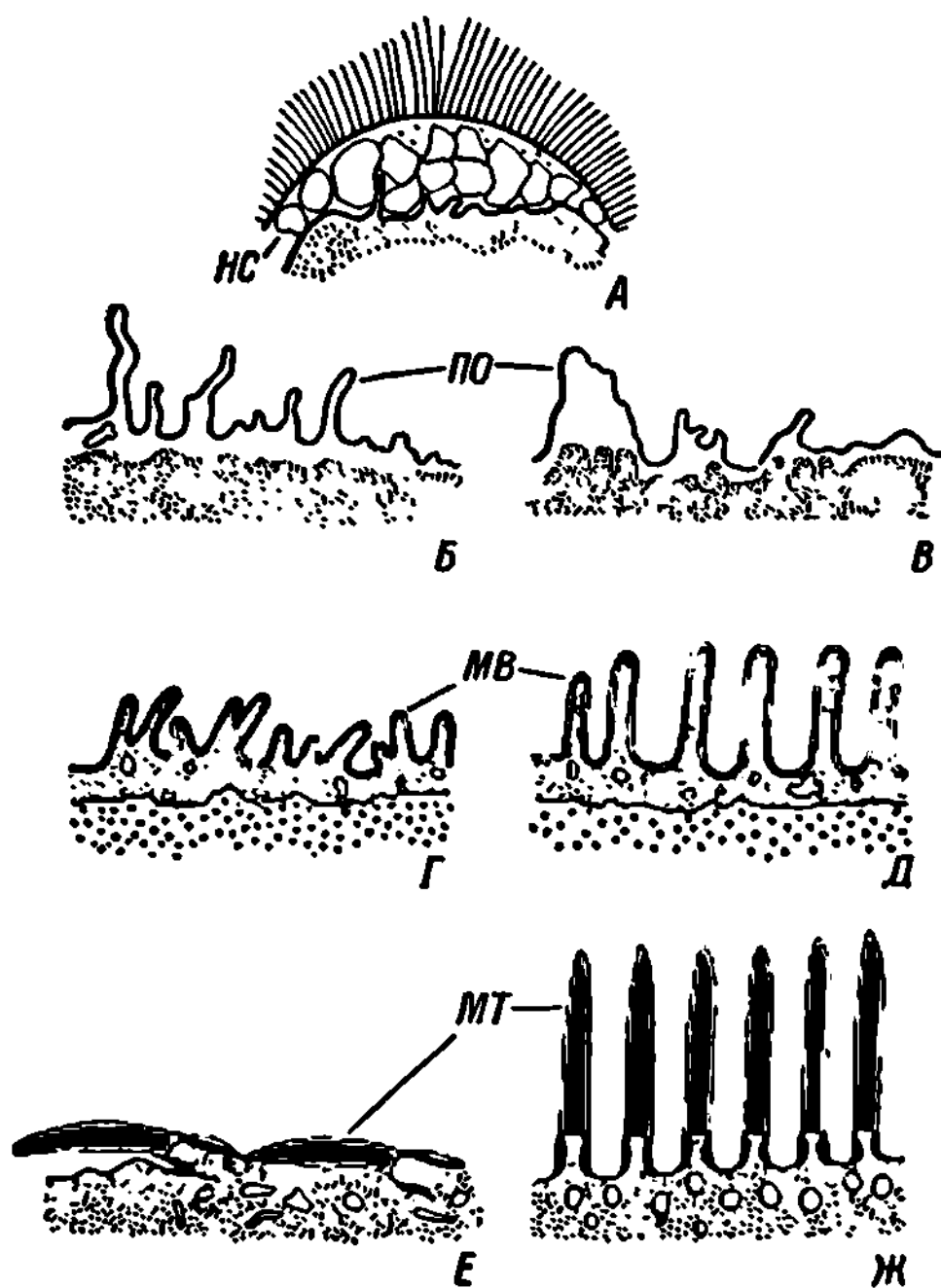


Рис. 22. Формирование поверхностного слоя *T. nodulosus* в процессе превращения онкосферы в процеркоид и развития его в полости тела циклопа (схематизировано). (По: Тимофеев и Куперман, 1972 г.).

А — свободноплавающий корацидий; Б — онкосфера из кишечника циклопа, лишенная наружного слоя; В — процеркоид, окруженный плотной оболочкой, первые сутки развития; Г — формирование неупорядоченно расположенных микроворсинок, вторые и третьи сутки; Д — упорядоченное расположение микроворсинок и их рост в период между четвертыми и седьмыми сутками; Е — формирование микротрихий на поверхности тела процеркоида, седьмые-восьмые сутки; Ж — сформированные микротрихии, восьмые-девятые сутки. НС — наружный слой науплидия; ПО — плотная оболочка онкосферы; МВ — микроворсинки; МТ — микротрихии.

Под базальной пластинкой лежат слои уже сформированных продольных и поперечных мышечных волокон. Далее следует слой субкутикулярных клеток. В отличие от предшествующей стадии развития у 8-дневного процеркоида клетки этого слоя обособляются друг от друга значительным электроннопрозрачным межклеточным пространством. В этот период развития начинает формироваться канал, соединяющий вакуолярный слой кутикулы с субкутикулярными клетками. Канал образуется, по-видимому, за счет мембранных и вакуолярных элементов цитоплазмы клеток погруженного эпителия.

На девятые сутки развития процеркоид *T. nodulosus* полностью сформирован (см. рис. 23).

Таким образом, формирование кутикулы и субкутикулярного слоя процеркоида *T. nodulosus* складывается из следующих этапов:

1) формообразование под защитной оболочкой (первые сутки развития);

2) образование неупорядоченных микроворсинок и исчезновение плотной оболочки (вторые-третьи сутки);

3) упорядочение расположения микроворсинок и генезис внутренних структур (четвертые-седьмые сутки);

4) исчезновение микроворсинок и образование микротрихий (седьмые-восьмые сутки);

5) окончательное формирование микротрихий, кутикулы и субкутикулярного слоя (восьмые-девятые сутки; рис. 22).

Светооптическое исследование полностью сформированного процеркоида *T. nodulosus* показало, что тело его покрыто тонкими щетинками (или волосками) длиной 2—3 мк (рис. 23). При электронномикроскопическом исследовании установлено, что кутикула несет на своей поверхности многочисленные микротрихии (щетинки при светооптическом исследовании), расстояние между которыми колеблется от 500 Å до 0.5 мк (Тимофеев и Куперман, 1968). Микротрихии процеркоидов бывают двух типов — крупные и мелкие (рис. 24). Они состоят из мощной прямоугольной, квадратной или округлой базальной части и отходящей от нее вытянутой бичевидной дистальной. Высота основания крупной микротрихии достигает 0.5—0.8, ширина — 0.5—0.6 мк. Проксимальная часть микротрихии отделена от дистальной плотной пластинкой толщиной около 150 Å. Длина дистальной части микротрихии 2—3 мк. Содержимое этой части представлено набором плотно упакованных трубочек диаметром 70—100 Å и окружено мембраной. Внутри базальной части микротрихии при фиксации глутаральдегидом просматриваются трубочки, гранулы, одна или несколько вакуолей (рис. 25).

Наличие микротрихий, несомненно, связано с паразитическим образом жизни. По своей функции они представляют собой мощный абсорбционный аппарат (Read, 1955; Rothman, 1968; Тимофеев и Куперман, 1968; Тимофеев, 1970), характерный только для такой глубоко специализированной группы паразитических червей, как цестоды. Благодаря им сильно увеличивается поверхность всасывания. Микротрихии служат для увеличения скорости поступления пищевых веществ в организме цестод, что, возможно, является решающим фактором в обеспечении активного роста паразитов на последующих стадиях их развития (плероцеркоид и взрослая особь).

Дифференциация микротрихий на два типа — крупные и мелкие — связана, на наш взгляд, с тем, что крупные микротрихии выполняют, по-видимому, защитную функцию, предохраняя процеркоид от повреждения при сжатии в полости тела циклопа. Они имеют прочное строение и обладают большой эластичностью. Одновременно с опорной эти микротрихии могут выполнять и трофическую функцию, так как в базальных частях их образуются

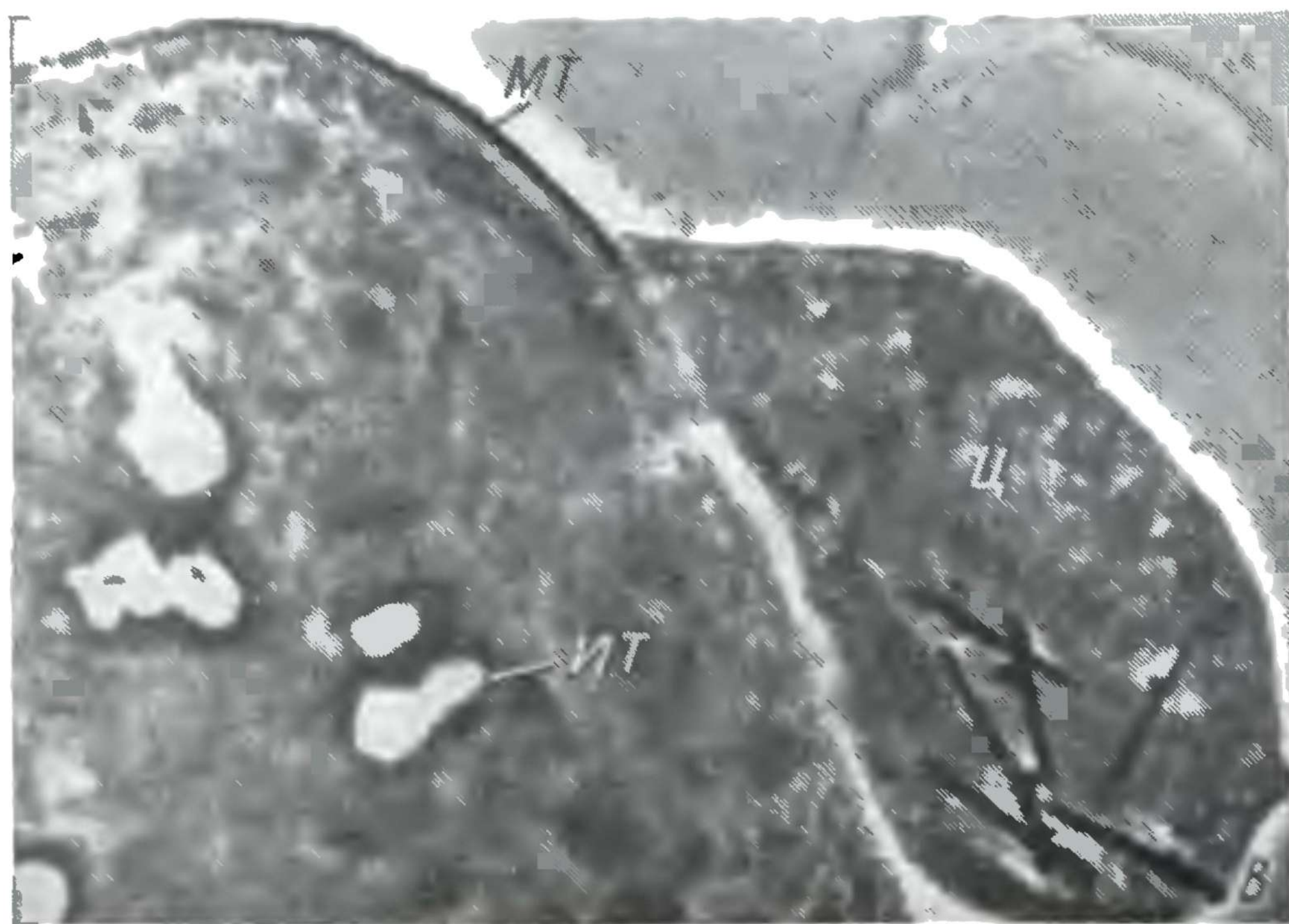
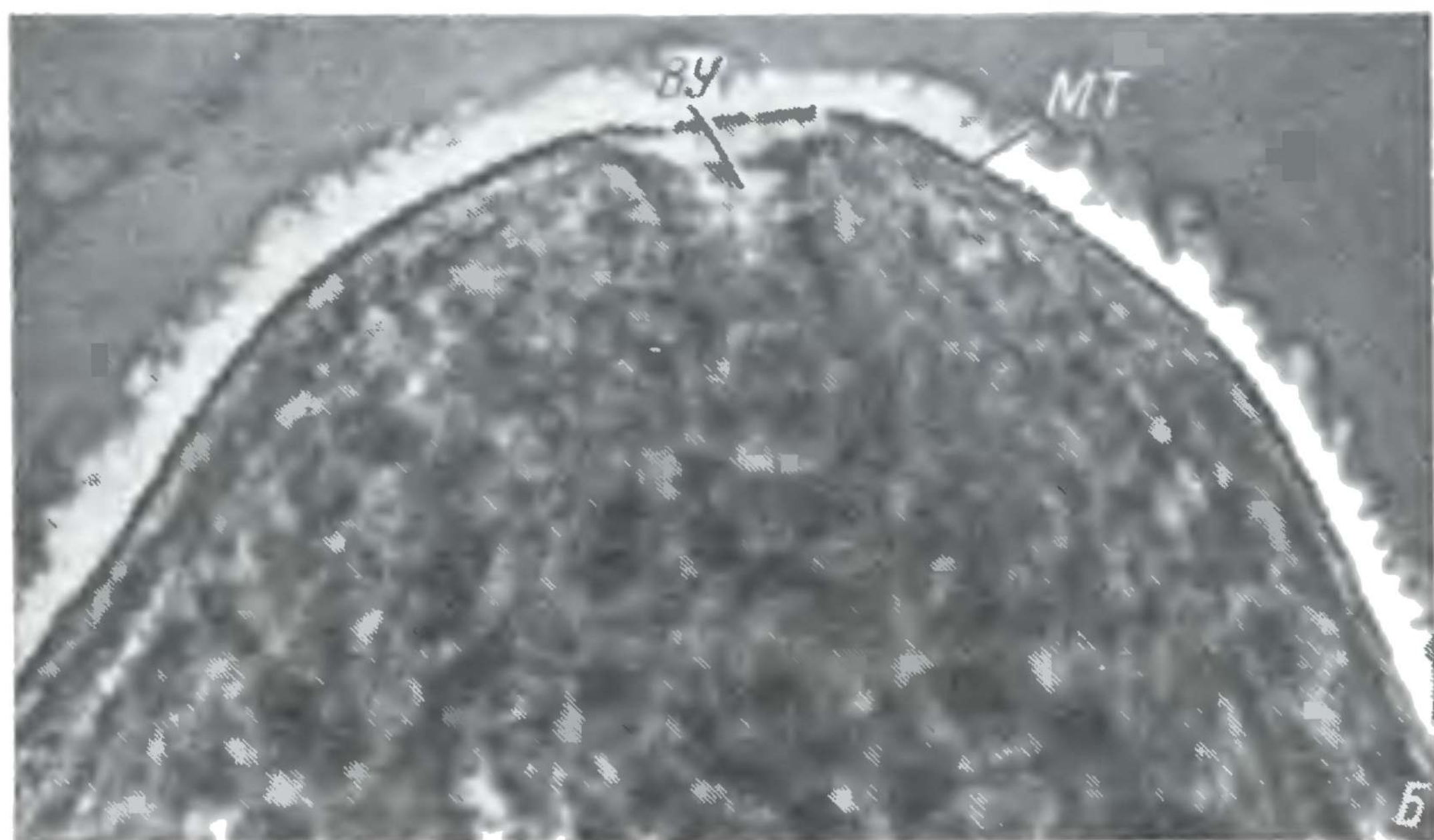
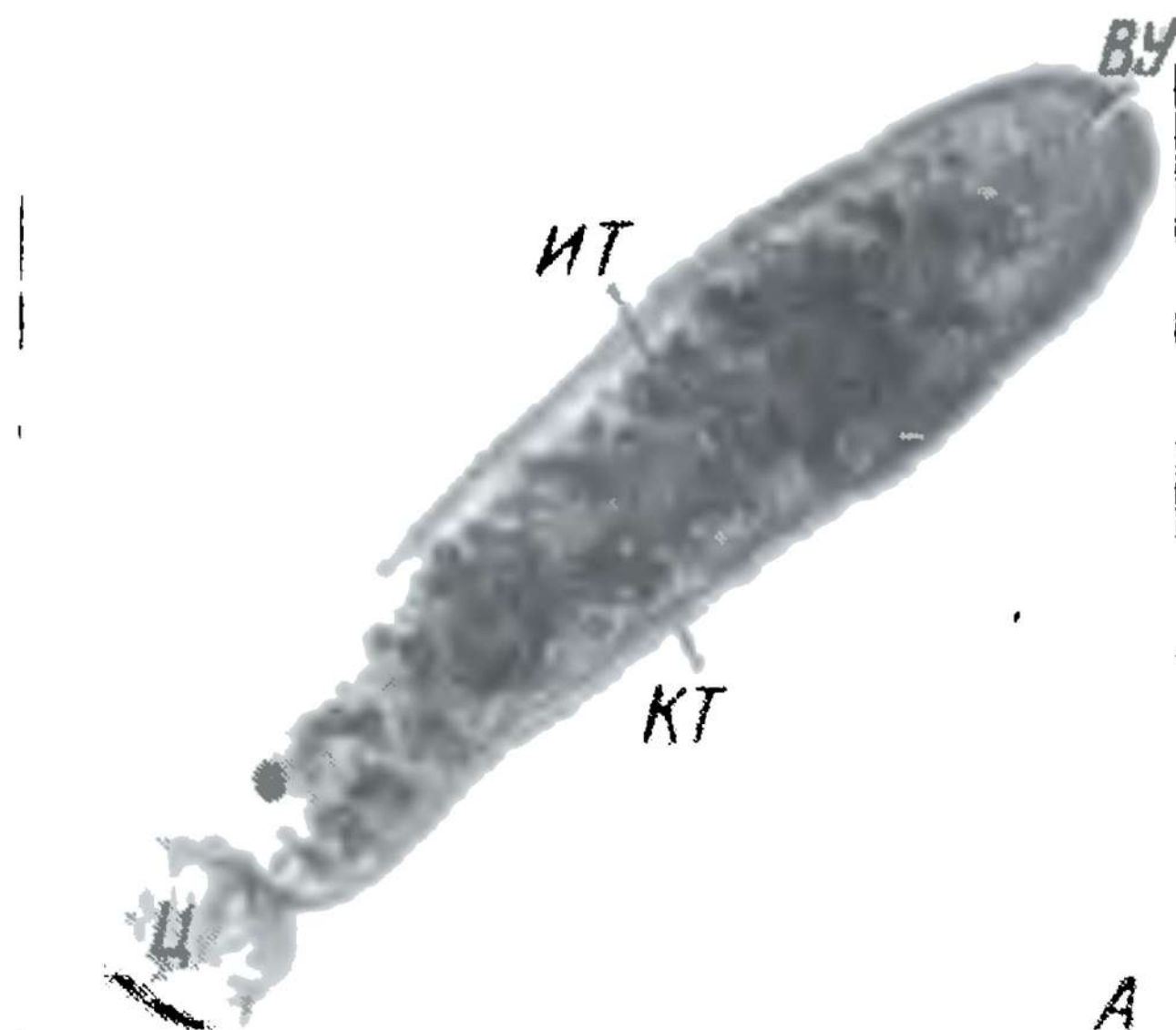


Рис. 23. Общий вид процеркоида *T. nodulosus* и *T. meridionalis*.

А — процеркоид *T. nodulosus* в возрасте 30 дней ($\times 300$); Б — передний участок тела процеркоида *T. meridionalis* ($\times 650$); В — задний участок тела процеркоида *T. meridionalis* ($\times 650$). КТ — кутикула; Ц — церкомер; ВУ — воронкообразное углубление; ИТ — известковые тельца; МТ — микротрихии.

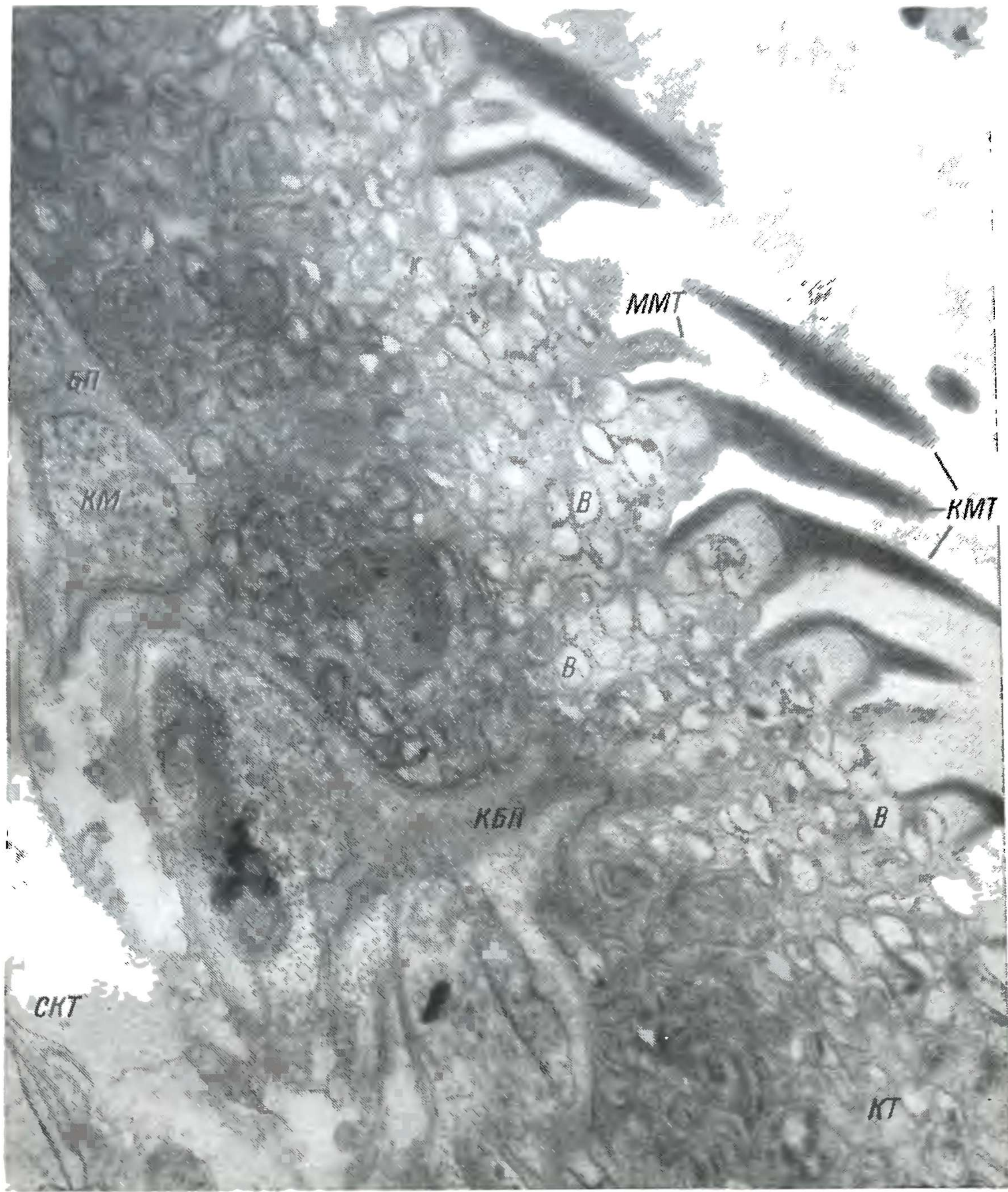


Рис. 24. Микротрихии, кутикула и дистальные отделы субкутикулы процерконда *T. nodulosus*. Электронномикроскоп. фото. $\times 25\ 000$. (По: Тимофеев и Куперман, 1968).

КМТ — крупные микротрихии; *ММТ* — мелкие микротрихии; *КТ* — кутикула; *В* — вакуоли; *КБП* — каналы, пронизывающие базальную пластинку; *БП* — базальная пластинка; *КМ* — кольцевые мышцы; *СКТ* — субкутикула.



Рис. 25. Крупные микротрихии процеркода *T. nodulosus* под электронным микроскопом. Стрелками показаны трубочки в дистальной части микротрихии. $\times 60\,000$. (По: Тимофеев и Куперман, 1968).

БЧМТ — бичевидная часть микротрихии; ДП — пластинка, разделяющая микротрихию на две части; БЗЧМТ — базальная часть микротрихии; В — вакуоль; Т — трубочки.

вакуоли, заполненные плотным содержимым. Мелкие микротрихии располагаются между крупными и защищены ими. Они выполняют, вероятно, только трофическую функцию.



Рис. 26. Соединение субкутикулярной клетки с кутикулой процеркоида *T. nodulosus* при помощи канала. Электронн. микроскоп. фото. $\times 10\,000$. (По: Тимофеев и Куперман, 1968).

КМТ — крупные микротрихии; *КБП* — каналы, пронизывающие базальную пластинку; *БП* — базальная пластинка; *В* — вакуоль; *СБК* — субкутикулярные клетки.

Под микротрихиями расположена собственно кутикула, толщина которой варьирует от 1 до 3 мк. Содержимое кутикулы составляют многочисленные вакуоли, извитые мембраны, митохондрии и гомогенный матрикс. Каждая вакуоль окружена двойной мембраной и иногда содержит электронноплотное вещество (рис. 24). Диаметр вакуолей колеблется от 200 Å до 0.3 мк.

Под кутикулой находится гомогенная базальная пластинка толщиной 0.1—1.0 мк. Кутикула процеркоида соединяется с субкутикулярными клетками при помощи каналов. Субкутикулярная клетка дает начало отростку в виде столбика. Последний проходит сквозь базальную пластинку и чашеобразно расширяется в толще кутикулы. В этом расширении накапливаются вакуоли кутикулы. В самом канале вакуоли не обнаружены, только в месте перехода его в субкутикулярную клетку они встречаются вновь (рис. 26). Диаметр канала 0.10—0.15 мк. Канал заполнен трубочками и окружен мембраной, которая является продолжением цитоплазматической мембраны субкутикулярных клеток. Такой тип соединения кутикулы с субкутикулой у процеркоида отличается от способов соединения этих образований у других цестод и на других фазах развития *T. nodulosus*.

Под базальной пластинкой расположены субкутикулярный слой, в который входят продольная и поперечная мускулатура, субкутикулярные клетки и известковые тельца (рис. 24, 27). Мускулатура субкутикулы представлена мышечными тяжами диаметром 0.5—1.5 мк. Снаружи такой тяж окружен оболочкой, внутреннее содержимое составляют протофибриллы диаметром от 100 до 200 Å. Субкутикулярные клетки процеркоида имеют разнообразную форму. В них обнаруживаются ядро, эндоплазматическая сеть, митохондрии, различные гранулы и вакуоли. Цитоплазма этих клеток заполнена мелкими гранулами звездчатой формы размером 250—300 Å. Такие гранулы рассматриваются как скопление гликогена (Lumsden, 1965). Иногда в цитоплазме клеток встречаются сильно осмирующиеся гранулы, по-видимому, липидной природы.

Строение кутикулы разных отделов тела процеркоида различно. Так, на переднем конце тела процеркоида, где расположено воронкообразное углубление, кутикула очень тонкая (0.1—0.5 мк), на поверхности ее преимущественно мелкие микротрихии (рис. 28). Кутикула церкомера также отличается по строению от кутикулы других частей тела процеркоида (рис. 29). Она тонкая, без крупных микротрихий, на поверхности ее изредка обнаруживаются пальцеобразные выросты. Обращает на себя внимание картина общей дегенерации этого органа. При далеко зашедшей дегенерации микротрихии с поверхности кутикулы исчезают, митохондрии ее теряют кристы и превращаются в крупные вакуоли, кутикула начинает отслаиваться. Цитоплазма клеток церкомера сильно вакуолизируется (рис. 29). При длительном пребывании процеркоида в полости тела циклопа церкомер может отпасть, что, однако, не влияет на жизнедеятельность и инвазионность процеркоида.

Морфология церкомера подтверждает взгляд Б. Е. Быховского (1937, 1957) на церкомер цестод как на филогенетический «остаток» некогда чрезвычайно важного адаптивного образования, гомо-



Рис. 27. Кутикула и субкутикулярные клетки процеркоида *T. podulosus* при малом (6000) увеличении электронного микроскопа. (По: Тимофеев и Куперман, 1968).

КМТ — крупные микротрихии; КТ — кутикула; МФ — миофибриллы; М — митохондрии; СВК — субкутикулярные клетки; Я — ядро; ЭС — эндоплазматическая сеть.

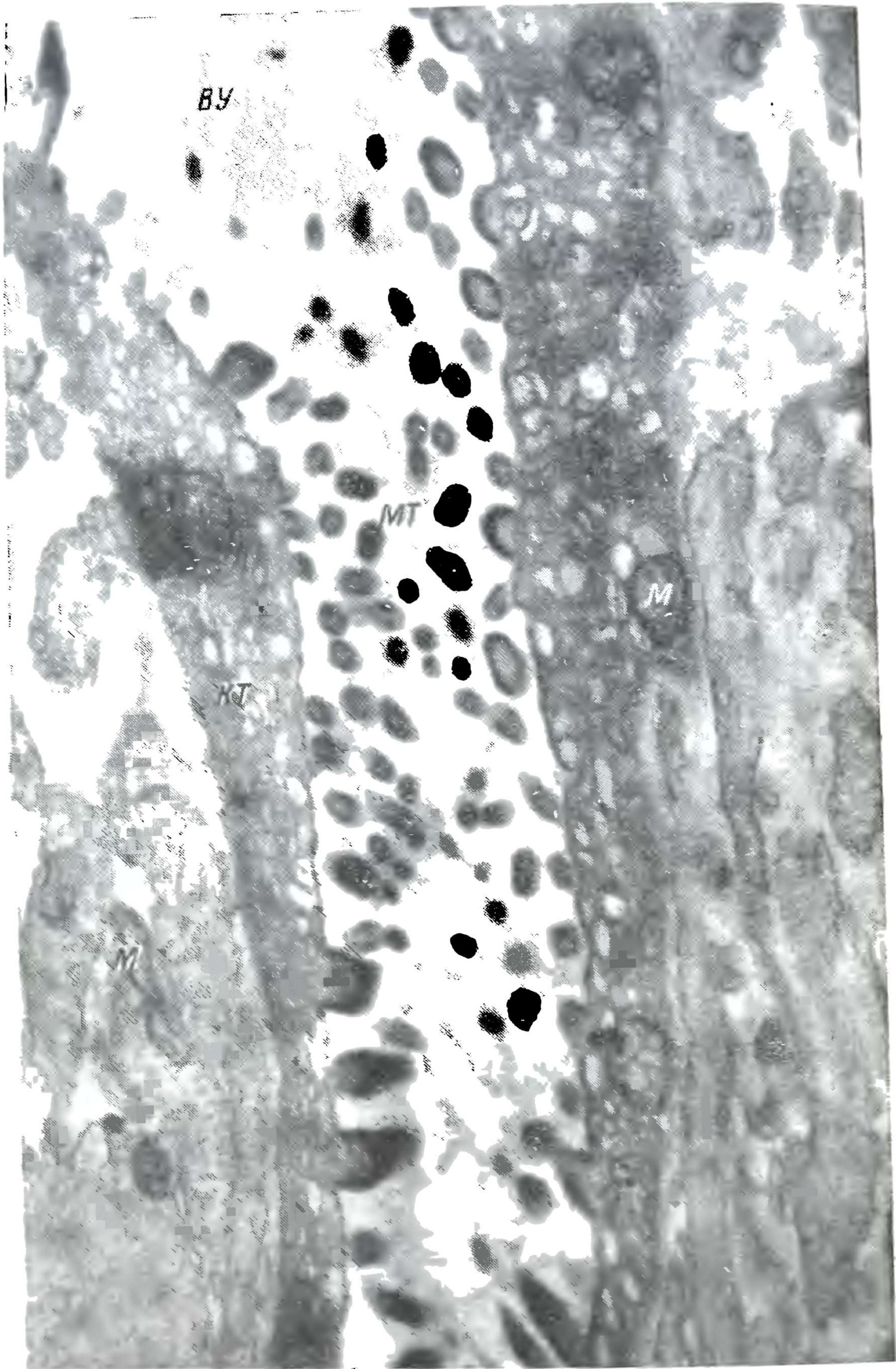


Рис. 28. Воронкообразное углубление на переднем конце тела процеркопда *T. nodulosus*. Электронномикроскоп. фото. $\times 34\ 000$.
(По: Тимофеев и Куперман, 1968).

BU — воронкообразное углубление; *MT* — микротрихии; *KT* — кутикула;
M — митохондрии.

логичного прикрепительному диску *Monogenoidea*. Церкомер формируется путем обособления части процеркоида с тремя парами

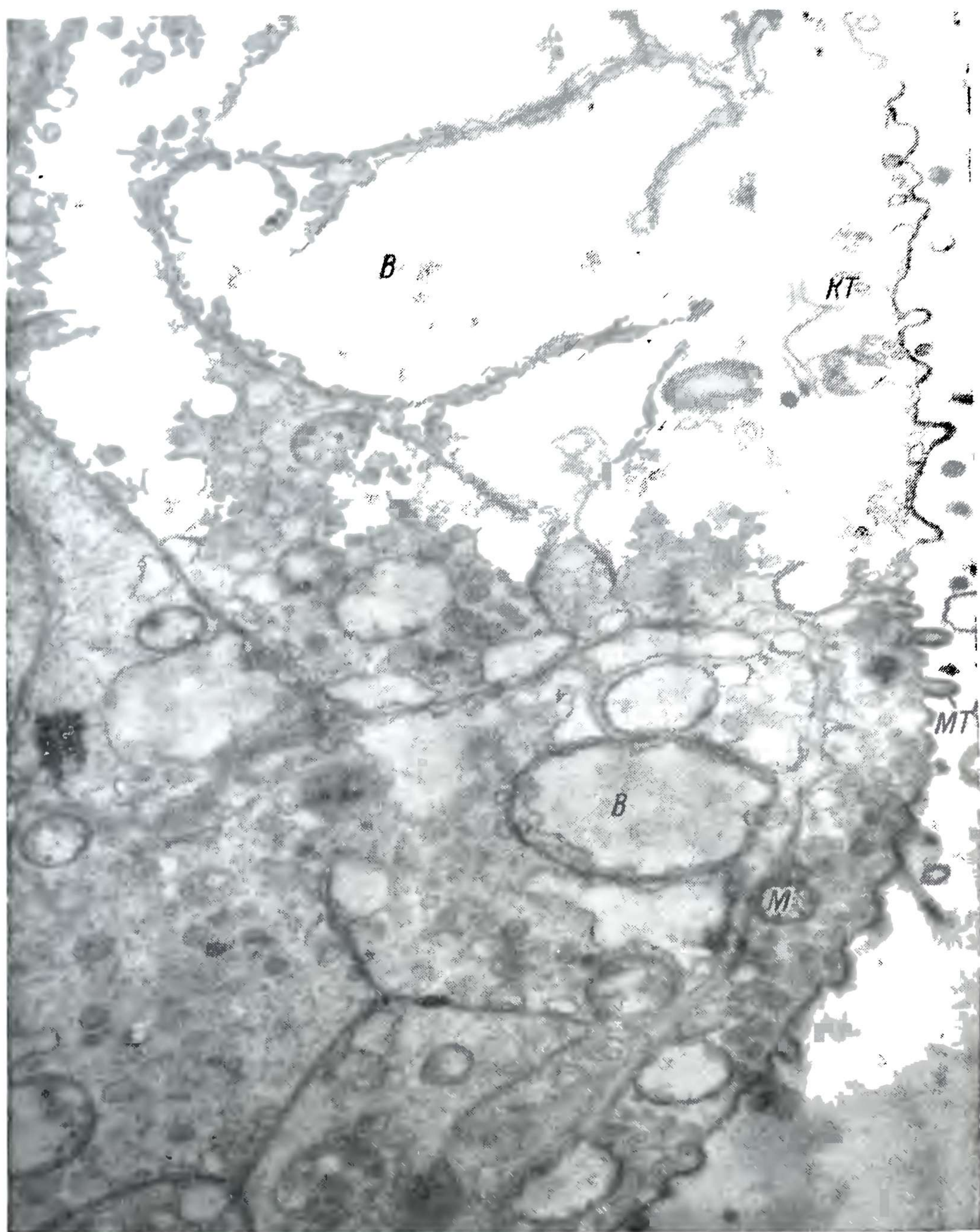


Рис. 29. Ультраструктура церкомера процеркоида *T. nodulosus*.
× 25 000. (По: Тимофеев и Куперман, 1968).

МТ — микротрихии; КТ — кутикула; М — митохондрии; В — вакуоли.

крючьев на заднем конце тела в виде овального или конусовидного придатка, соединенного узкой перетяжкой с телом процеркоида. Срок окончательного формирования церкомера у *Triclaenophorus*, по нашим данным, 7—9 дней при температуре 16—20°.

Длина процеркоида при этом варьирует от 120 до 330 мк. По данным других авторов, образование церкомера заканчивается через 7—14 дней (Janicki, 1918; Michajlow, 1951; Miller, 1952; Ammann, 1955). Одновременно с образованием церкомера на переднем конце тела процеркоида начинает формироваться воронкообразное углубление, к которому подходят протоки фронтальных желез.

Процесс образования выделительной системы начинается еще до появления церкомера. Выделительная система инвазионного процеркоида представлена сложной сетью крупных и мелких каналов (Rosen, 1918; Michajlow, 1934). Вдоль всего тела тянутся четыре главных основных канала 1-го порядка, которые соединяются между собой у шейки церкомера, образуя кольцо. От кольца отходят короткие трубочки, открывающиеся у основания церкомера. Продольные каналы соединены поперечными каналами 2-го и 3-го порядка, в результате чего образуются пять-шесть неправильных колец. От главных каналов отходят многочисленные разветвления, образующие густую сеть в паренхиме процеркоида (рис. 30). В задней части процеркоида имеется несколько отверстий выделительной системы. У живых личинок, прижатых покровным стеклом, под кутикулой видны многочисленные протонефридиальные клетки с мерцательным пламенем, от которых отходят тонкие трубочки, соединяющиеся между собой в общий канал. Число таких клеток достигает 70 и более в одной личинке. Выделительная система может простираться также и в церкомер, куда проходят до четырех выделительных сосудов.

Начало формирования известковых телец у процеркоида *T. nodulosus* наблюдалось нами на пятый день его развития. Размер и число их невелико. Позднее число их значительно возрастает. В процеркоидах *T. nodulosus* число известковых телец равно 55—60, размер их 5—11 мк. У *T. meridionalis* число их сильно варьирует (от 7 до 43), размер — 10—12 мк. У процеркоидов *T. orientalis* 15—40 известковых телец размером до 20 мк. Известковые тельца субкутикулярного слоя по строению и генезису сходны с таковыми у других цестод. Известковые гранулы развиваются в известковой клетке, причем ядро этой клетки смещается к периферии. Развитие и строение известковой гранулы у *T. nodulosus* аналогично описанным для плероцеркоида *Schistocephalus pungitii* (Тимофеев, 1964б). К. Яницкий (Janicki, 1918) отметил некоторую симметрию в расположении известковых телец у процеркоида *T. nodulosus*. По наблюдениям В. Михайлова (Michajlow, 1934), они образуют четыре группы, которые тянутся вдоль главных каналов выделительной системы и связаны с последней.

Окончательное формирование процеркоида у видов *Triaenophorus* завершается на седьмой-десятый день, и личинка становится инвазионной. К этому времени на переднем конце тела имеется воронкообразное углубление, на дне которого открываются про-

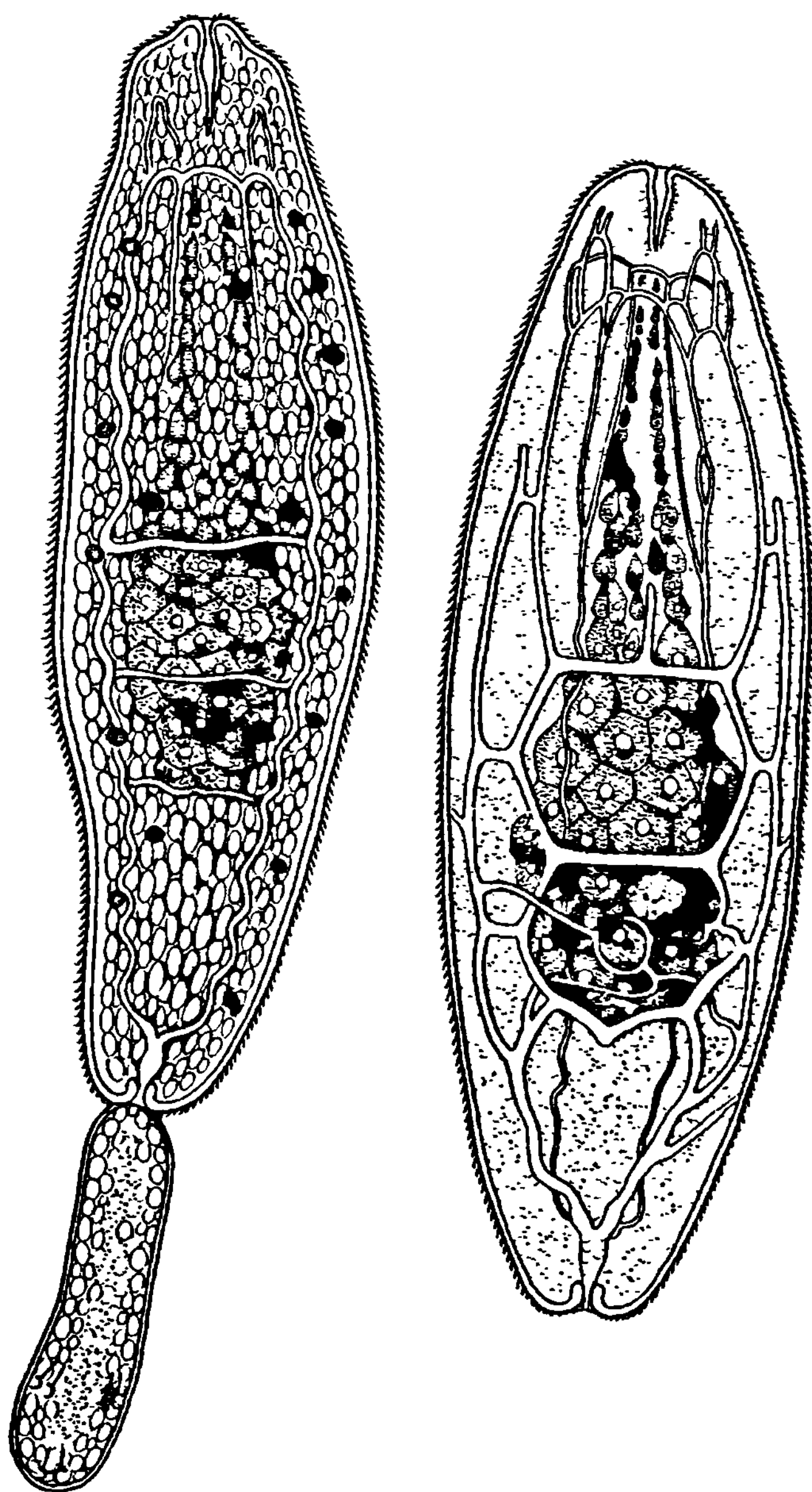


Рис. 30. Сеть выделительной системы процеркоида *T. nodulosus*. (По: Rosen, 1918).

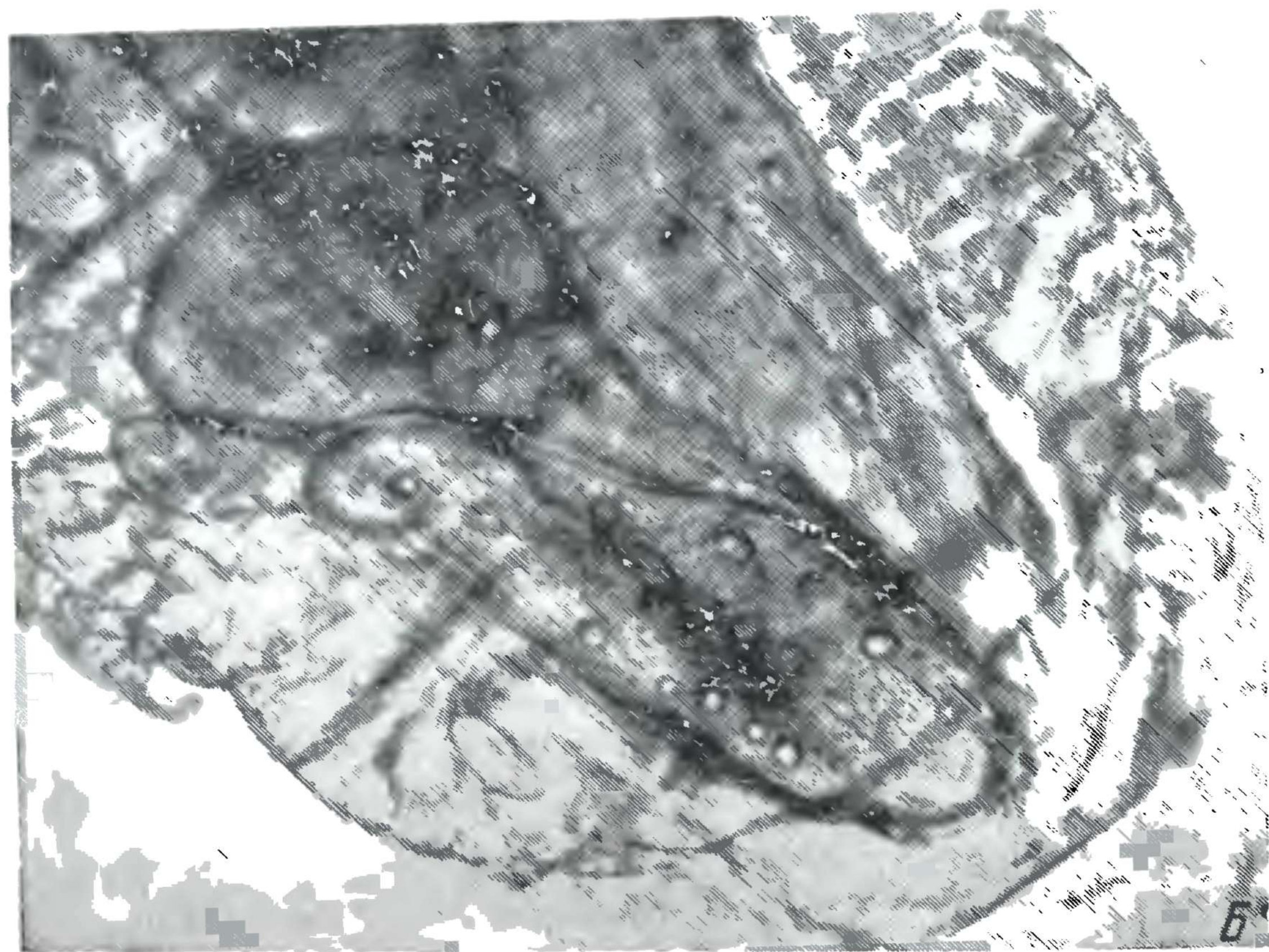
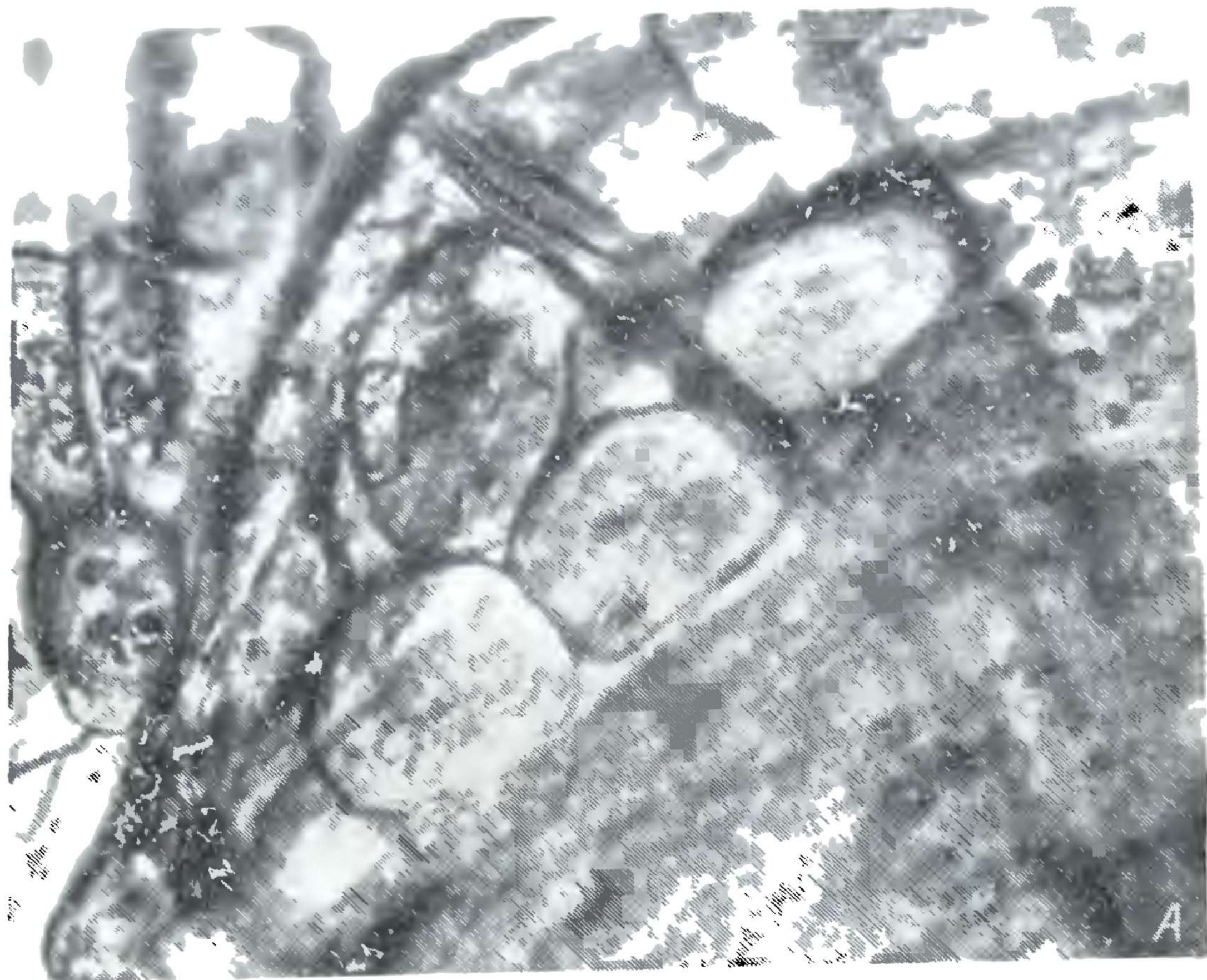


Рис. 31. Процерконды *T. nodulosus* в полости тела циклопа *C. strenuus*. $\times 300$.

А — через 2 дня после заражения; Б — через 30 дней после заражения.

токи фронтальных желез, кутикула покрывает тело личинки, под кутикулой образуется мускулатура, в субкутикуле и паренхиме — сеть выделительной системы и крупные известковые тельца, церкомер четко отграничен от тела процеркоида (рис. 31). Размеры инвазионных процеркоидов видов *Triaenophorus* на седьмой-десятый день развития следующие: *T. amurensis* в полости тела *Acanthocyclops languidoides* — 120—220, *T. nodulosus* в *Cyclops strenuus* — 185—330, *T. crassus* в *Cyclops vicinus* — 275—330 мк.

Существенное влияние на сроки развития и рост процеркоидов *Triaenophorus*, как и других представителей отряда *Pseudophyllidea*, оказывает температура окружающей среды. Специальное исследование по влиянию температуры на процеркоидов *T. nodulosus* было проведено К. Фогтом (Vogt, 1938). Из однородного материала (7-дневные процеркоиды, интенсивность заражения 2—3 процеркоида в циклопе) были получены три группы по 150 циклопов в каждой, которые содержались при температуре 4.0, 8.5, 14.5°. Результаты опытов приведены в табл. 21.

Т а б л и ц а 21

Рост процеркоидов *T. nodulosus* в теле циклопов при разной температуре. (По: Vogt, 1938)

Возраст процеркоидов (в днях)	Средние размеры (в мк) при			Возраст процеркоидов (в днях)	Средние размеры (в мк) при		
	4.0°	8.5°	14.5°		4.0°	8.5°	14.5°
7	177	182	174	13	227	243	271
8	184	199	190	14	234	255	295
9	200	221	225	15	245	272	317
10	214	225	228	16	260	295	334
11	220	230	236	17	283	326	345
12	222	236	253				

Из табл. 21 видно, что низкие температуры замедляют рост процеркоида. Процеркоиды, содержащиеся при температуре 4.0°, на тринадцатый день развития достигают таких же размеров, что и процеркоиды, содержащиеся при 14.5°, через 10 дней. Температура влияет также на сроки формирования церкомера. Так, церкомер процеркоида при температуре 4.0° образуется на девятый день, при 8.5° — на восьмой и при 14.5° — на седьмой (Vogt, 1938).

Результаты наших опытов по развитию процеркоидов показали, что при низких температурах (4—5°) у *T. nodulosus* и *T. crassus* церкомер формировался не ранее чем через 30 дней, это не совпадает с данными К. Фогта (Vogt, 1938). При температуре 9—10° формирование церкомера происходило на одиннадцатый-двенадцатый день, при 16—20° — на седьмой-девятый. Для сравнения

приведем сведения о влиянии температуры на срок созревания у других представителей отряда *Pseudophyllidea*. Так, процеркоиды *Digramma interrupta* при 15—20° достигают инвазионного состояния на тринадцатый-четырнадцатый день, при 20—22° — на десятый-двенадцатый (Дубинина, 1953), процеркоиды *Diphyllbothrium latum* при 14—20° — на четырнадцатый-шестнадцатый день (Морозова, 1955).

Первые промежуточные хозяева и факторы, влияющие на их заражение

Веслоногие ракообразные как первые промежуточные хозяева *T. nodulosus* были впервые описаны Яницким (Janicki, 1918) и Розеном (Rosen, 1918). В качестве хозяев этого паразита ими отмечены экспериментально зараженные копеподы из водоемов Швейцарии — представитель группы *Cyclops strenuus*, а также *Eudiaptomus gracilis* и *Paracyclops fimbriatus*. В дальнейшем экспериментально были получены относительно полные сведения о первых промежуточных хозяевах *T. nodulosus* из водоемов Польши (Michajlow, 1932b, 1953, 1962) и *T. nodulosus* и *T. crassus* из водоемов Канады (Miller, 1943a; Watson a. Price, 1960).

Естественное заражение циклопов процеркоидами *Triaenophorus* удалось впервые обнаружить канадским исследователям в результате многолетнего изучения сборов планктона из оз. Геминг (Watson, Lawler, 1965). В качестве основного промежуточного хозяина *T. nodulosus* и *T. crassus* в водоемах Северной Америки рассматривается ими один вид циклопов — *Cyclops bicuspidatus* v. *thomasi*, что вполне согласуется с данными экспериментального заражения, полученными ранее (Miller, 1943a; Watson a. Price, 1960). Роль основного промежуточного хозяина *T. nodulosus* и *T. crassus* в Европе отводится некоторым представителям подсем. Cyclopinae — *C. strenuus* и *C. vicinus* (Michajlow, 1962).

Однако проблема первых промежуточных хозяев *Triaenophorus* не может быть полностью решена без проведения сравнимых исследований на большей части ареала этих цестод в Европе (кроме Польши) и Азии (Michajlow, 1962), тем более что видовой состав *Triaenophorus* расширился и в последнее время описано 3 новых вида этого рода (Куперман, 1968a).

В последнее время нами были выявлены в эксперименте потенциальные первые промежуточные хозяева видов рода *Triaenophorus* из разных водоемов Советского Союза и проведена оценка их роли как хозяев этих цестод в природе (Куперман и Монаков, 1972). Веслоногие ракообразные для опытов отлавливались в Рыбинском водохранилище, оз. Большой Харбей Большеземельской тундры, бассейне р. Амура, оз. Курильском на Камчатке. Основной объем экспериментов выполнен на материале из Рыбинского

водохранилища. Были получены чистые культуры копепод определенного вида, пола, возраста и стадии развития. Исходным материалом для заражения послужили корацидии *T. nodulosus*, *T. crassus*, *T. amurensis* и *T. orientalis*.

Экспериментальному заражению корацидиями *T. nodulosus* подвергались 23 вида копепод из Рыбинского водохранилища: 8 видов Calanoida и 15 видов Cyclopoida. В экспериментах с *T. crassus* заражению подвергались 7 видов Calanoida и 16 видов Cyclopoida. Результаты опытов отражены в табл. 22, 23. Корацидиями *T. nodulosus* заразились 4 из 8 видов Calanoida и все 15 видов циклопов, участвовавших в опытах. Корацидиями *T. crassus* заразились 3 из 7 видов Calanoida и 13 из 16 видов Cyclopoida. Анализ образа жизни, экологии, характера питания каждого вида веслоногих Рыбинского водохранилища с учетом степени, интенсивности их заражения и характера развития процеркоидов в них позволяет наметить пять групп копепод как первых промежуточных хозяев *Triaenophorus* в этом водоеме.

В I группу входят основные первые промежуточные хозяева *Triaenophorus*. Это копеподы, наиболее сильно и с высокой интенсивностью заражавшиеся корацидиями *Triaenophorus* в эксперименте и массово представленные в прибрежье в весенне-летний период: *Cyclops strenuus*, *C. vicinus*, *C. insignis*, *Microcyclops varicans*, *M. bicolor*, *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* (табл. 22, 23).

Представители рода *Cyclops* относительно велики по размерам (до 1 мм), встречаются в массе в весенне-летний период как в прибрежье, так и в планктоне открытых частей водоема. По характеру питания все они активные хищники, предпочитающие пищу животного происхождения (простейших, коловраток, молодь ракообразных). Организмы размером до 70—80 мк обычно они заглатывают целиком, более крупных предварительно разрушают челюстями.

Microcyclops varicans и *M. bicolor*, хотя и значительно меньше по величине представителей рода *Cyclops* (длина 0.3—0.5 мм), способны, однако, заглатывать частицы, равные размерам корацидия, и сильно заражаться обоими видами паразитов с весьма высокой интенсивностью. Оба рачка наиболее массовы в прибрежье среди зарослей растительности ранней весной и летом. По характеру питания — полифаги, использующие в пищу, помимо водорослей, простейших, мелких коловраток и скопление детрита. Высокая степень заражения наблюдается у видов *Cyclops* и *Microcyclops* разных стадий развития и пола у копеподитов IV—V стадий, взрослых самцов и самок. У некоторых циклопов интенсивность заражения достигает 30 процеркоидов в одном рачке (*C. vicinus*).

Eudiaptomus gracilis и *E. graciloides* сильно заражаются обоими видами *Triaenophorus*. Однако важно подчеркнуть тот факт, что

Т а б л и ц а 22

Результаты экспериментального заражения копепод
Рыбинского водохранилища корацидиями *T. nodulosus*

Вид копепод	Пол, стадия	Число копе- под в опыте	Число зара- зившихся	° зараже- ния	Среднее число про- церкоидов в одном рачке
I группа					
<i>Cyclops strenuus</i>	♀, ♂, V	82	82	100	3.6
<i>C. insignis</i>	♀	30	30	100	5.8
<i>C. vicinus</i>	♀	28	26	93	7.0
<i>Microcyclops varicans</i>	♀, V	36	36	100	5.7
<i>M. bicolor</i>	♀	30	30	100	3.5
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	♀	23	23	100	2.7
	♂	46	0	0	0
<i>E. gracilis</i>	♀	36	24	66	2.9
II группа					
<i>Cyclops kolensis</i>	♀, ♂, V	37	37	100	10.5
<i>Mesocyclops oithonoides</i>	♀	30	26	86	2.3
<i>Macrocyclops fuscus</i>	♂	27	27	100	8.6
	♀	26	6	23	2.0
<i>Eudiaptomus coeruleus</i>	♀	20	19	95	3.1
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i>	♀	26	20	77	2.4
<i>Acanthocyclops bicuspidatus</i>	♀	25	20	80	3.3
<i>Eucyclops macrurus</i>	♀	28	16	57	1.0
<i>Acanthocyclops viridis</i>	IV, V	49	0	0	0
	♀	25	5	20	6.0
<i>A. vernalis</i>	♀	23	1	4.3	2.0
III группа					
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	♀	37	35	94.6	7
<i>Eucyclops serrulatus</i>	♀	40	32	80	4.3
IV группа					
<i>Hemidiaptomus amblyodon</i>	♀, ♂	25	0	0	0
<i>Diaptomus mirus</i>	♀	37	0	0	0
V группа					
<i>Heterocope appendiculata</i>	♀	25	0	0	0
<i>Eurytemora velox</i>	♀	25	0	0	0

Т а б л и ц а 23

Результаты экспериментального заражения копепод Рыбинского водохранилища корацидиями *T. crassus*

Вид копепод	Пол, стадия	Число копе-под в опыте	Число зара-зившихся	о зараже-ния	Среднее число про-черковидов в одном рачке
I группа					
Cyclops strenuus	♀, ♂ IV, V	37 34	35 34	92.5 100	4.5 4.0
C. vicinus	♀	28	24	85.7	4.3
C. insignis	♀	32	20	62.5	2.6
Microcyclops varicans	IV, V	30	26	86.6	6.4
M. bicolor	♀	30	24	80	4.0
Eudiaptomus graciloides	♀	22	22	100	1.3
	♀	44	0	0	0
E. gracilis	♀	28	18	64	1.8
II группа					
Cyclops kolensis	♀, ♂, V	32	32	100	4.0
Macrocyclops albidus	IV, V	20	20	100	—
	♀	31	0	0	0
M. fuscus	♀	25	15	60	1.3
	♀	25	0	0	0
Acanthocyclops bicuspidatus	♀	20	10	50	5.0
A. viridis	♀	25	4	16	1.8
	IV, V	30	0	0	0
Mesocyclops oithonoides	♀	20	3	15	1.3
Eudiaptomus coeruleus	♀	32	4	12.5	4.5
III группа					
Mesocyclops leuckarti	♀	70	55	78.5	6.2
Eucyclops serrulatus	♀	38	5	13	2.0
IV группа					
Hemidiaptomus amblyodon	♀, ♂ ♀, V	25 25	0 0	0 0	0 0
Diaptomus mirus	♀				
V группа					
Acanthocyclops vernalis	♀	25	0	0	0
A. gigas	♀	25	0	0	0
Eucyclops macrurus	♀	28	0	0	0
Acanthodiaptomus denticornis	♀	30	0	0	0
Heterocope appendiculata	♀	25	0	0	0

самцы и их копепоидитные стадии *Eudiaptomus graciloides* не заразились корацидиями *T. nodulosus* и *T. crassus* в эксперименте, тогда как самки этого вида оказались зараженными весьма сильно. Эти копепоиды ведут планктонный образ жизни, массовы в прибрежье, по характеру питания — грубые фильтраторы, отдающие предпочтение крупным оформленным пищевым частицам, взвешенным в воде, размером от 10 до 75 мк.

Во II группу отнесены веслоногие, способные к заражению корацидиями *T. nodulosus* или *T. crassus* в разной степени, но играющие по тем или иным причинам менее существенную роль как промежуточные хозяева этих цестод (табл. 22, 23).

Cyclops kolensis, хотя и заражается на 100% с высокой интенсивностью корацидиями обоих видов *Triaenophorus*, все же не может быть отнесен к основным хозяевам этих цестод, поскольку встречается в планктоне пелагиали и лишь в холодное время года (ранняя весна, поздняя осень и зима), т. е. в той зоне водоема и в тот период, когда основная масса корацидиев отсутствует. Роль *Eudiaptomus coeruleus* и *Acanthodiaptomus denticornis* в жизненном цикле *Triaenophorus* невелика, так как они обитают обычно во временных водоемах и прудах. *Mesocyclops oithonoides* интенсивно заражаются *T. nodulosus* и заметно слабее *T. crassus*. Это массовая форма летнего планктона водохранилища, постоянно встречающаяся и в прибрежной зоне. По всей вероятности, роль этого вида циклопов как хозяина *T. nodulosus* довольно значительна, несмотря на массовое развитие их не в весенний, а в летний период. *Acanthocyclops bicuspidatus* сильно инвазируется обоими видами паразитов. Однако он весьма малочислен, хотя постоянно и встречается в прибрежье. Также малочисленны в прибрежье *Eucyclops macrurus* и *Acanthocyclops vernalis*, заразившиеся в эксперименте только *T. nodulosus*.

Опыты по заражению *Acanthocyclops viridis* показали, что копепоиды IV—V стадий, отловленные в начале мая, не заразились обоими видами паразитов, тогда как взрослые самки этого вида заразились, хотя и в невысокой степени. Одновременно поставленные опыты, в которых копепоидам предлагались различные виды пищи (водоросли, простейшие и т. д.), меченные радиоактивным углеродом, показали, что подопытные животные практически не питались в это время, а существовали, по-видимому, за счет жировых накоплений, сохранившихся с зимнего периода.

В опытах с *Macroscyclops fuscus* самки этого вида корацидиями *T. crassus* не заразились, а корацидиями *T. nodulosus* — в слабой степени при двух повторностях опыта. В то же время самцы этого вида сильно инвазировались *Triaenophorus*. Самки *Macroscyclops albidus* в мае—июне не заразились корацидиями *T. crassus*, но в феврале—марте копепоиды этого вида сильно заразились данным паразитом.

Циклопы родов *Acanthocyclops* и *Macrocyclops* многочисленны и широко распространены в водоеме как в прибрежье, так и в открытых частях. Характер их питания и способ приема пищи сходен с таковыми у видов рода *Cyclops* (Дзюбан, 1937, Монаков, 1959). Несмотря на это, роль их как хозяев *Tranphos* в водохранилище, вероятно, невелика, так как они обитают в придонных слоях воды, где могут использовать в пищу в основном лишь погибающих корацидиев.

В полости тела всех копепод I и II групп развитие личинок протекает нормально и завершается формированием инвазионных процеркоидов.

III группу составляют циклопы *Mesocyclops leuckarti* и *Eucyclops serrulatus*, которые охотно поедают и легко заражаются корацидиями *T. nodulosus* и *T. crassus* (табл. 22, 23). Однако развитие процеркоидов в полости тела этих циклопов приостанавливается через несколько дней после заражения, прекращается их рост, что связано, вероятно, с особенностями физиологии и биохимии этих циклопов, условия в которых не отвечают требованиям, необходимым для полного формирования процеркоида. Сходную картину наблюдали у *T. nodulosus* и других цестод отряда *Pseudophyllidea* — *Bothriocephalus claviceps*, представителей сем. *Ligulidae* (Michajlow, 1932b; Jarecka, 1959; Дубинина, 1966; Halvorsen, 1968).

В IV группу входят веслоногие, не заразившиеся в эксперименте обоими видами *Tranphorus*, — *Hemidiaptomus amblyodon* и *Diaptomus mirus* (табл. 22, 23). Это типичные обитатели временных водоемов. *Hemidiaptomus amblyodon* способен заглатывать корацидиев, но в кишечнике его они полностью погибают и перевариваются — можно наблюдать большое число крючьев переваренных онкосфер. Аналогичные данные относительно *H. amblyodon* получены ранее В. Михайловым (Michajlow, 1932b).

Копеподы, включенные в III и IV группы, не могут служить первыми промежуточными хозяевами *T. nodulosus* и *T. crassus*.

В V группу включены условно копеподы, которых не удалось пока по неясным для нас причинам заразить корацидиями *T. nodulosus* или корацидиями *T. crassus* (табл. 22, 23). Состав этой группы для *T. crassus* гораздо шире, чем для *T. nodulosus*. Следует отметить большую специализацию *T. crassus* к первым промежуточным хозяевам по сравнению с *T. nodulosus*, что проявляется и на последующих фазах жизненного цикла. Так, *T. crassus* имеет также более узкий круг и вторых промежуточных хозяев, чем *T. nodulosus*.

Наряду с многочисленными опытами по заражению копепод из Рыбинского водохранилища мы произвели заражение некоторых видов веслоногих из озер Большеземельской тундры, бассейна р. Амура и оз. Курильского на Камчатке. В озерах Харбейской системы Большеземельской тундры ведущей формой среди копепод,

отловленных в июле, оказались *Acanthocyclops viridis*. Самки этого вида подвергались заражению корацидиями *T. nodulosus* из того же водоема. Все циклопы, использованные в эксперименте, заразились на 100% с интенсивностью заражения от 3 до 10 процеркоидов в рачке. В бассейне р. Амура эксперименты по заражению проводились с копеподами, отловленными в прибрежной зоне оз. Болонь и его протоков, соединяющихся с Амуром. Среди отловленных циклопов постоянно преобладали виды *Acanthocyclops languidoides*, *A. vernalis*, *Mesocyclops asiaticus*, *M. oithonoides* и *M. leuckarti*. Из перечисленных циклопов наиболее интенсивному заражению корацидиями *T. amurensis* и *T. orientalis* подвергся встречающийся в значительном количестве *Acanthocyclops languidoides*. Среди других копепод оказались зараженными *Mesocyclops oithonoides* и *M. leuckarti*. В последнем развитии процеркоидов *T. amurensis* и *T. orientalis* приостанавливалось и не заканчивалось их окончательным формированием, равным образом как и у *T. nodulosus* и *T. crassus* (Куперман, 1967б).

Наряду с этим корацидиями амурских видов *Triaenophorus* легко инвазировались виды *Cyclops strenuus* и *Acanthodiptomus denticornis* из Рыбинского водохранилища. Опыты по заражению *Cyclops scutifer* из оз. Курильского на Камчатке — единственного вида веслоногих ракообразных этого водоема — корацидиями *T. nodulosus* и *T. crassus* из Рыбинского водохранилища дали положительные результаты. Циклопы заразились на 92% корацидиями *T. nodulosus* и на 80% — *T. crassus* с интенсивностью 1—3 процеркоида в циклопе.

Полученные данные дают основание для вывода о том, что определенные виды копепод не могут быть универсальными первыми промежуточными хозяевами для больших географических зон. Так, к основным промежуточным хозяевам *Triaenophorus* в Рыбинском водохранилище можно отнести 7 видов копепод (I группа; табл. 22, 23). Однако эти копеподы не универсальны для других водоемов. Как видно из экспериментов в озерах тундры, *Acanthocyclops viridis*, по всей вероятности, — один из основных источников заражения рыб *Triaenophorus*, тогда как в Рыбинском водохранилище его можно отнести к менее важным хозяевам этих паразитов. В бассейне р. Амура одним из наиболее существенных хозяев *T. amurensis* и *T. orientalis* является, по-видимому, *Acanthocyclops languidoides*, для цестод озер Камчатки — *Cyclops scutifer*.

По данным В. Михайлова (Michajlow, 1962), из 14 видов копепод водоемов Польши, использованных в опытах с *T. nodulosus*, и 3 видов — с *T. crassus*, первым заразились 11 и последним все 3. К основным промежуточным хозяевам для этих паразитов отнесены 2 вида циклопов — *Cyclops strenuus* и *C. vicinus*. Эксперименты по заражению 19 видов копепод и выявлению естественного заражения в водоемах Канады позволили считать основным

промежуточным хозяином *Triaenophorus* в Северной Америке один вид циклопов — *Cyclops bicuspidatus* v. *thomasi* (Miller, 1952; Watson a. Price, 1960; Watson, Lawler, 1965).

Приведенные материалы из Польши, Канады и СССР подтверждают факт широкого распространения феномена паразитологического викарирования, состоящего в замене одного вида хозяина паразита другим в разных географических областях, на что ранее указывали некоторые авторы (Guttowa, 1961; Michajlow, 1962). Таким образом, для одного и того же вида паразита в разных водоемах промежуточными хозяевами могут быть различные виды веслоногих ракообразных, что определяется как видовым составом копепод в водоеме, так и особенностями их биологии и экологии.

Проведенные эксперименты позволили уточнить некоторые причины, обуславливающие заражение ракообразных и развитие в них процеркоидов цестод отряда *Pseudophyllidea*.

1. Весьма существенным для заражения ракообразных является прежде всего способ приема пищи (Watson a. Price, 1960; Шульман и Рыбак, 1964). Действительно, большая группа ракообразных — *Cladocera*, тонкие фильтраторы, питающиеся бактериями, мелкими водорослями и др., не может проглотить сравнительно крупных корацидиев и поэтому не служит хозяевами *Pseudophyllidea*. Хищные *Cladocera* измельчают и высасывают жертву. Веслоногие рачки *Cyclopoidea* широко используются паразитами как промежуточные хозяева, так как большинство из них по способу питания — активные хищники, поедающие турбелларий олигохет, молодё ракообразных, коловраток и простейших (Рылов, 1948), которые по величине и форме близки к корацидиям. Даже встречающиеся среди копепод фильтраторы (представители сем. *Diaptomidae*), способные отфильтровывать частицы до 75 мк, могут быть промежуточными хозяевами цестод.

2. Весьма важное значение для заражения ракообразных имеют также экологические, фенологические факторы и физиологическое состояние копепод в момент заражения, на что справедливо указывали ранее многие авторы (Michajlow, 1932b; Kisieleska, 1959; Watson a. Price, 1960; Guttowa, 1961). Приведенные выше примеры из наших опытов также свидетельствуют о тесной зависимости заражения многих видов копепод от пола, возраста и сезона (табл. 22, 23). Показано, что в разные периоды жизни (период покоя, размножение, линька и др.) циклопы могут прекращать питаться на некоторое время, а это исключает заражение, несмотря на присутствие корацидиев (Watson a. Price, 1960). Согласно нашим данным, это явление имеет место среди копепод в весенний период не только в эксперименте, но и в природе (см. пример с *Acanthocyclops viridis*).

3. Заражение хозяина и развитие в нем процеркоидов определяются также особенностями физиологии копепод. В некоторых

рачках, как указывалось выше, корацидии погибают в кишечнике под действием пищеварительных соков, не сумев преодолеть этот барьер (*Hemidiaptomus amblyodon*, см.: Michajlow, 1962). В другом случае, хотя циклопы *Mesocyclops leuckarti* и *Eucyclops serrulatus* заражаются довольно легко корацидиями *Triaenophorus*, все же развитие процеркоидов в них до инвазионной стадии не происходит. В полости тела этих циклопов процеркоиды могут развиваться лишь на начальных стадиях и не получают, вероятно, необходимых условий для развития в период активного органогенеза и морфологической перестройки личинки.

Интенсивность заражения веслоногих рачков процеркоидами *Triaenophorus*, как и другими *Pseudophyllidea*, зависит прежде всего от вида копепод, их состояния в момент заражения и количества данных корацидиев. Максимальная интенсивность при экспериментальном заражении достигает 50 процеркоидов в одном рачке (Miller, 1943a; Michajlow, 1951; Ammann, 1955). В наших опытах интенсивность заражения достигала 30 процеркоидов в циклопе (*Cyclops vicinus*). Средняя интенсивность заражения разных видов копепод в эксперименте отражена в табл. 22, 23. Число процеркоидов в разных видах копепод заметно различается. Виды рода *Cyclops* (*C. strenuus*, *C. insignis*, *C. vicinus*, *C. kolen-sis*) чаще всего содержат до 10 процеркоидов в одном рачке. У *Acanthodiptomus denticornis* и *Macrocyclops albidus* развиваются одновременно 1—3 процеркоида. У *Acanthocyclops languidoides* при заражении *T. amurensis*, несмотря на небольшие размеры циклопа, число процеркоидов достигает 10—15.

Большой интерес представляет анализ внутривидовых отношений в популяциях *Triaenophorus* и взаимоотношений между паразитом и хозяином на фазе процеркоида. Большинство исследователей отмечает прежде всего неравномерность развития процеркоидов у разных цестод в популяции с высокой интенсивностью заражения (Michajlow, 1951, 1953; Miller, 1952; Ammann, 1955; Guttowa, 1956, 1961; Kisielewska, 1959; Watson & Price, 1960; Дубинина, 1965). Исследования, проведенные нами, показали, что развитие процеркоидов *Triaenophorus* при интенсивности заражения до 5 особей в циклопе протекает обычно равномерно. При интенсивности заражения от 6 до 10 особей и более наблюдается неравномерность в развитии личинок. При этом инвазионного состояния может достигнуть лишь до 50% развивающихся процеркоидов. Наряду с полностью сформированными процеркоидами часто встречаются мелкие особи без церкомера и известковых телец. Вместе с тем в некоторых случаях даже при сильном заражении (17—20 процеркоидов) все особи такой популяции развиваются равномерно, достигая инвазионного состояния. Необходимо отметить, что даже при максимальной интенсивности заражения процеркоидами *Triaenophorus* и длительном пребывании их в полости тела циклопов (до 130 дней) мы не наблюдали

процесса дегенерации и гибели неразвившихся личинок, на который указывают для широкого лентеца А. Гуттова (Guttowa, 1961) и для ремнецов М. Н. Дубинина (1965). Наши наблюдения вполне согласуются с данными В. Михайлова (Michajlow, 1951, 1953).

Размеры процеркоида при экспериментальном заражении обусловлены рядом факторов: количеством личинок в полости тела хозяина, размером полости тела хозяина, обеспеченностью пищей паразитов и т. д. В. Михайлов (Michajlow, 1953) считает пищевой фактор основным из влияющих на размеры личинок. В наших опытах личинки *T. nodulosus* при интенсивности заражения 1 экз. в *Cyclops insignis* достигали на 25-й день развития длины 715 мк, а при интенсивности 10 экз. в тех же условиях — 130—180 мк. При заражении одним процеркоидом *T. amurensis* рачка *Acanthocyclops languidoides* длина личинки составляла на 34-й день развития 385 мк, а при интенсивности 9 процеркоидов — 88—120 мк.

Величина процеркоидов зависит не только от их числа, но и от объема полости тела циклопов, в которых они обитают и питаются. Размеры процеркоидов *T. nodulosus* у более крупных видов копепод (*Acanthodiaptomus*, некоторых *Acanthocyclops*) больше, чем у мелких (*Microcyclops*, *Mesocyclops*). Величина процеркоида не влияет на достижение им инвазионной стадии. Так, процеркоиды *T. amurensis* полностью сформированы и способны заражать второго промежуточного хозяина даже при длине личинки 55—88 мк.

Относительно влияния процеркоидов *Triaenophorus* и других цестод на экспериментально зараженных копепод мнения авторов противоречивы. Одни считают, что даже сильное заражение процеркоидами *Triaenophorus* не сокращает жизни хозяина в значительной степени (Michajlow, 1953; Watson a. Price, 1960). Другие приводят данные о прямом или косвенном губительном действии процеркоидов *T. nodulosus*, *Diphyllbothrium latum* и ремнецов на своего хозяина (Ammann, 1955; Морозова, 1955; Дубинина, 1965).

Результаты наших исследований показали, что циклопы, зараженные процеркоидами *Triaenophorus* с интенсивностью от 1 до 20 личинок в рачке, способны жить в культуре весьма продолжительный период времени. Так, *Acanthocyclops languidoides*, инвазированные процеркоидами *T. amurensis* (интенсивность 15—20 личинок), жили в течение 45 дней после заражения при температуре 17—20°, циклопы (*Cyclops strenuus*), зараженные *T. orientalis*, оставались жить еще более продолжительный срок — 60—70 дней, сохраняя в полости тела инвазионных процеркоидов. И, наконец, циклопы (*Cyclops strenuus*), зараженные *T. nodulosus* (интенсивность 3—5 личинок в рачке), сохранялись при температуре 5° в течение 130 дней после заражения без призна-

ков дегенерации процеркоидов. В литературе мы не встретили указаний на столь длительный срок жизни инвазированных циклопов.

Таким образом, даже при значительной зараженности длительность жизни процеркоидов *Triaenophorus* весьма продолжительна и определяется, по-видимому, сроком жизни хозяина. С другой стороны, циклопы, вероятно, не подвергаются сильному вредоносному действию со стороны развивающихся в них паразитов, так как во всех случаях они могут жить до 45—130 дней в зависимости от температуры. Эти наблюдения согласуются с данными В. Михайлова (Michajlow, 1953) и Уотсона и Прайса (Watson a. Price, 1960).

Несомненный интерес представляет сравнение взаимоотношений между паразитом и хозяином при естественном и экспериментальном заражении. Попытки многих исследователей обнаружить в водоеме зараженных циклопов окончились неудачей. Лишь в последнее время А. Гуттовой (Guttowa, 1963) удалось установить естественное заражение циклопов *Diphyllbothrium latum* в одном из озер Финляндии. Канадские исследователи провели семилетнее специальное изучение сборов планктона в оз. Геминг (Канада) с целью выявления копепод, зараженных *Triaenophorus* в природе (Watson, Lawler, 1965). Ими были исследованы 30 000 циклопов более 10 видов, для большинства которых была доказана способность к экспериментальному заражению (Watson a. Price, 1960). Из 10 видов исследованных циклопов зараженным оказался в основном один вид — *Cyclops bicuspidatus* v. *thomasi*. Степень зараженности этих циклопов составляла лишь 1—2%. Интенсивность заражения не превышала 1—3 процеркоидов в циклопе. Подобные данные приводит и А. Гуттова (Guttowa, 1963) для *Diphyllbothrium latum*.

Авторы указывают на неравномерность распределения зараженных циклопов в озере и приуроченность их к определенным участкам береговой зоны. Зараженные циклопы начали попадаться в середине мая, большинство наблюдалось во второй половине июня, к концу июля они уже не были обнаружены. Важно отметить, что степень заражения *Cyclops bicuspidatus* v. *thomasi* в эксперименте не превышала 30%, средняя же интенсивность заражения была выше, чем у других циклопов (Watson a. Price, 1960). Этот вид циклопов рассматривается как единственный важный промежуточный хозяин *Triaenophorus* в водоемах Северной Америки (Watson a. Lawler, 1965).

Из приведенных данных следует, что характер взаимоотношений между паразитом и хозяином при естественном и при экспериментальном заражении заметно различается. В природе заражению подвергается не более 1—2% копепод при весьма слабой интенсивности (1—3 процеркоида в циклопе), что исключает неравномерное развитие процеркоидов и какое-либо вредоносное

воздействие развивающихся процеркоидов на хозяина. Экспериментальное заражение определяет обычно физиологическую, потенциальную способность копепод участвовать в цикле развития паразитов в природе, не отражая их реальной роли как первых промежуточных хозяев в водоеме (Michajlow, 1951, 1962; Watson a. Price, 1960; Дубинина, 1965).

В природе заражение веслоногих ракообразных обусловлено не только физиологическими особенностями хозяина, а в большой степени экологическими условиями, что следует всегда учитывать при оценке экспериментально зараженных копепод как возможных хозяев цестод. Наиболее вероятными промежуточными хозяевами в естественных условиях могут быть те виды Cyclopoidea и Calanoida, которые в эксперименте легко заражаются процеркоидами с высокой интенсивностью и в которых процеркоиды достигают инвазионного состояния. Кроме того, экологическая ниша этих копепод должна совпадать с таковой корацидиев в определенный период, что обеспечивает заражение циклопов и продолжение жизненного цикла цестод (Watson a. Price, 1960; Watson, Lawler, 1965; Дубинина, 1965).

Глава 7

ФАЗА ПЛЕРОЦЕРКОИДА

Развитие процеркоида в плероцеркоидную фазу у видов рода *Triaenophorus* завершается во внутренних органах полости тела или мускулатуре многочисленных видов рыб — вторых промежуточных хозяев этих цестод. Распространение и список вторых промежуточных хозяев *Triaenophorus*, степень инвазии и влияние паразита на хозяина приводятся в работах ряда авторов (Scheuring, 1923, 1930; Newton, 1932; Miller, 1943a, 1945a, 1945b, 1952; Lawler, Scott, 1954; Лопухина, 1961, 1963, 1966; Michajlow, 1962).

Следует отметить, что в противоположность данным о первых промежуточных хозяевах сведения о вторых промежуточных хозяевах получены преимущественно при полевых исследованиях. Экспериментальное изучение *Triaenophorus* на фазе плероцеркоида в связи со сложностью работы весьма незначительно. Известны лишь небольшая работа Розена (Rosen, 1918) и специальное исследование Фогта (Vogt, 1938) по массовому заражению форелей *T. nodulosus*.

Для изучения процессов формирования и сроков развития плероцеркоидов *Triaenophorus*, а также их морфологии и систематики нами были исследованы плероцеркоиды из разных видов рыб озер Ладожского и Можайского, Рыбинского водохранилища, бассейна р. Амура и получен материал из озер Карелии, Коль-

ского п-ова, Селигер, Телецкое и Байкал, рек Западной Двины, Днепра, Днестра, Тиссы, Кубани, Енисея, Пенжины и Анадыря, водоемов Казахстана и Алтая. Кроме того, проведено специальное исследование молоди окуней из Рыбинского водохранилища для установления сроков и характера формирования органов прикрепления у плероцеркоидов *Triaenophorus*. Изучалось влияние плероцеркоидов *T. nodulosus* на молодь окуней. И, наконец, были произведены эксперименты по перекрестному заражению амурских рыб *T. nodulosus* и европейских рыб *T. amurensis*.

Формирование плероцеркоида и его строение

Процеркоиды червей рода *Triaenophorus* в большинстве случаев еще в желудке рыбы покидают циклопов после переваривания последних. В дальнейшем процеркоид проникает через стенку желудка или кишечника в полость тела рыбы — второго промежуточного хозяина, где локализуется во внутренних органах, чаще печени (*T. nodulosus*, *T. amurensis* и *T. stizostedionis*) и мускулатуре (*T. crassus*, *T. meridionalis* и *T. orientalis*). Поведение процеркоидов *T. nodulosus* в пищеварительном тракте рыбы, сроки проникновения в полость тела и переход процеркоида в плероцеркоида проследил Фогт (Vogt, 1938), проводивший экспериментальное заражение радужных форелей.

Выход личинок *T. nodulosus* из веслоногих рачков происходил, как правило, уже в желудке радужной форели, а у голодных форелей — и в кишечнике. Через 4 часа после заглатывания зараженного циклопа в нем можно было обнаружить подвижных процеркоидов. Свободные личинки в желудке были редки, большинство из них, активно сокращаясь, быстро передвигалось по слизистой по направлению к кишечнику. В кишечнике форелей можно было встретить свободных процеркоидов гораздо чаще, чем в желудке. По всей вероятности, процеркоиды пытаются быстрее достигнуть кишечника, так как в желудке они погибают под действием кислой среды. Наиболее ранний срок миграции процеркоида *T. nodulosus* через стенку кишечника форели составлял 3 дня (Vogt, 1938). Отдельные личинки были им обнаружены в кишечнике на 10-й день после заражения, многие из них были по пути в полость тела и лежали в одном из слоев кишечника — субмукозе, мускулатуре, серозе стенки кишечника. Характерно, что именно в кишечнике происходят начальные стадии превращения процеркоида в плероцеркоида.

Розен (Rosen, 1918) приводит подобные данные, полученные при экспериментальном заражении окуней. Спустя 7 час. после заражения он находил свободных процеркоидов в кишечнике. Далее Розен отмечает, что процеркоиды *Diphyllbothrium latum* атакуют немедленно стенки желудка и кишечника, проникая затем

в печень, тогда как процеркоиды *T. nodulosus* остаются несколько дней в кишечнике, прежде чем мигрировать в полость тела. Результаты экспериментов по заражению процеркоидами *T. nodulosus* и *T. crassus* разных видов рыб, проведенные нами, в основном подтверждают данные Фогта и Розена. При заражении процеркоидами *T. nodulosus* окуней из Рыбинского водохранилища личинки были обнаружены в пилорических придатках кишечника на 5-й, 9-й и 10-й день после заражения. Более того, при заражении орфы (*Leuciscus idus* L. var *orfus*) *T. amurensis* плероцеркоиды были обнаружены не только в печени и брыжейке, но и в кишечнике на 24-й день после заражения. В опытах М. Н. Дубининой (1965) проникновение процеркоидов *Schistocephalus solidus* в полость тела колюшек происходило только на 2-е сутки с момента заражения. Следовательно, процеркоиды *Triaenophorus* и некоторых других цестод способны пребывать в кишечнике весьма длительный период — от 2 до 24 дней.

Проникновение процеркоидов через стенку кишечника, по мнению ряда авторов, осуществляется с помощью фронтальной железы, которая секретирует ферменты для переваривания тканей кишечной стенки. Недостаточно ясен вопрос о том, на каком участке пищеварительного тракта процеркоиды проникают в полость тела рыбы. Миллер (Miller, 1945b) обнаружил процеркоидов *T. crassus*, прободающих стенку желудка. С другой стороны, Розен (Rosen, 1918) и Фогт (Fogt, 1938) наблюдали проникновение процеркоидов *T. nodulosus* через стенку кишечника. Наши наблюдения косвенным образом подтвердили данные Розена и Фогта в отношении *T. nodulosus*. Самые молодые стадии плероцеркоидов во всех случаях были обнаружены у орфы, карасей и окуней в непосредственной близости от кишечника — на его наружной стенке, на брыжейке и в полости тела.

Процесс превращения процеркоида в плероцеркоида у изучаемых червей начинается уже в кишечнике рыбы. Как уже указывалось, сроки пребывания процеркоида *Triaenophorus* в кишечнике рыбы колеблются от 2 до 24 дней. Соответственно срокам морфологические изменения, которые претерпевает личинка, неодинаковы. Так, в проведенных нами опытах через 2.5 часа после заражения щуренка *T. nodulosus* в желудке обнаружены два свободных процеркоида без церкомаera длиной 190 и 300 мк. В другом опыте на 5—10-й день после заражения длина процеркоидов *T. nodulosus* в кишечнике окуня достигала 0.85—1.00 мм. При этом на переднем конце тела наблюдалось четко выраженное воронкообразное углубление, кутикула была значительно утолщена и покрыта многочисленными крупными щетинками, были хорошо видны сеть выделительной системы и известковые тельца. Наконец, личинки *T. nodulosus*, обнаруженные нами в кишечнике орфы на 24-й день после заражения, как и личинки из печени и брыжейки, уже напоминали плероцеркоида, представляя собой червей бе-

лого цвета со складчатой кутикулой и признаками формирующегося сколекса. Длина их колебалась от 2 до 4 мм. Таким образом, при длительном пребывании в кишечнике не происходит задержки роста и развития личинки, благодаря чему, по-видимому, не замедляются сроки формирования плероцеркоида. На это указывает то обстоятельство, что при экспериментальном заражении мы обычно наблюдаем у всех плероцеркоидов примерно одинаковую стадию развития.

Дальнейший рост и развитие плероцеркоида происходят после миграции личинки в полость тела рыбы. Прежде всего начинается быстрый рост личинки. Развитие личинок идет, как правило, одинаковыми темпами, в то время как увеличение их размеров неодинаково. При заражении большим числом плероцеркоидов их рост ограничивается, а часть из них даже некротизируется. Так, например, при развитии 18 плероцеркоидов *T. aturensis* в полости тела орфы максимальная длина их достигала 4 мм на 24-й день развития. Кроме того, 10 личинок были некротизированы. В то же время при развитии одного плероцеркоида *T. aturensis* в печени золотого карася длина его через 28 дней развития достигала 32 мм. Неравномерность роста отдельных плероцеркоидов при одновременном развитии во внутренних органах рыбы можно иллюстрировать следующим примером. Длина шести полностью сформированных плероцеркоидов *T. aturensis* из печени и брыжейки экспериментально зараженного золотого карася составляла 112, 65, 56, 42, 30, 30 мм. По мнению М. Н. Дубининой (1959), неравномерность развития плероцеркоидов ремнецов зависит главным образом от состояния исходных процеркоидов, развившихся в различных видах циклопов. Процеркоиды из крупных рачков родов *Eudiaptomus* и *Acanthocyclops* достигают больших размеров, чем процеркоиды из мелких рачков родов *Microcyclops* и *Cyclops*. Соответственно плероцеркоиды, развившиеся из больших процеркоидов, крупнее. Аналогичных данных у *Triaenophorus* установить не удалось.

При развитии плероцеркоида сохраняется основной план его строения. Однако плероцеркоид сильно увеличивается в размере, кутикула, покрывающая его, значительно утолщается, придатки кутикулы увеличиваются, сохраняется и увеличивается воронкообразное впячивание на переднем конце тела. Одновременно формируются пучки продольной и поперечной мускулатуры. На протяжении стробилы *Triaenophorus* мускулатура развивается неравномерно. Для плероцеркоидов *T. nodulosus* и *T. crassus* характерно наличие «хвостового» придатка, который представляет собой заднюю часть стробилы со слабо развитыми мускулами, рыхлой паренхимой, бедной ядрами, с признаками дегенерации.

Вопрос о величине, структуре и значении «хвостового» придатка обсуждается многими авторами (Wagener, 1854; Cooper, 1918; Rosen, 1918; Scheuring, 1930; Miller, 1945b, и др.). Длина

«хвостового» придатка колеблется от $\frac{1}{3}$ до $\frac{1}{2}$ от длины тела плероцеркоида, хотя Олссон (Olsson, 1893) описал «caudae», составляющий $\frac{2}{3}$ от длины тела. По мнению Хёртланда (Hjortland, 1928), молодые плероцеркоиды *T. crassus* имеют длинный хвост, который участвует в дальнейшем росте. Большинство исследователей придерживается другого мнения. Миллер (Miller, 1945b) провел специальные исследования цист и содержащихся в них плероцеркоидов *T. crassus* и установил, что «хвостовой» придаток становится длиннее с возрастом по крайней мере в течение 3 лет, но затем он подвергается прогрессирующей дегенерации. В этом процессе можно различить три стадии: 1) стадия, при которой молодой «хвостовой» придаток характеризуется разбуханием; 2) стадия, при которой «хвостовой» придаток приобретает вид длинной нити; 3) стадия дегенерации его начиная с каудального конца по направлению к сколексу. Наши наблюдения совпадают с данными Миллера. Назначение «хвостового» придатка, равно как и причины его возникновения, не установлены, так как при попадании плероцеркоида в кишечник окончательного хозяина — щуки «хвостовой» придаток резорбируется или, чаще, совсем отпадает.

Длина плероцеркоидов из разных видов рыб сильно различается. Так, длина плероцеркоидов *T. nodulosus* из печени окуней сеголетков составляет 25—37, из печени корюшки — до 220 (чаще 40—105 мм), из печени налимов — 70—340 мм. Длина плероцеркоидов *T. crassus* из мускулатуры ряпушки достигает 420 (чаще 65—150 мм), длина плероцеркоидов *T. orientalis* из мускулатуры ротана-головешки — 34—160 мм.

Большой интерес представляет сравнение строения покровов плероцеркоида *T. nodulosus*, развитие которого протекает во внутренних органах рыбы, с покровами процеркоида из полости тела циклопа и взрослых особей из кишечника щуки. Строение кутикулы и субкутикулярного слоя у плероцеркоида и взрослых неполовозрелых и половозрелых червей, а также процеркоида *T. nodulosus* сходно (Тимофеев и Куперман, 1968). Поверхность тела плероцеркоида покрыта волосообразными придатками, длина которых достигает 5 мк. Под кутикулой лежит базальная пластинка, за которой следуют мускулатура, субкутикулярные клетки и известковые гранулы.

Электронномикроскопическое исследование плероцеркоида *T. nodulosus* показало, что кутикула его, как и других форм паразита, покрыта двумя типами микротрихий (волосообразных придатков) — крупными и мелкими (рис. 32). Крупные и мелкие микротрихии состоят из основания — проксимальной части и более вытянутой — дистальной. Проксимальная часть микротрихии отделена от дистальной тонкой перегородкой. Различия между микротрихиями заключаются в их морфологии и размерах. Крупные микротрихии имеют мощную проксимальную часть. Ее длина

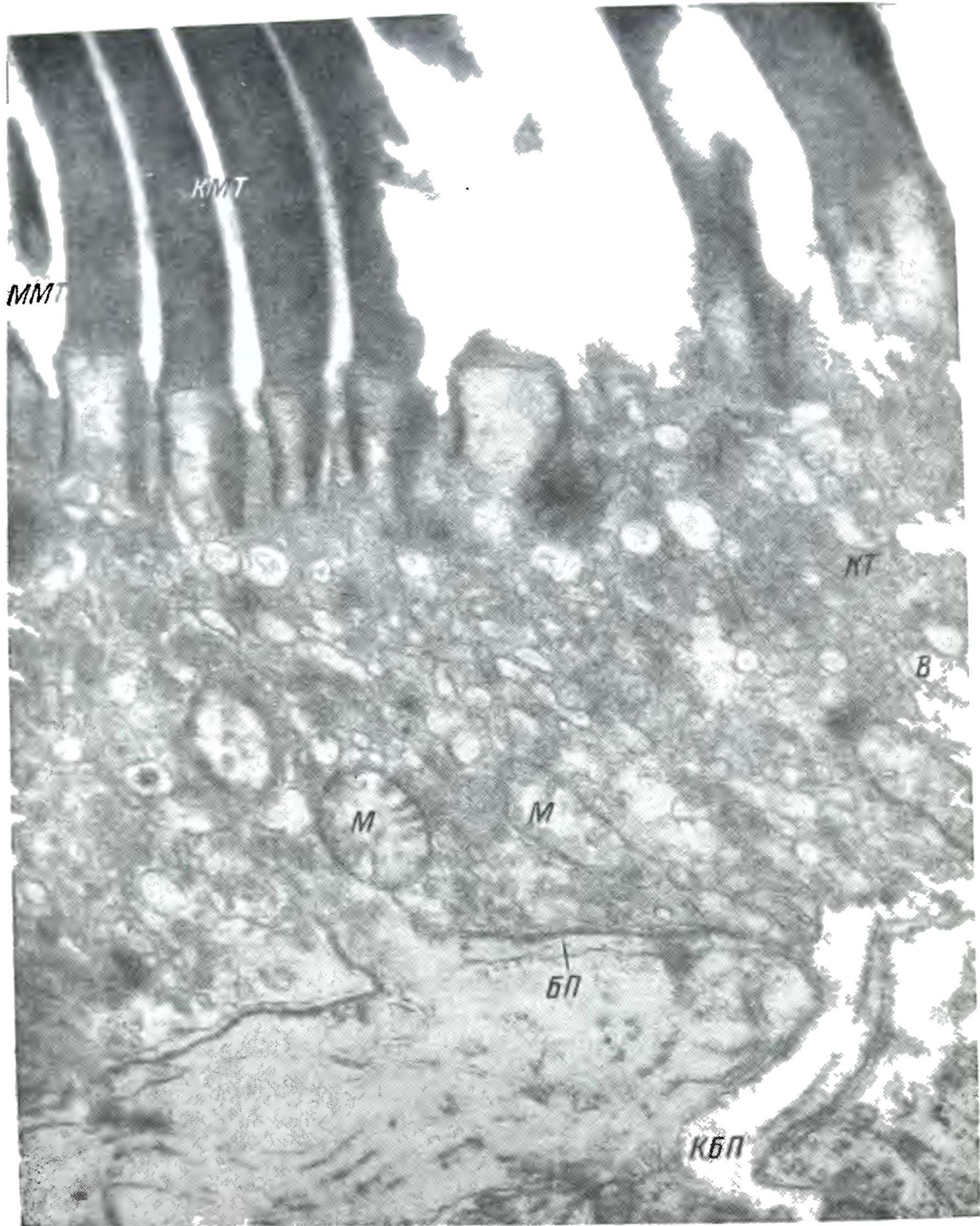


Рис. 32. Микротрихии и кутикула плероцеркоида *T. nodulosus* под электронным микроскопом. $\times 39\ 000$. (По: Тимофеев и Куперман, 1968).

КМТ — крупные микротрихии; ММТ — мелкие микротрихии; КТ — кутикула; В — вакуоли; М — митохондрии; КБП — канал, пронизывающий базальную пластинку; БП — базальная пластинка.

0.3—0.4, толщина около 0.25 мк. Снаружи микротрихия покрыта мембраной, к которой изнутри в проксимальной части примыкает слой плотного, хорошо осмирующегося вещества толщиной в 200—300 Å. Внутри этой части содержатся вакуоли и гранулы. Дистальный отдел микротрихии постепенно суживается и достигает длины 5 мк. Внутреннее содержимое этой части представлено трубочками диаметром 70—100 Å. На поперечных срезах как трубчатая проксимальная часть, так и дистальная часть имеют разнообразную форму (рис. 32). Мелкие микротрихии имеют такое же строение, как и у процеркоида, длина их бичевидной части достигает 4 мк. Кроме микротрихий на поверхности кутикулы изредка встречаются пальцеобразные выросты. Внутри этих выростов присутствуют вакуоли, плотные гранулы и митохондрии. Проксимальная часть крупных микротрихий плероцеркоидов и взрослых особей *T. nodulosus* отличается от таковой у процеркоида. На поперечных срезах она имеет крестообразную форму. У мелких микротрихий бичевидная часть длиннее, чем у таких же микротрихий процеркоида (рис. 32).

Кутикула плероцеркоида *T. nodulosus* заполнена гранулами и вакуолями. Последние образуются в базальной части микротрихии. Вакуоли кутикулы бывают двух типов: одни из них электроннопрозрачные, другие заполнены электронноплотным содержимым (рис. 32, 33). Последние по размерам гораздо мельче первых. Их диаметр достигает 500—1000 Å, тогда как электроннопрозрачных — 0.25—0.50 мк. Базальная часть кутикулы заполнена митохондриями, имеющими небольшое количество крист и электронноплотный матрикс. В кутикуле также присутствуют каналы с электроннопрозрачным содержимым, диаметр их достигает 1 мк (рис. 33). Обычно они окружены митохондриями. Возможно, обнаруживаемая светооптически поперечная исчерченность кутикулы создается благодаря этим каналам.

Собственно кутикула плероцеркоида также отличается от кутикулы процеркоида более гомогенным видом и большим содержанием электронноплотных гранул. Размеры вакуолей в ней гораздо меньше, чем в кутикуле процеркоида. На кутикуле плероцеркоида и взрослых особей иногда присутствуют пальцеобразные выросты, чего не бывает (исключая церкомер) на кутикуле процеркоида (рис. 6).

Строение кутикулы плероцеркоида *T. nodulosus* одинаково на протяжении всей стробилы. Только на переднем конце тела, в зоне пролиферации, имеются крупные складки, покрытые мелкими микротрихиями (рис. 34). У плероцеркоида и взрослых особей цитоплазма субкутикулярных клеток непосредственно переходит в содержимое кутикулы. То же мы видим и у других цестод. Способ соединения кутикулы с субкутикулой у процеркоида, описанный выше, носит совершенно своеобразный характер. В суб-



Рис. 33. Кутикула и субкутикулярный слой плероцеркоида *T. nodulosus* под электронным микроскопом. $\times 20\,000$. (По: Тимофеев и Куперман, 1968).

МТ — микротрихии; КТ — кутикула; М — митохондрии; БП — базальная пластинка; МФ — миофибриллы; КБП — канал, пронизывающий базальную пластинку; ОТК — отростки темных клеток.

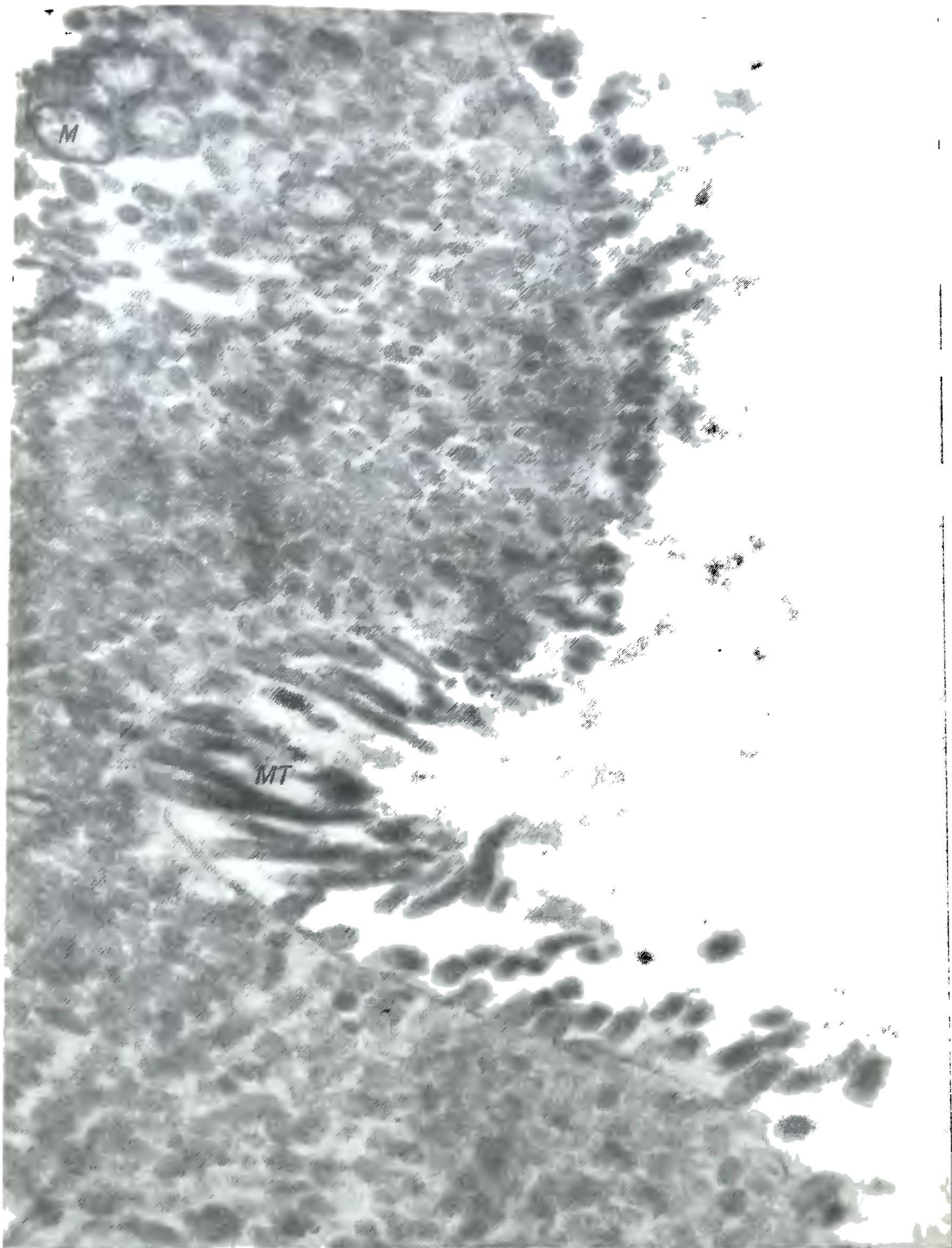


Рис. 34. Крупные складки кутикулы плероцеркоида *T. nodulosus* на переднем конце тела. Электронномикроскоп. фото. $\times 48\,000$. (По: Тимофеев и Куперман, 1968).

MT — микротрихии; M — митохондрии.

кутикулярном слое располагаются пучки продольной и поперечной мускулатуры, известковые гранулы и субкутикулярные клетки. Строение перечисленных образований сходно с таковым у процеркоида, поэтому мы не будем их здесь описывать.

В субкутикуле и кутикуле плероцеркоида *T. nodulosus* присутствуют хорошо осмирующиеся гранулы жира. Жир скапливается главным образом в субкутикулярном слое в виде гранул, окруженных общей оболочкой. Диаметр такого скопления равен 1.0—1.2 мк. Скопление гранул можно обнаружить также в базальной пластинке, в периферических частях кутикулы, в непосредственной близости от кутикулярной мембраны, и, наконец, гранулы жира обнаруживаются во внешней среде (рис. 35; Тимофеев, 1967). Не имея возможности использовать энергию, заключенную в соединениях жирного ряда, цестоды выделяют жир как продукт экскреции (Lumsden, 1965).

В. А. Тимофеев (1964б) исследовал строение кутикулы плероцеркоида *Schistocephalus pungitii*. Хотя *Schistocephalus* и *Triaenophorus* входят в отряд *Pseudophyllidea*, плероцеркоиды их существенно отличаются друг от друга уровнем морфологического развития. На поверхности кутикулы *Schistocephalus* присутствует только один тип микротрихий, аналогичный мелким микротрихиям *T. nodulosus*. Кутикула плероцеркоида у *Schistocephalus pungitii* достигает толщины 25 мк, тогда как у *T. nodulosus* — только 5 мк. На кутикуле *S. pungitii* располагаются правильно чередующиеся выросты. У *T. nodulosus* встречаются только единичные выросты. Различия, по-видимому, связаны с биологией червей. У плероцеркоида *S. pungitii* полный органогенез происходит во втором промежуточном хозяине за короткий срок (57 дней). Фаза плероцеркоида является основной в жизнедеятельности паразита, так как в этот период происходит основная морфо-физиологическая перестройка организма (Дубинина, 1959). В период наиболее активного роста происходит интенсивное питание. По-видимому, с этим и связаны особенности строения его кутикулы. У *T. nodulosus* полный органогенез происходит в окончательном хозяине за довольно длительный промежуток времени (5—6 мес.), поэтому плероцеркоиду не требуется форсированное питание. В связи с этим у *T. nodulosus* не происходит увеличения поверхности всасывания за счет пальцеобразных выростов, что наблюдается у *S. pungitii*.

В общих чертах строение кутикулы и субкутикулы *T. nodulosus* на всех паразитических фазах цикла развития сходно с тем, что описано для других цестод. Различие заключается в дифференциации микротрихий на два типа — мелкие и крупные. Микротрихии других цестод, как правило, построены по типу мелких микротрихий *T. nodulosus*, только у *Proteocephalus pollanicoli* наблюдается сходство микротрихий с крупными микротрихиями *T. nodulosus* (Threadgold, 1965).

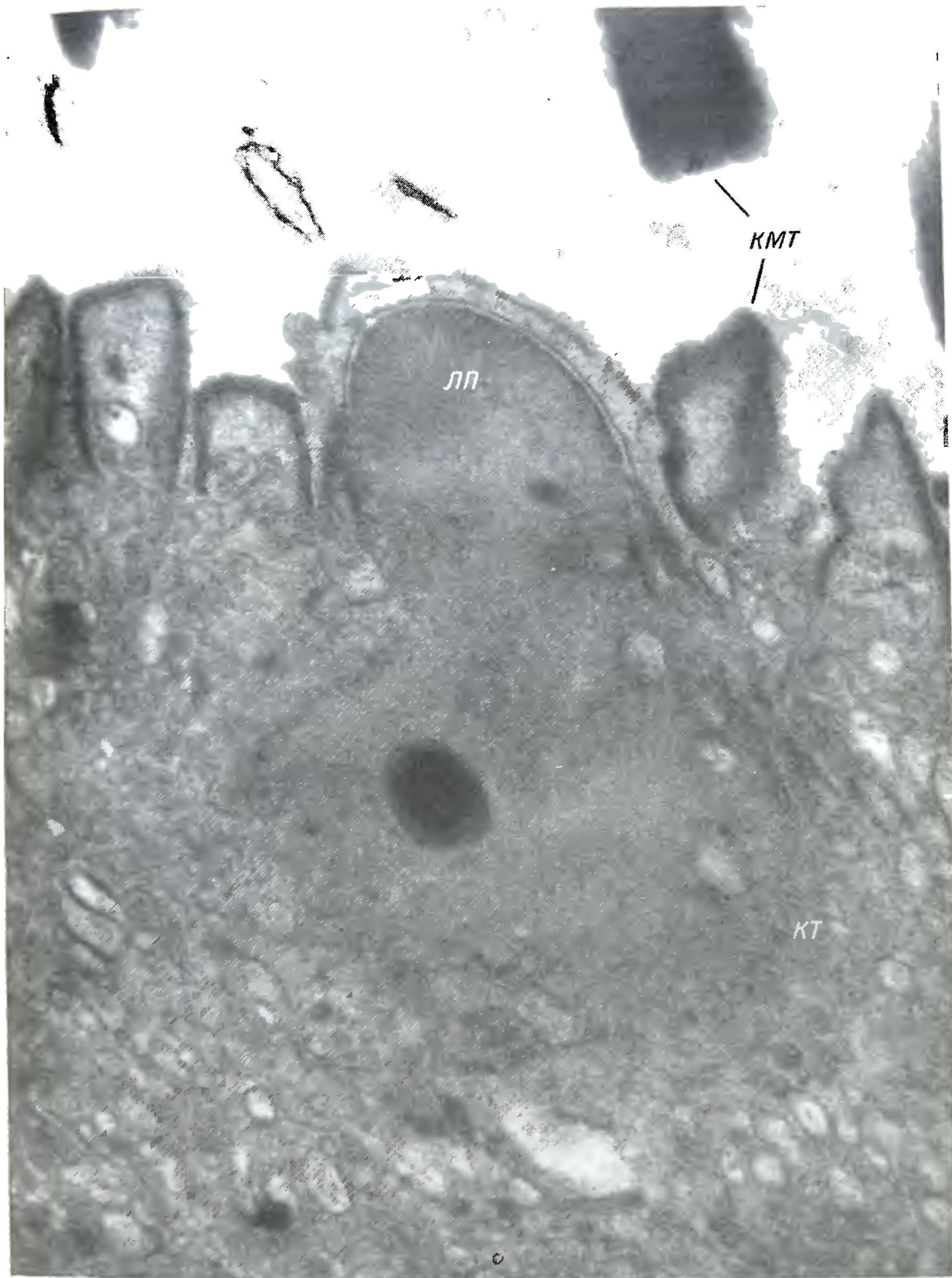


Рис. 35. Выведение липидной гранулы из кутикулы плероцерконда *T. podu-losus*. Электронномикроскоп. фото. $\times 39\ 000$. (По: Тимофеев, 1967).

КМТ — крупные микротрихии; ЛП — липидные гранулы; КТ — кутикула.

Изучение кутикулы и субкутикулы *T. nodulosus* в процессе его онтогенеза показало, что эти образования на всех паразитических фазах цикла развития червей построены одинаковым образом. Нет принципиальных отличий у них по сравнению с различными цестодами из других отрядов. В течение цикла развития личиночные формы *T. nodulosus* паразитируют в полости тела циклопа и печени различных рыб, взрослая форма паразитирует главным образом в средней кишке щуки. Таким образом, *T. nodulosus* в онтогенезе меняет разные среды обитания, однако строение его кутикулы и субкутикулы принципиально не различается во все периоды жизни. По-видимому, это связано с единым типом питания *T. nodulosus* на всех стадиях его жизненного цикла. Для ленточных червей особенно большое значение имеет углеводное питание (Hopkins, 1950; Read, 1959). Химический состав мест обитания *T. nodulosus* на всех стадиях цикла удовлетворяет требованиям углеводного метаболизма. В полости тела циклопа содержится тканевая жидкость, которая по своему составу близка к плазме крови. Из нее процеркоид может получать различные вещества, в первую очередь глюкозу. Плероцеркоид *T. nodulosus* развивается в печени различных рыб, где происходит синтез и распад гликогена с образованием глюкозы. Взрослые формы, обитающие в кишечнике, могут интенсивно использовать продукты гидролиза различных углеводов, расщепляемых карбогидразами. Используя глюкозу в качестве источника энергии и для синтеза различных веществ, взрослые формы *Triaenophorus* интенсивно растут и продуцируют яйца.

Таким образом, электронномикроскопическое исследование наружных покровов корацидия, процеркоида, плероцеркоида и взрослых особей *T. nodulosus* показало, что кутикула и субкутикулярный слой имеют сходное строение у червей на паразитических фазах их развития. Аналогичное строение поверхности тела характерно и для цестод из других отрядов, паразитирующих в различных животных. Уникальное строение кутикулы и связанных с ней субкутикулярных клеток у ленточных червей и некоторых других паразитов обусловлено их адаптацией к паразитическому образу жизни в связи с отсутствием оформленной пищеварительной системы.

Новыми морфологическими структурами, формирующимися лишь на фазе плероцеркоида, являются органы прикрепления — сколекс с двумя парами крючьев и двумя псевдоботриями. Сведений о характере и сроках формирования прикрепительного аппарата червей рода *Triaenophorus*, имеющего важное систематическое значение, в доступной нам литературе обнаружить не удалось. Мы попытались проследить закладку крючьев сколекса и установить сроки их формирования у изучаемых цестод. Наблюдения производились нами на сеголетках окуней, выведенных из икры, в прудах экспериментальной базы Института биологии внутрен-

них вод АН СССР. Срок выклева личинок был точно известен. Пруд, в котором содержались окуни, снабжался водой из водохранилища, так что окуни могли заражаться, поедая инвазированных циклопов, поступающих с водой. Регулярное исследование плероцеркоидов из печени зараженных окуней позволило проследить формирование их прикрепительного аппарата.

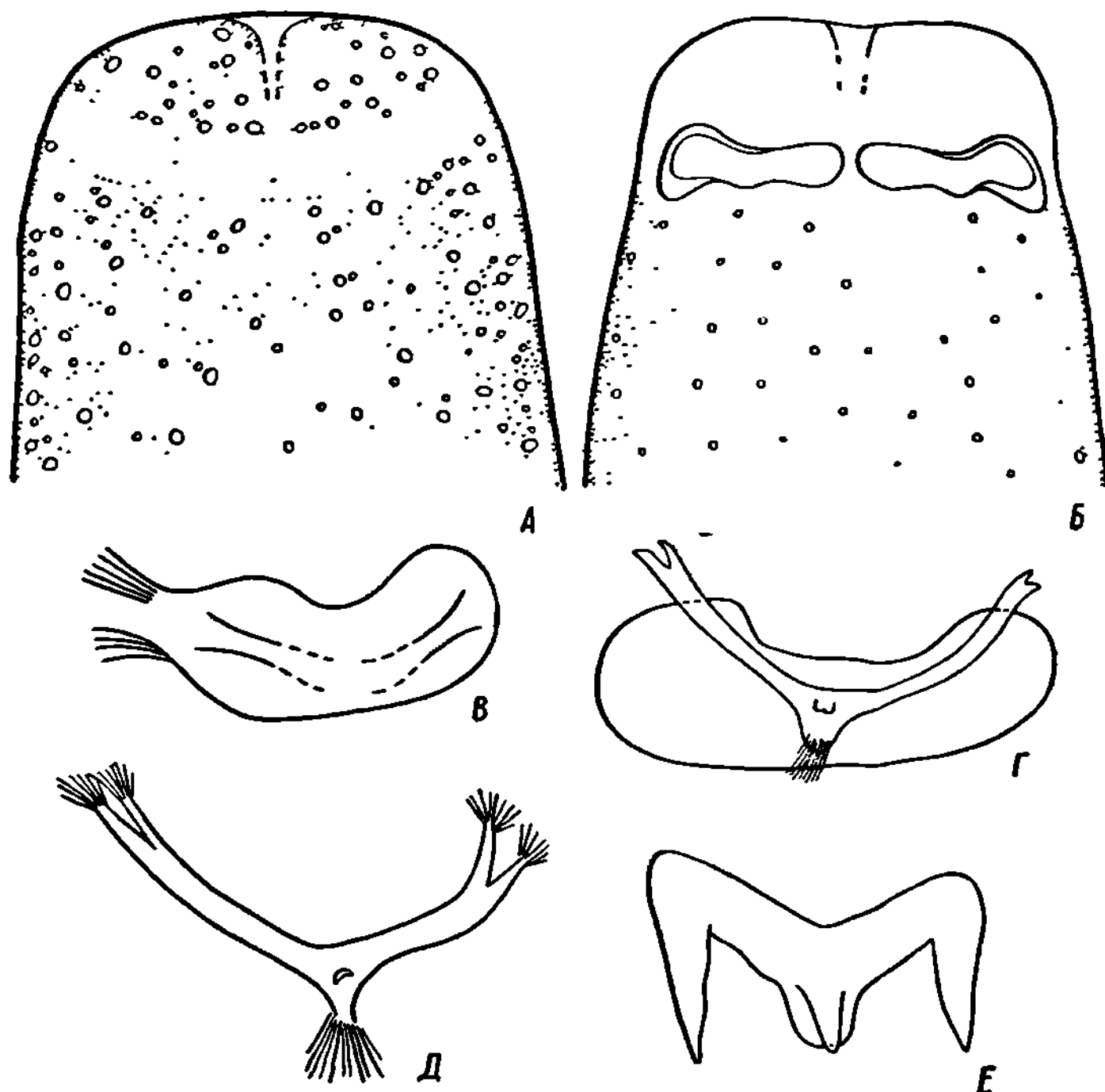


Рис. 36. Формирование крючьев сколекса у плероцеркоидов *T. nodulosus*.

А — зона роста крючьев; Б — клетки-«футляры», в которых происходит формирование крючьев; В — закладка хитиноидных пластинок в клетках-«футлярах»; Г — формирование базальной пластинки; Д — формирование зубцов базальной пластинки; Е — сформированный крючок.

Через 20—25 дней после заражения на переднем конце тела червя уже хорошо заметны контуры сколекса и воронкообразного углубления. Крючья отсутствуют. На месте их формирования видна светлая поперечная сплошная полоска — зона роста (рис. 36, А). Закладка крючьев сколекса происходит в четырех крупных «футлярах», служащих для формирования крючьев. «Футляр» представляет собой прозрачное образование с тремя асимметричными вздутиями, из которых самое большое расположено на краю сколекса (рис. 36, Б). Внутри каждого «футляра» закладываются две

хитиноидные пластинки начиная с краевых вздутий. Затем эти пластинки растут по направлению к среднему вздутию и вскоре соединяются, образуя базальную пластинку крючка (рис. 36, Г). Концы базальной пластинки вытягиваются, раздваиваются и закрепляются хорошо видимыми мышечными пучками. В середине базальной пластинки возникает небольшой зубец, от которого также отходят мышечные волокна. Пластинка становится хорошо видима лишь при раздавливании окружающего ее футляра.

На следующем этапе развития крючья приобретают характерную для них форму, т. е. состоят из вытянутой базальной пластинки с двумя боковыми и одним срединным зубцом. Однако в этот период боковые зубцы не изогнуты как обычно, а остаются прямыми. Базальная пластинка по-прежнему связана с тканями сколекса мышечными волокнами (рис. 36, Д).

И, наконец, на последней стадии развития базальная пластинка приобретает V-образную форму и боковые зубцы становятся сильно изогнутыми. Размеры крючьев в целом и их частей с момента их окончательного формирования остаются неизменными как на фазе плероцеркоида, так и у взрослых червей. Одновременно с формированием крючьев сколекса образуются две ботрии.

Для выяснения сроков закладки и формирования органов прикрепления у *Triaenophorus* учитывались данные о плероцеркоидах из естественно и экспериментально зараженных рыб. Наблюдения проводились, как уже упоминалось, на сеголетках окуней, выведенных из икры 13—16 мая. Личинки окуня начинают питаться планктонными организмами на 3-й день после выклева (Л. К. Ильина, устное сообщение). Первые плероцеркоиды *T. nodulosus* в личинках окуней обнаружены нами на 8-й день их жизни. Полностью сформированные крючья сколекса у плероцеркоидов впервые наблюдались 27 июня—2 июля, т. е. в возрасте 41—44 дней. Следовательно, формирование крючьев сколекса и прикрепительного аппарата в целом завершается к 40-му дню жизни паразита.

Вместе с тем в течение июня и июля встречаются плероцеркоиды с формирующимися крючьями на разных стадиях развития, что связано с различными сроками заражения рыбы. С середины июля у большинства плероцеркоидов крючья сколекса полностью сформированы. Последний случай обнаружения не полностью сформированных крючьев сколекса у *T. nodulosus* наблюдался 19 августа. Поскольку с этого момента мы встречали только плероцеркоидов с полностью сформированными крючьями, можно сделать вывод, что возможность заражения окуней *T. nodulosus* сохраняется до 5—10 июля. Следует подчеркнуть, что в июне, июле и до середины августа плероцеркоиды, как правило, не окружены капсулой и лежат свободно в паренхиме печени. Длина их варьирует от 20 до 35 мм.

Наблюдения над рыбами, зараженными плероцеркоидами *T. nodulosus* в природных условиях, подтверждаются данными, полученными при экспериментальном заражении рыб. Карповые рыбы (орфа и золотой карась), зараженные *T. amurensis*, были вскрыты на 24—28-й день с момента заражения. У плероцеркоидов, обнаруженных в полости тела этих рыб, наблюдались первые стадии формирования крючьев сколекса в виде светлой полоски. На 42-й день после заражения в полости тела золотого карася были обнаружены шесть плероцеркоидов с полностью развитыми крючьями сколекса.

Таким образом, из наблюдений над естественно и экспериментально зараженными рыбами следует, что органы прикрепления (крючья и ботрии) у плероцеркоидов *T. nodulosus* и *T. amurensis* полностью формируются примерно через 40 дней после заражения.

Формирование прикрепительного аппарата у плероцеркоидов *T. crassus* наблюдалось нами на паразитах из мускулатуры ряпушки Рыбинского водохранилища. У всех плероцеркоидов, полученных из рыб 2 августа, сколекс уже был четко очерчен, однако крючья не были полностью сформированы. В больших клетках хорошо видна вытянутая базальная пластинка с утолщением в центре. Боковые зубцы пластинки вытянуты в длину. В ряпушке, отловленной 30 августа, все плероцеркоиды имели полностью оформленные крючья. При экспериментальном заражении ротанголовешки (*Percottus glehni* Dyb.) у плероцеркоидов *T. orientalis* на 39-й день наблюдалась завершающая стадия формирования крючьев сколекса.

Следует отметить, что в плероцеркоидах *T. nodulosus* из печени налима, щуки, язя и форели наблюдаются начальные стадии формирования гонад в виде скопления клеток и контуров мужских половых органов, причем половые комплексы начинают формироваться даже в «хвостовой» части плероцеркоида, которая в кишечнике окончательного хозяина отпадает.

Заслуживает внимания и тот факт, что начало формирования гонад имеет место в плероцеркоидах из крупных рыб, в которых паразиты живут 2—3 года и более, не имея возможности попасть в окончательного хозяина — щуку, где происходит полный органогенез червей рода *Triaenophorus*. Начальные стадии закладки половых комплексов у *T. nodulosus* можно рассматривать как тенденцию к прогенезу, характерную для некоторых представителей отряда *Pseudophyllidea*.

Вторые промежуточные хозяева

Состав вторых промежуточных хозяев *T. nodulosus* в водоемах СССР чрезвычайно широк и разнообразен и включает представителей 6 отрядов и 14 семейств рыб. В пределах СССР плеро-

церкоиды *T. nodulosus* обнаружены во внутренних органах 46 видов рыб. По данным Михайлова (Michajlow, 1962), в мировом масштабе плероцеркоиды *T. nodulosus* паразитируют в 57 видах рыб.¹ Число зарегистрированных промежуточных хозяев *T. nodulosus* в СССР почти вдвое превышает их число, установленное для Северной Америки (24 вида рыб; Lawler, Scott, 1954). Ниже приводится список вторых промежуточных хозяев *Triaenophorus*, составленный по литературным материалам и собственным данным.

СПИСОК ВТОРЫХ ПРОМЕЖУТОЧНЫХ ХОЗЯЕВ ВИДОВ РОДА *TRIAENOPHORUS*²

1. <i>Triaenophorus nodulosus</i>		Сем. <i>E s o c i d a e</i>
Сем. <i>P e t r o m y z o n i d a e</i>		Esox lucius L. E. masquinongy*
Lampetra fluviatilis**		
Сем. <i>S a l m o n i d a e</i>		Сем. <i>C y p r i n i d a e</i>
Salmo trutta m. fario L.		Rutilus lacustris (Pall.)**
S. trutta m. lacustris L.		Leuciscus idus (L.)**
S. salar L. m. sebago Girard		L. leuciscus baicalensis (Dyb.)**
S. irideus Gibb.		Phoxinus phoxinus (L.)**
Salvelinus leucomaenis (Pall.)		Ph. phoxinus ujmonensis Kasch.**
Salvelinusa alpinus erythrinus (Georgi)		Chalcalburnus chalcoides aralensis (Berg)**
Salvelinus fontinalis Mitch.*		Alburnus alburnus (L.)**
Stenodus leucichtys nelma (Pall.)		Abramis brama L.**
Leucichthys sp.*		Notropis delicatus*
Hucho taimen (Pall.)		
Brachymystax lenok (Pall.)		Сем. <i>C a t a s t o m i d a e</i>
Coregonus lavaretus L.		Catastomus commersoni*
C. cylindraceus (Pall. et Penn.)		C. catastomus*
C. clupeiformis*		Moxostoma rubuques*
C. autumnalis migratorius (Georgi)		
Сем. <i>T h y m a l l i d a e</i>		Сем. <i>A n g u i l l i d a e</i>
Thymallus thymallus (L.)		Anguilla anguilla L.
Th. arcticus (Pall.)		
Th. signifer*		Сем. <i>C o b i t i d a e</i>
Сем. <i>O s m e r i d a e</i>		Nemachilus barbatulus toni (Dyb.)
Osmerus eperlanus n. ladogensis Berg		
O. eperlanus n. spirinchus Pall.		Сем. <i>S i l u r i d a e</i>
		Silurus glanis L.

¹ Список вторых промежуточных хозяев *Triaenophorus* для СССР, по данным В. К. Михайлова (Michajlow, 1962), является далеко не полным (10 видов для *T. nodulosus* и 11 — для *T. crassus*).

² Одной звездочкой отмечены виды рыб из водоемов Северной Америки (Lawler, Scott, 1954), двумя звездочками — виды рыб, паразиты в которых встречаются редко.

Cem. Ameiuridae

Ameiurus sp.*

Cem. Gadidae

Lota lota L.
*L. lota lacustris**
*Lepibemia chrysops**

Cem. Gasterosteidae

Pungitius pungitius (L.)
Gasterosteus aculeatus L.
*Eucalis inconstans**

Cem. Percidae

Lucioperca lucioperca L.
Perca fluviatilis L.
*P. flavescens**
Acerina cernua L.
*S. canadense**
*S. vitreum vitreum**
*S. vitreum glaucum**

Cem. Centrarchidae

*Micropterus dolomieu**
*M. salmoides**
*Leponus gibbosus**
*L. macrochirus**
*Pomoxis nigromaculatus**

Cem. Gobiidae

Mesogobius bathrachocephalus (Pall.)

Cem. Cottidae

Cottus gobio L.
*C. cognatus**
C. poecilopus Heckel
C. sibiricus Kessl.
Paracottus kneri (Dyb.)
P. kessleri (Dyb.)
Batrachocottus baicalensis (Dyb.)
B. nikolskii (Berg)
Cottocomephorus grewingkii (Dyb.)
C. inermis Dyb.
Procottus jeittelesi (Dyb.)

Cem. Comephoridae

Comephorus baicalensis (Pall.)
C. dybowskii Kor.

2. *Triaenophorus amurensis*

Cem. Cyprinidae

Leuciscus waleckii (Dyb.)
Phoxinus phoxinus (Pall.)
Ph. p. mantschuricus Berg
Ph. lagowskii Dyb.
Ctenopharyngodon idella Val.
Pseudaspius leptocephalus (Pall.)
Xenocypris macrolepis Bleek.
Gobio gobio cynocephalus Dyb.
Chilogobio czerskii (Berg)
Sarcochilichthys sinensis lacustris (Dyb.)
Saurogobio dabryi Bleek.
Pseudorasbora parva (Schleg.)
Erythroculter erythropterus (Basil.)
Hemiculter leucisculus L. (Basil.)
Acanthorhodeus asmusi (Dyb.)
Carassius auratus gibelio (Bloch)
Cyprinus carpio haematopterus Temm. et Schleg.
Hypophthalmichthys molitrix Val.

3. *Triaenophorus stizostedionis*

Cem. Percidae

*Perca flavescens**
*Stizostedion vitreum vitreum**
*S. vitreum glaucum**

Cem. Percopsidae

*Percopsis omiscomaycus**

4. *Triaenophorus crassus*

Cem. Petromyzonidae

*Petromyzon marinus**

Cem. Salmonidae

*Oncorhynchus nerca** (Walb)
*O. keta**
Salmo trutta m. fario L.
S. salar L. m. *sebago* Girard.
S. irideus Gibb.
Salvelinus alpinus (L.)*
S. fontinalis Mitch.*
Stenodus leucichthys nelma (Pall.)
Leucichthys sp.*
*Cristivomer namaycush**
Hucho taimen (Pall.)
Coregonus lavaretus L.
C. cylindraceus (Pall. et Penn.)
*C. clupeiformis**

Coregonus lavaretus baeri Kessl.
 C. lavaretus ludoga Poijak.
 C. albula L.
 C. sardinella Val.
 C. peled (Gemel.)
 C. nasus (Pall.)
 C. muksun (Pall.)
 Prosopium oregonium*

Сем. Thymallidae

Thymallus thymallus (L.)
 Th. arcticus (Pall.)
 Th. signifer*

Сем. Osmeridae

Osmerus eperlanus n. ladogensis Berg

Сем. Esocidae

Esox lucius L.

Сем. Cottidae

Paracottus kneri (Dyb.)**

Сем. Gadidae

Lota lota lacustris*

Сем. Percopsidae

Percopsis omiscomaycus*

5. *Triaenophorus meridionalis*

Сем. Esocidae

Esox lucius L.

Сем. Siluridae

Silurus glanis L.

Сем. Gobiidae

Mesogobius bathrachocephalus (Pall.)
 Neogobius kessleri (Günt.)

6. *Triaenophorus orientalis*

Сем. Esocidae

Esox reicherti Dyb.

Сем. Eleotridae

Perccottus glehni Dyb.

Круг вторых промежуточных хозяев у *T. amurensis* значительно уже, чем у *T. nodulosus*, и включает 18 видов рыб, относящихся к семейству карповых. Как видно из списка вторых промежуточных хозяев *Triaenophorus*, закономерность распространения *T. nodulosus* среди их вторых промежуточных хозяев в водоемах европейской части СССР и Сибири существенно отличается от таковой у *T. amurensis* из бассейна р. Амура. Круг вторых промежуточных хозяев *T. nodulosus* чрезвычайно широк и включает представителей семейств Salmonidae, Thymallidae, Osmeridae, Esocidae, Cyprinidae, Cobitidae, Siluridae, Anguillidae, Cadidae, Percidae, Gobiidae, Cottidae, Comphoridae, Gasterosteidae. При анализе состава промежуточных хозяев *T. nodulosus* в европейской части СССР и Сибири привлекает внимание одна особенность. Несмотря на то что этот вид паразитирует на фазе плероцеркоидов в представителях разных семейств и даже отрядов пресноводных рыб, однако, как уже отметила М. Н. Дубинина (1964), он крайне редко встречается в карповых рыбах. При столь хорошей изученности паразитофауны рыб в европейской части СССР и Сибири случаи нахождения плероцеркоидов *T. nodulosus* очень малочисленны и отмечены лишь у следующих карповых рыб: главным образом в печени и кишечнике у язя (Петрушевский и др., 1948; Барышева и Бауер, 1957; Скрипченко, 1963), единичные находки

у леща (Гнедина и Савина, 1930), шемаи (Догель и Быховский 1934), уклей (Столяров, 1954) и речного гольяна (Трофименко 1962).

С другой стороны, в своеобразных условиях бассейна р. Амура, где в ихтиофауне преобладают карповые рыбы (Никольский, 1956), плероцеркоиды *T. amurensis* были найдены только в карповых (Ахмеров, 1960; Дубинина, 1962, 1964; Ройтман, 1963б; Куперман, 1967а). Обычные промежуточные хозяева *T. nodulosus* в Европе и Сибири — налимы, в бассейне р. Амура немногочисленны и в связи с особенностями их экологии никогда не участвуют в цикле развития *T. amurensis* (Куперман, 1967б).

Число вторых промежуточных хозяев у *T. crassus* в пределах СССР в два с лишним раза меньше, чем у *T. nodulosus*, и ограничено 16 видами рыб, относящимися в основном к семейству лососевых (Salmonidae), реже — к родственным им корюшковым (сем. Osmeridae) и хариусовым (сем. Thymallidae).

Еще более узкий круг хозяев имеют виды *T. meridionalis* и *T. orientalis*. В отличие от *T. crassus*, характерного для лососевых и некоторых близких к ним семейств, *T. meridionalis* встречается у двух видов из семейства бычковых (Gobiidae) и у щуки (сем. Esocidae), а *T. orientalis* — только у двух видов рыб — ротаноголовешки *Perccottus glehni* (сем. Eleotridae) и амурской щуки (*Esox reicherti*).

Что касается североамериканского вида *T. stizostedionis*, то число его вторых промежуточных хозяев значительно меньше, чем *T. nodulosus*, — 4 вида рыб, относящихся к семействам Percidae и Percopsidae: *Perca flavescens*, *Stizostedion vitreum vitreum*, *S. vitreum glaucum* и *Percopsis omiscomaycus* (Lawler, Scott, 1954).

Плероцеркоиды *T. nodulosus*, *T. amurensis* и *T. stizostedionis* в большинстве случаев локализуются в паренхиме печени разных видов рыб и значительно реже в других внутренних органах — гонады, селезенка, брыжейка и др. (табл. 24).

Исследования разных видов рыб (амурский чебак, ладожская корюшка, окунь и др.), проведенные нами, показали, что при интенсивности заражения не более одного паразита на рыбу плероцеркоид локализуется, как правило, в печени. При интенсивности заражения 2 и более червей местом обитания их могут стать брыжейка, гонады и другие органы (табл. 24). Особенно наглядно подтверждается этот факт при экспериментальном заражении, когда интенсивность достигает 6 плероцеркоидов в одной рыбе (см. табл. 30). У окуней из оз. Боден, исследованных Амманном (Ammann, 1955), почти все плероцеркоиды *T. nodulosus* обнаружены в печени и лишь 9% — в других органах.

Существенным моментом в биологии форм *T. crassus* и *T. nodulosus* является то обстоятельство, что окончательный и ряд первых промежуточных хозяев у этих видов совпадают. Могут иногда

Таблица 24

Локализация плероцеркоидов *T. nodulosus* и *T. amurensis*
у разных видов рыб

Водоем	Хозяин	Количество исследован- ных рыб	Количество зараженных рыб	Локализация			
				печень	брыжейка	гонады	полость тела
<i>T. nodulosus</i>							
Ладожское оз. Оз. Можайское Рыбинское водохра- нилище	Osmerus eperlanus	29	16	15	1	—	—
	Lota lota	8	7	6	1	—	—
	Esox lucius	80	6	6	—	—	—
	Perca fluviatilis	659	276	275	1	—	—
<i>T. amurensis</i>							
Бассейн р. Амура	Leuciscus waleckii	76	21	17	2	—	2
	Phoxinus phoxinus	39	11	7	1	2	1
	Hemiculter leucisculus	13	3	—	—	—	3
	Acanthorhodeus asmusi	32	2	—	—	—	2

совпадать и вторые промежуточные хозяева. Наиболее постоянным различием между ними служит место обитания плероцеркоидов во втором промежуточном хозяине. Если плероцеркоиды *T. po-*

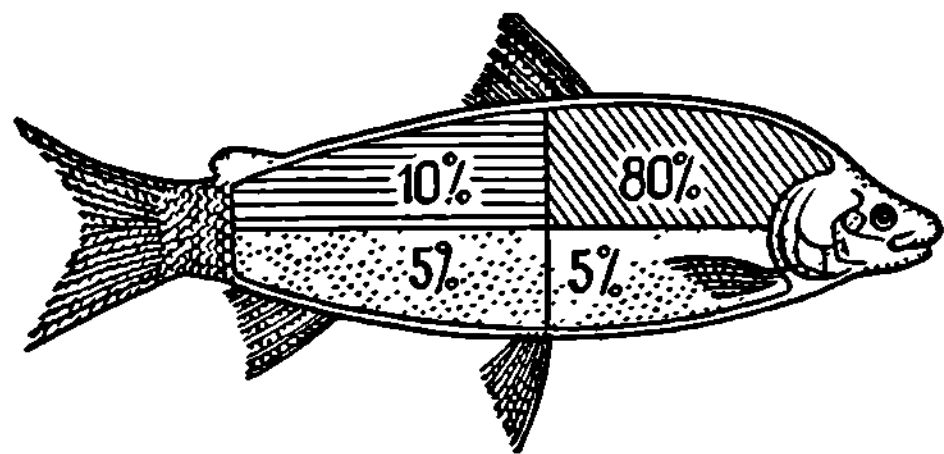


Рис. 37. Распределение цист с плероцеркоидами *T. crassus* в мышцах сига. (По: Newton, 1932).

dulosus локализуются только в печени и значительно реже — в других внутренних органах, то обычным местом обитания *T. crassus* служит мускулатура. Возможно, локализация и обусловленные ею условия существования во втором промежуточном хозяине являются важным фактором, вызвавшим необходи-

мость соответствующей адаптации к ним и определившим дивергенцию данных видов цестод.

Локализация плероцеркоидов *T. crassus* в сиговых из канадских озер изучалась специально несколькими исследователями в связи с большим экономическим ущербом, причиняемым данными паразитами, и массовой браковкой ценных рыб (Hjortland, 1928; Newton, 1932; Miller, 1945a, 1952). Ньютон (Newton, 1932) приводит диаграмму, показывающую распределение цист с плероцеркоидами *T. crassus* в мышцах сига (рис. 37). Он обнаружил 80% плероцеркоидов в спинной мускулатуре исследованных сига, между

головным и спинным плавниками, 10 — в спинной мускулатуре, между спинным и жировым плавниками, 5 — в мускулатуре грудной и брюшной стенок и 5% — в мускулатуре хвоста. Исследования Миллера подтвердили данные Ньютона за исключением того, что плероцеркоиды никогда не обнаруживались им за анальным отверстием в мускулатуре хвоста. Плероцеркоиды *T. crassus*, по данным Миллера (Miller, 1945b), распределяются у сиговых чаще с правой стороны тела, прилегающей к желудку и кишечнику.

Нами изучена локализация плероцеркоидов форм *T. crassus* из ряпушки (*Coregonus albula* L.) Ладожского оз. и Рыбинского водохранилища и *T. orientalis* из ротана-головешки (*Perccottus glehni* Dyb.) бассейна р. Амура. У всех исследованных ряпушек плероцеркоиды локализовались только в мускулатуре. В 16 зараженных ряпушках найдено 23 плероцеркоида, из которых 19 расположены в спинной мускулатуре, 1 — в мускулатуре брюшной стенки и 3 — в области анального плавника. Следовательно, плероцеркоиды *T. crassus* локализуются у сиговых преимущественно в спинной мускулатуре (табл. 25).

Таблица 2

Локализация плероцеркоидов *T. crassus* и *T. orientalis* у разных видов рыб

Водоем	Хозяин	Количество исследован- ных рыб	Количество зараженных рыб	Локализация		
				мускула- тура	печень	полость тела
<i>T. crassus</i>						
Ладожское оз.	<i>Coregonus albula</i>	9	6	6	—	—
Рыбинское водо- хранилище	»	34	16	16	—	—
<i>T. orientalis</i>						
Бассейн р. Амура	<i>Perccottus glehni</i>	38	22	21	1	—
	<i>Esox lucius</i>	389	2	—	1	1

Обычным местом обитания плероцеркоидов *T. orientalis* в ротанах служит также мускулатура. Из 22 исследованных ротанов лишь у одного плероцеркоид обнаружен в цисте печени. Распределение паразитов в теле ротанов несколько отличается от такового у ряпушки. У 22 зараженных ротанов обнаружено 47 плероцеркоидов, из которых 32 располагались в спинной мускулатуре, 10 — в области грудной стенки, 3 — в мускулатуре в области анального плавника, 1 — в мускулатуре хвоста и 1 — в цисте печени. В бассейне р. Амура, кроме ротанов, плероцеркоиды *T. orientalis* были найдены в полости тела щурят-сеголетков, при-

чем плероцеркоиды лежали свободно на печени и брыжейке и не были заключены в капсулу. Известно также, что в водоемах южных районов европейской части СССР плероцеркоиды *T. meridionalis* встречаются не только в мускулатуре бычков (сем. Gobiidae), но довольно часто в печени и других внутренних органах щук.

Таким образом, в водоемах юга СССР и в бассейне р. Амура щука может служить как окончательным, так и вторым промежуточным хозяином *T. meridionalis* и *T. orientalis*. Необходимо подчеркнуть, что в водоемах севера европейской части СССР и Сибири плероцеркоиды *T. crassus* встречаются только в мускулатуре лососевых и никогда не были обнаружены во внутренних органах или мускулатуре щуки.

Интенсивность заражения разных видов рыб в природных условиях зависит от характера питания, способа заражения, состояния и возраста хозяина. При естественном заражении *Triaenophorus* число плероцеркоидов у большинства рыб сравнительно невелико: 1—2 в одной рыбе, реже 3—4 и лишь в редких случаях до 10. Исключение представляет налим из Ладожского оз., в печени которого нами зарегистрирована максимальная интенсивность — 26 плероцеркоидов *T. nodulosus*. По литературным данным, максимальная интенсивность заражения разных видов рыб плероцеркоидами *T. nodulosus* очень велика и достигает у налима

Т а б л и ц а 26

Интенсивность заражения разных видов рыб плероцеркоидами
T. nodulosus и *T. amurensis*

Водоем	Хозяин	Количество зараженных рыб	Число рыб с различной интенсивностью заражения						
			1	2	3	4	5	6	7 и больше
<i>T. nodulosus</i>									
Ладожское оз. Оз. Можайское Рыбинское водохранилище	<i>Osmerus eperlanus</i>	16	13	3	—	—	—	—	—
	<i>Lota lota</i>	7	—	1	—	2	—	—	3
	<i>Esox lucius</i>	6	5	—	1	—	—	—	—
	<i>Perca fluviatilis</i>	276	245	26	3	2	—	—	—
<i>T. amurensis</i>									
Бассейн р. Амура	<i>Leuciscus waleckii</i>	21	18	1	—	2	—	—	—
	<i>Phoxinus phoxinus</i>	11	7	4	—	—	—	—	—
	<i>Hemiculter leucisculus</i>	3	3	—	—	—	—	—	—
	<i>Acanthorhodeus asmusi</i>	2	2	—	—	—	—	—	—

из озер Карелии 194 экз. (Шульман, 1961), у ершей из оз. Тур-
гояк 20 экз. (Богатова, 1936) и т. д. Столь высокая интенсивность
заражения крупных налимов, а также язей, как можно предпо-
ложить, есть результат реинкапсуляции или реинвазии. Все же
в большинстве случаев число плероцеркоидов в одной рыбе, за-
разившейся через *Soropoda* в природе, не превышает 4 (табл. 26).

Интенсивность заражения плероцеркоидами *T. crassus* сходна
с таковой у *T. nodulosus*. Основной второй промежуточный хозяин
T. crassus — ряпушка из Рыбинского водохранилища и Ладж-
ского оз. — содержит в мускулатуре, по нашим данным, 1—2 пле-
роцеркоида, значительно реже 3—4. Несколько выше интенсив-
ность заражения у ротанов — вторых промежуточных хозяев
T. orientalis, число паразитов в которых достигает 6—7 (табл. 27).

Таблица 27

Интенсивность заражения разных видов рыб плероцеркоидами
T. crassus и *T. orientalis*

Водоем	Хозяин	Количество зараженных рыб	Число рыб с различной интенсивностью заражения						
			1	2	3	4	5	6	7
<i>T. crassus</i>									
Ладожское оз. Рыбинское водохранилище	<i>Coregonus albula</i>	6	3	1	1	1	—	—	—
	»	16	10	5	1	—	—	—	—
<i>T. orientalis</i>									
Бассейн р. Амура	<i>Perccottus glehni</i>	22	10	7	1	2	—	1	1
	<i>Esox lucius</i>	2	2	—	—	—	—	—	—

По данным Спасского и Ройтмана (1960), число плероцеркоидов
T. crassus у сига может достигать 15 в одной рыбе. На высокую
интенсивность заражения сиговых плероцеркоидами *T. crassus*
указывают канадские исследователи (Newton, 1932; Miller, 1945b).
Число плероцеркоидов в мускулатуре сиговых варьирует от 1 до
35 в одной рыбе.

Приведенные выше данные касались интенсивности заражения
плероцеркоидами *Triaenophorus* в естественных условиях. Если
низкую интенсивность заражения в природных условиях можно
объяснить разреженностью первых промежуточных хозяев в во-
доеме и их слабой зараженностью, то в эксперименте, казалось бы,
интенсивность зависит в основном от количества процеркоидов,
полученных вторым промежуточным хозяином. Однако результаты
наших опытов не подтвердили это предположение. При скармли-
вании рыбам — вторым промежуточным хозяевам *T. nodulosus*

и *T. crassus* — большого числа процеркоидов (100—150 экз. каждой особи) ни в одном случае мы не получили более 6 полностью развитых плероцеркоидов (см. табл. 30). В то же время при заражении рыб 7—8 процеркоидами получена такая же интенсивность заражения (4—6 экз.), как и при заражении 100—150 процеркоидами. По всей вероятности, поступление большого числа процеркоидов вызывает активизацию защитных сил организма рыбы, что приводит к большой гибели паразитов. Инвазия же небольшим числом процеркоидов соответствует условиям естественного заражения.

Интересные наблюдения, свидетельствующие о связи интенсивности заражения с возрастом хозяина, приводит Миллер (табл. 28).

Т а б л и ц а 28

Число плероцеркоидов *T. crassus* в 100 экз. сигаовых из оз. Лессер Слейв (Канада). (По: Miller, 1945b)

Время исследования	Возраст исследованных рыб (в годах)									Число исследованных рыб
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1944 г.										
Январь и февраль . .	—	—	—	82	760	1078	910	1012	437	332
Май—июнь	—	18	—	20	600	1055	608	940	633	113
Июль	—	—	—	475	970	1447	823	1567	—	50
Октябрь	0	0	200	370	1460	1175	1129	1133	—	50

Из табл. 28 видно, что паразиты отсутствуют в сеголетках сигаовых, у рыб в возрасте 2 лет их небольшое количество. Число плероцеркоидов растет до 5—6 лет. Наиболее сильно пораженными оказались шестилетние рыбы. У рыб более старших возрастов наблюдается снижение числа паразитов, плероцеркоиды дегенерируют и пропитываются солями извести.

Влияние различных факторов на заражение вторых промежуточных хозяев

Роль пищевых связей в заражении вторых промежуточных хозяев. Заражение *Triaenophorus* многих видов рыб определяется рядом экологических факторов, и в частности их пищевыми связями. Вторыми промежуточными хозяевами этих цестод служат прежде всего те виды рыб, в пище которых преобладают планктонные организмы. Кроме того, чаще заражаются рыбы, поедающие веслоногих, а не ветвистоусых рачков.

Значение пищевых связей для заражения рыб некоторыми паразитами, и в частности *T. nodulosus*, подтверждается интерес-

ными данными С. С. Шульмана и В. Ф. Рыбак (1964) по озерам Карелии. По их данным, в самых эвтрофированных водоемах с богатым планктоном зараженность рыб *T. nodulosus* заметно меньше, чем в других водоемах с более обедненным планктоном. В то же время в дистрофных водоемах заражение *T. nodulosus* весьма значительно. Это связано с тем, что большинство планктофагов предпочитает питаться не веслоногими рачками, а ветвистоусыми. Даже в тех случаях, когда в планктоне водоема преобладают веслоногие рачки, в питании рыбы большее место занимают ветвистоусые. Такая избирательность, возможно, связана с тем, что ветвистоусые рачки часто достигают крупных размеров, менее подвижны и собираются большими стаями. В результате в водоемах, в которых много и копепод и кладоцер, первые не имеют большого удельного веса в питании рыб, что уменьшает возможность их заражения. Так, например, в олиготрофных Сямозере и Вагтозере зараженность налима *T. nodulosus* достигает 85—100%, тогда как в эвтрофированных водоемах (Крошнозеро и Миккельское) зараженность его снижается до 6.6%. С другой стороны, в оз. Салонъярви, где в связи с сильным обеднением планктона удельный вес копепод в питании планктофагов возрастает, процент заражения окуня достигает 40%.

Принимая во внимание степень и интенсивность заражения разных видов рыб плероцеркоидами *Triaenophorus*, необходимо отметить, что роль их как вторых промежуточных хозяев в отдельных водоемах СССР весьма неравноценна и определяется, как уже указывалось выше, конкретными экологическими условиями, в частности пищевыми связями с окончательным хозяином.

В Рыбинском водохранилище, как и во многих других водоемах, основным вторым промежуточным хозяином *T. nodulosus* служит окунь (степень заражения — до 95%). В Ладожском оз., как отмечалось выше, таковым является корюшка, в оз. Тургояк на Урале — ерш (80%), в оз. Байкал — бычки-подкаменщики *Batrachocottus baicalensis*, *Cottocomphorus grewinkii* (до 56%) и др., наконец, в бассейне р. Амура — лишь представители карповых: амурский чебак *Leuciscus waleckii* (45%), востробрюшка *Hemiculter leucisculus* (47%) и др. (Богатова, 1936; Изюмова, 1958; Ройтман, 1963а, 1963б; Зайка, 1965; Куперман, 1967б).

Заражение некоторых видов рыб (крупные налимы, язи) с высокой интенсивностью может происходить, по-видимому, в результате реинкапсуляции или реинвазии, установленных для *Diphyllbothrium latum* (Баер, 1925; Павловский и Гнездилов, 1939). Попад с заглоченной рыбой в кишечник налима или язя, плероцеркоиды *T. nodulosus* могут мигрировать оттуда в печень или другие внутренние органы. Подобное объяснение высокой зараженности налима высказал ранее О. Н. Бауер (1959).

Значение экологических условий для заражения рыб подтверждается следующим примером. Некоторые виды рыб, общие для

амурской и европейской фауны (налим, ленок, таймень), в бассейне р. Амура никогда не заражаются видами *Triaenophorus*, хотя в водоемах Европы и Сибири некоторые из них (налим) — обычные промежуточные хозяева этих цестод. Отсутствие *Triaenophorus* в этих видах рыб связано со своеобразными экологическими особенностями последних в бассейне р. Амура. Представители арктического пресноводного комплекса — налим и др., будучи холодноводными в отличие от других амурских рыб, держатся летом в глубоких местах протоков или русле р. Амура и почти совсем не питаются. Лишь в зимний период начинается их интенсивное питание. Следовательно, между налимом и лососевыми, с одной стороны, и веслоногими рачками, первыми промежуточными хозяевами *Triaenophorus*, — с другой, отсутствуют пищевые связи и размещение их в разных экологических нишах исключает возможность заражения этих видов рыб в бассейне р. Амура.

Приспособление видов *Triaenophorus* к разным группам вторых промежуточных хозяев. В экспериментальной работе по заражению радужной форели процеркоидами *T. nodulosus* Фогт (Vogt, 1938) выяснил ряд условий, влияющих на заражение рыб. Из опытов по перевариванию *in vitro* и из наблюдений на процеркоидах в кишечнике он установил, что процеркоиды могут лишь короткое время пребывать в содержимом желудка и должны быстро проникнуть в кишечник. Следовательно, для получения сильного заражения необходима прежде всего высокая скорость прохождения пищи через желудок рыб. Это в свою очередь связано с влиянием температуры воды. При температуре 9.5—14.5° процесс пищеварения усиливается, пища продвигается достаточно быстро и попадает в кишечник, что способствует заражению форели. При низкой температуре (2—4°) скорость продвижения пищи снижается, процесс пищеварения ослабляется, так что даже при незначительной интенсивности переваривания наступает почти полная гибель процеркоидов в желудке рыбы. Далее Фогт отмечает, что состояние рыбы перед приемом пищи также влияет на заражение рыб. При предварительном голодании усиливается процесс пищеварения и быстрое продвижение даже небольшой части пищи в кишечник способствует сохранению процеркоидов. Легче заражаются более молодые форели. Результаты, полученные К. Фогтом экспериментально, по-видимому, соответствуют условиям заражения в природе. Мы согласны с М. Н. Дубининой (1966) в том, что данные, полученные К. Фогтом, являются, по всей вероятности, общей закономерностью при заражении рыб и других холоднокровных большинством ленточных червей отряда *Pseudophyllidea*.

При анализе состава вторых промежуточных хозяев *T. nodulosus* в пределах СССР, как уже указывалось, бросается в глаза, что этот вид, хотя и паразитирует в представителях разных семейств и отрядов рыб, почти не встречается в карповых рыбах.

Находки плероцеркоидов *T. nodulosus* при многих тысячах вскрытий этих рыб на территории СССР столь малочисленны, что их нельзя не считать случайными. С другой стороны, в бассейне р. Амура нахождение плероцеркоидов *T. amurensis* — вида, родственного *T. nodulosus*, как уже упоминалось, падает только на карповых рыб. Между тем известно, что карповые рыбы существенно отличаются от рыб других семейств наших водоемов особенностями физиологии пищеварения, связанной с отсутствием у них обособленного желудка. Так, например, реакция рН содержимого переднего отдела кишечника карпа составляет постоянно 7.20—7.45, т. е. пищеварение происходит в нейтральной или слабощелочной среде, тогда как пищеварение в желудке обыкновенного сома всегда протекает в кислой среде при рН 2.25—3.40 (Краухин, 1963).

Хотя плероцеркоиды *T. nodulosus* локализируются во внутренних органах полости тела второго промежуточного хозяина, однако наличие или отсутствие желудка должно оказывать существенное влияние на развитие плероцеркоида, ибо именно в переднем отделе пищеварительного тракта рыбы происходит резкая смена условий существования паразита, что является важным моментом в его развитии. Кроме того, как уже отмечалось, превращение процеркоидов в плероцеркоидов и начало формирования последних происходит в пищеварительном тракте, где паразит живет от 3 до 10 дней (Vogt, 1938), а по нашим наблюдениям, — даже до 24 дней (Куперман, 1966а). Наконец, трудно себе представить, что существенно отличающаяся физиология пищеварения карповых может не оказать влияния на обмен веществ хозяина в целом и на условия существования плероцеркоида во внутренних органах, особенно в печени, тесно связанной с пищеварительным трактом. Поэтому мы вправе предположить, что значительные различия в морфологии крючьев *T. amurensis* и *T. nodulosus* связаны именно с адаптацией их плероцеркоидов к заметно различающимся условиям обитания в разных группах рыб — вторых промежуточных хозяев этих паразитов.

Для того чтобы установить, насколько далеко зашла приспособленность *T. nodulosus* и *T. amurensis* к паразитированию в определенных группах вторых промежуточных хозяев, нами была произведена серия экспериментов по перекрестному заражению видом *T. amurensis* европейских рыб и *T. nodulosus* — амурских рыб. В эксперименте были использованы 72 экз. рыб 9 видов:

Золотой карась (<i>Carassius carassius</i> L.) . . .	24 экз.
Орфа (<i>Leuciscus idus</i> L. var <i>orfus</i>)	5 »
Язь (<i>Leuciscus idus</i> L.)	3 »
Плотва (<i>Rutilus rutilus</i> L.)	3 »
Синец (<i>Abramis ballerus</i> L.)	3 »
Серебряный карась (<i>Carassius auratus gibelio</i> Bloch)	10 »

Ротан (<i>Perccottus glehni</i> Dyb.)	3 экз.
Щука (<i>Esox lucius</i> L.)	4 »
Окунь (<i>Perca fluviatilis</i> L.)	17 »

Из перечисленных рыб серебряный карась и ротан доставлены из бассейна р. Амура, остальные рыбы получены в европейской части СССР. Экспериментально был воспроизведен цикл развития *T. nodulosus* и *T. amurensis* от яйца до фазы плероцеркоида включительно. Яйца червей *T. amurensis*, полученные из амурских щук (*Esox reicherti*), на самолете были доставлены в Ленинград. Яйца *T. nodulosus* были взяты из щук (*Esox lucius*) Ладожского оз. и Рыбинского водохранилища.

Яйца, полученные из половозрелых червей, содержались в мелких кристаллизаторах при температуре воды 18—22°. Вылупившихся из яиц корацидиев вносили к циклопам и диаптомусам, отсаженным в большие кристаллизаторы. Циклопы отлавливались в мелких прудах, где отсутствовали рыбы и естественное заражение было исключено. Перед заражением рыб каждого циклопа просматривали под малым увеличением микроскопа, учитывая количество процеркоидов в циклопе, их размер, возраст и степень развития. После этого циклопов с инвазионными процеркоидами скармливали подопытным рыбам. Для заражения рыб были использованы процеркоиды в возрасте от 7 до 70 дней.

Заражение рыб проводилось следующим образом: подопытные рыбы предварительно выдерживались в аквариуме от 15 до 60 дней. Большая часть рыб была взята для опытов из небольших водоемов, где исключена возможность естественного заражения, другая часть — выведена из икры (окунь, щурята). В рыбах из бассейна р. Амура предварительную инвазию можно было легко различить при вскрытии благодаря характерному виду цист *T. amurensis*.

Перед заражением рыб, чаще по одной, иногда по две-три, отсаживали в кристаллизатор объемом 2—3 л. После того как рыбы привыкали к новой обстановке и живому корму (циклопы, дафнии, диаптомусы), в кристаллизатор с чистой водой опускали из пипетки циклопов с инвазионными процеркоидами. Рыбы, приученные к живому корму, как правило, активно поедали плавающих в воде циклопов. Через 8—12 час. воду в кристаллизаторе заменяли, тщательно просматривая и учитывая несъеденных циклопов. Каждой рыбе скармливали от 3 до 50 циклопов, содержащих от 4 до 147 процеркоидов. В некоторых опытах зараженных циклопов скармливали рыбам не одновременно, а с промежутком в несколько дней. В опытах по заражению рыб были использованы 845 циклопов и 2425 процеркоидов.

Опыты по перекрестному заражению рыб проходили по следующей схеме: заражению *T. amurensis* подвергали европейских карповых и некарповых рыб, заражению *T. nodulosus* — европейских и амурских карповых и некарповых рыб. В контроле заражали тех рыб из водоемов Европы и бассейна р. Амура, которые служат

в природных условиях обычными вторыми промежуточными хозяевами для каждого вида паразита. Проведено всего 50 опытов по заражению рыб. Опыты длились от 1 до 89 дней. При вскрытии рыб учитывали количество развившихся плероцеркоидов, их размер и локализацию. Из червей изготавливали тотальные препараты и серии срезов.

Условия и результаты опытов представлены в табл. 29—32. Как видно из табл. 29—32, *T. amurensis* удалось заразить только карповых рыб — золотого карася и орфу из водоемов Европы и серебряных карасей из бассейна р. Амура. Общее число заразившихся рыб — 8 из 15, общее число развившихся плероцеркоидов — 42. При этом важно отметить, что величина крючьев сколекса *T. amurensis* при заражении европейских карповых рыб (орфа, золотой карась) не изменилась и соответствовала их средним размерам у *T. amurensis* из рыб бассейна р. Амура. Наряду с этим нам не удалось заразить *T. amurensis* ни одной из 12 некарповых рыб (табл. 30).

Противоположная картина наблюдалась при заражении рыб *T. nodulosus*. Все попытки заразить карповых рыб (33 экз.) не дали положительных результатов (табл. 32). В то же время из 12 некарповых рыб 6 экз. заразились. Общее число плероцеркоидов, развившихся в них, — 12 (табл. 31, 33).

Проведенные эксперименты дают основание сделать вывод об определенной приспособленности *T. amurensis* и *T. nodulosus* к разным группам рыб. Заражению *T. amurensis* как в природе, так и в эксперименте подвержены только карповые рыбы, независимо от того, в какой географической зоне они обитают. С другой стороны, *T. nodulosus* карповых рыб в эксперименте заразить не удалось, заражению подверглись лишь некарповые (окунь, щука), которые и в природе служат обычно вторыми промежуточными хозяевами этого вида паразита. Таким образом, наряду с четкими морфологическими различиями между *T. nodulosus* и *T. amurensis* наблюдается приуроченность их к разным группам вторых промежуточных хозяев, что подтверждается описанными выше экспериментами.

Результаты экспериментов по перекрестному заражению, проведенных нами в лабораторных условиях, подтверждаются исключительно интересными «экспериментами», осуществленными в природных условиях. В 1920 г. в оз. Кенон (бассейн р. Амура) был завезен обыкновенный окунь из оз. Иван (бассейн р. Витима). В оз. Иван окунь служит единственным хозяином *T. nodulosus*. Как известно, в бассейне р. Амура окуни не встречаются. При вскрытии окуней из оз. Кенон в 1965 г. плероцеркоиды *T. nodulosus* и *T. amurensis* не были обнаружены, в то время как до 100% чебака — обычного второго промежуточного хозяина в бассейне р. Амура — было поражено плероцеркоидами *T. amurensis*.

Т а б л и ц а 29

Результаты экспериментального заражения европейских и амурских карповых рыб процеркоидами *T. amurensis*

Виды зараженных рыб	Количество рыб в опыте	Продолжительность опыта (в днях)	Число скормленных процеркоидов	Результаты заражения	
				число развившихся плероцеркоидов	длина плероцеркоидов (в мм)
<i>Leuciscus idus</i> L. var. <i>or-fus</i>	1	84	39	6	22—57
	1	24	64	18	2—4
	1	11	71	0	—
<i>Carassius carassius</i> L.	1	73	61	6	30—112
	2	66	97	3	40—43
				0	—
	1	54	6	0	—
	1	42	8	6	До 60
	1	28	48	1	32
	1	27	?	1	5
<i>Carassius auratus gibelio</i> Bloch *	2	25	36	0	—
	1	85	7	4	32—55
	1	12	48	0	—
	1	10	36	0	—

* Рыбы из бассейна р. Амура.

Т а б л и ц а 30

Результаты экспериментального заражения европейских и амурских карповых рыб процеркоидами *T. nodulosus*

Виды зараженных рыб	Количество рыб в опыте	Продолжительность опыта (в днях)	Число скормленных процеркоидов	Число развившихся плероцеркоидов
<i>Leuciscus idus</i> L.	3	6 и 9	26	0
<i>Leuciscus idus</i> L. var. <i>or-fus</i>	1	89	32	0
	1	17	4	0
				0
<i>Carassius carassius</i>	3	67 и 81	75	0
	2	58	35	0
	2	57	34	0
	1	50	41	0
	1	50	12	0
	1	47	7	0
	1	41	76	0
	1	41	31	0
	2		147	0
	2	39 и 58	60	0
<i>Abramis ballerus</i>	3	19 и 29	143	0
<i>Rutilus rutilus</i> L.		51		
	3			
<i>Carassius auratus gibelio</i> Bloch *		81	50	0
	4	21 и 30	87	0
	3			

* Рыбы из бассейна р. Амура.

Т а б л и ц а 31

Результаты экспериментального заражения европейских и амурских некарповых рыб процеркоидами *T. nodulosus* и *T. amurensis*

Виды зараженных рыб	Коли- чество рыб в опыте	Продол- житель- ность опыта (в днях)	Число скорм- ленных процер- коидов	Результаты заражения	
				число раз- вившихся плероцер- коидов	длина плеро- церкоидов (в мм)
<i>T. nodulosus</i>					
<i>Perca fluviatilis</i> L.	2	77	46	4	31—34
				1	35
	1	27	106	1	4
	1	10	58	1	—
	1	9	47	3	0.85—1.00
	3	8 и 13	108	0	—
<i>Esox lucius</i> L.	1	2	26	2	0.75
<i>Perccottus glehni</i> Dyb.*	2	54	100	0	—
	1	51	4	0	—
<i>T. amurensis</i>					
<i>Perca fluviatilis</i> L.	2	57	15	0	—
	1	34	11	0	—
	3	18	8	0	—
	1	16	7	0	—
	2	6	32	0	—
<i>Esox lucius</i> L.	2	62	90	0	—
	1	8	21	0	—

* Рыбы из бассейна р. Амура.

Т а б л и ц а 32

Результаты экспериментального заражения рыб процеркоидами *T. nodulosus* и *T. amurensis*

Виды рыб	Количество рыб в опыте	Количество заразившихся рыб
Заражение европейских и амурских карповых рыб <i>T. amurensis</i>		
<i>Carassius carassius</i> L.	9	5
<i>Leuciscus idus</i> L. var. <i>orfus</i>	3	2
<i>Carassius auratus gibelio</i> Bloch *	3	1
Заражение европейских некарповых рыб <i>T. amurensis</i>		
<i>Esox lucius</i> L.	3	0
<i>Perca fluviatilis</i> L.	9	0

* Рыбы из бассейна р. Амура.

Т а б л и ц а 32 (продолжение)

Виды рыб	Количество рыб в опыте	Количество заразившихся рыб
----------	---------------------------	-----------------------------------

Заражение европейских и амурских некарповых рыб
T. nodulosus

<i>Esox lucius</i> L.	1	1
<i>Perca fluviatilis</i> L.	8	5
<i>Perccottus glehni</i> Dyb.*	3	0

Заражение европейских и амурских карповых рыб
T. nodulosus

<i>Carassius carassius</i> L.	15	0
<i>Leuciscus idus</i> L. var. <i>orfus</i>	2	0
<i>Leuciscus idus</i> L.	3	0
<i>Rutilus rutilus</i> L.	3	0
<i>Abramis ballerus</i> L.	3	0
<i>Carassius auratus gibelio</i> Bloch * . . .	7	0

* Рыбы из бассейна р. Амура.

Т а б л и ц а 33

Результаты экспериментального заражения рыб
процеркоидами *T. nodulosus* и *T. amurensis*

Рыбы	Количество рыб в опыте	Количество зара- зившихся рыб
------	---------------------------	----------------------------------

T. amurensis

Карповые	15 (3 *)	8 (1 *)
Некарповые	12	0

T. nodulosus

Карповые	33 (7 *)	0
Некарповые	12 (3 *)	6

* Рыбы из бассейна р. Амура.

Следовательно, *T. amurensis* паразитирует только в карповых рыбах (Пронин, 1966).

Это подтверждает наше предположение о том, что различия *T. amurensis* и *T. nodulosus* связаны в основном с адаптацией к группам рыб, существенно отличающихся друг от друга физиологией пищеварения. Морфологические различия в первую очередь коснулись крючьев сколекса, так как, во-первых, органы прикрепления играют первостепенную роль для данных цестод, во-вторых, закладка и формирование крючьев *Triacnophorus* происходят на фазе

плероцеркоида, во втором промежуточном хозяине. Поэтому изменения условий существования в последнем играют важную роль в изменчивости крючьев, в то время как условия обитания в окончательном хозяине могут только придать определенное направление этому процессу.

Весьма возможно, что еще более выраженные различия в размерах крючьев у *T. crassus*, *T. meridionalis* и *T. orientalis* также связаны с обитанием их в разных далеких друг от друга в систематическом отношении видах хозяев: *T. crassus* — в лососевых, *T. meridionalis* — в бычках, *T. orientalis* — в элеотрисовых. Следует учесть, что для *T. crassus* и близких ему видов свойственна более узкая специализация ко вторым промежуточным хозяевам. Характерно, что наиболее значительные различия в форме крючьев, которые мы наблюдаем при сравнении *T. nodulosus* и *T. crassus*, совпадают и с наиболее существенными различиями в условиях обитания их плероцеркоида: первый локализуется всегда в органах полости тела, второй — в мускулатуре. Таким образом, условия существования во втором промежуточном хозяине на фазе плероцеркоида имеют большое значение для эволюции представителей рода *Triaenophorus*.

Глава 8

ФАЗА ВЗРОСЛЫХ ЧЕРВЕЙ

Формирование взрослых червей в кишечнике окончательного хозяина

Развитие плероцеркоидов во взрослых червей у большинства видов *Triaenophorus* происходит в кишечнике щук (род *Esox*). Лишь *T. stizostedionis* на взрослой фазе паразитирует в кишечнике окуневой щуки *Stizostedion vitreum*. Морфология взрослых червей описана в отдельной главе, здесь рассматривается их формирование. При попадании плероцеркоидов *Triaenophorus* в кишечник окончательного хозяина хвостовой придаток паразита резорбируется или совсем отпадает. Остается лишь сколекс с небольшим участком стробилы. Так, длина молодых форм *T. nodulosus*, недавно попавших в кишечник щуки, обычно равна 2—3 и *T. crassus* — 5—6 мм, тогда как длина плероцеркоида *T. nodulosus* из печени окуня составляет 25—37, а *T. crassus* из мускулатуры ряпушки — до 150 мм. После этого начинается интенсивный рост и формирование взрослых червей.

Пищеварительный канал щуки состоит из желудка, средней и прямой кишки. Представители *Triaenophorus* локализуются обычно в средней кишке. При этом виды *T. crassus*, *T. meridionalis* и *T. orientalis* располагаются всегда кучно, лишь на ограниченном участке передней трети средней кишки, тогда как *T. nodulosus*

и *T. amurensis* прикрепляются по всей средней кишке и даже иногда в прямой кишке. При совместном обитании в кишечнике *T. nodulosus* и *T. crassus* располагаются обособленными группами, не смешиваясь между собой. *T. crassus* прикрепляются к стенке кишечника значительно крепче, чем *T. nodulosus*, и часто обрываются при извлечении, оставляя сколекс в стенке кишечника. *T. stizostedionis* локализуются также в средней кишке.

Для того чтобы выяснить динамику роста и развития *T. nodulosus* и *T. crassus* и установить число червей в популяции в течение годового цикла в окончательном хозяине, мы провели ежемесячные исследования рыб из Рыбинского водохранилища в период с февраля 1965 по февраль 1967 г. Кроме того, исследованы в разные сезоны года щуки из Ладожского и Можайского озер, дельты р. Волги, бассейна р. Амура и других водоемов.

В течение 2 лет мы вскрыли всего 531 щуку из Рыбинского водохранилища, из них 455 были заражены червями рода *Triaenophorus*. Измерение червей производилось в одинаковых условиях для получения сравнимых результатов. Черви были разделены по длине на четыре группы: 1—80, 81—160, 161—240, 241—280 мм и длиннее. Установлено пять стадий половой зрелости изучаемых червей — модернизирована схема, предложенная английским исследователем Чаббом (Chubb, 1963):

стадия I — молодые черви, напоминающие плероцеркоидов; гонады полностью отсутствуют;

стадия II — в стробиле, начиная с заднего конца, начало закладки гонад, формирование цирруса, семенников, яичника и матки;

стадия III — в стробиле полностью развиты половые комплексы, однако яиц в матке еще нет;

стадия IV — черви, содержащие массу яиц в матке и легко откладывающие их при помещении в воду;

стадия V — черви с яйцами дегенерируют, покидают кишечник; в кишечнике часто обнаруживаются куски стробилы.

В табл. 34 приводятся число зараженных щук, число обнаруженных в них червей и распределение червей в отдельные группы по длине и степени половой зрелости в период с февраля 1965 по февраль 1967 г.

Как видно из табл. 34, *T. nodulosus* встречаются в кишечнике щуки в течение всего года. Со второй половины июня по сентябрь в кишечнике щук регистрируются только молодые особи новой популяции без следов закладки гонад (I стадия зрелости). Длина червей в этот период колеблется от 10 до 90 мм. В конце сентября в отдельных червях длиной от 90 до 104 мм наблюдается начало закладки гонад начиная с формирования семенников и цирруса. В октябре, ноябре и декабре наряду с интенсивным ростом червей происходит дальнейшее формирование мужской и женской половой системы, которое заканчивается в конце декабря и первой поло-

Таблица 34

**Динамика роста и полового созревания *T. nodulosus* из щук
Рыбинского водохранилища**

Время исследова- ния	Количество ис- следованных щук	Количество за- раженных щук	Общее число паразитов в щу- ках	Среднее число паразитов в од- ной зараженной щук	Число паразитов									
					динамика роста (в мм)				стадия зрелости					
					1—80	81— 160	161— 240	241— 280	I	II	III	IV	V	
1965 г.														
Февраль	6	6	112	18.6	16	31	45	20	—	10	50	52	—	
Март	9	9	148	16.4	38	79	24	7	11	32	55	50	—	
Апрель	6	6	112	18.6	52	43	15	2	4	8	48	52	—	
Май	20	20	291	14.5	54	81	103	53	48	—	—	123	120	
Июнь *	47	47	486	10.3	171	—	—	—	171	—	—	17	298	
Июль	15	15	66	4.4	66	—	—	—	66	—	—	—	—	
Август	21	20	156	7.8	156	—	—	—	156	—	—	—	—	
Сентябрь	43	32	284	8.8	254	30	—	—	268	16	—	—	—	
Октябрь	60	46	239	5.2	115	117	4	3	186	33	20	—	—	
Ноябрь	1	1	14	14	3	4	5	2	11	—	3	—	—	
Декабрь	27	19	184	9.7	71	92	20	1	89	48	47	—	—	
1966 г.														
Январь	10	10	309	30.9	60	150	94	10	31	96	145	37	—	
Февраль	23	23	652	28.3	197	303	135	17	56	185	237	274	—	
Март	32	32	1152	36	292	570	173	17	139	89	460	414	—	
Апрель	6	6	209	34.8	59	79	60	11	24	10	91	84	—	
Май *	20	20	305	15.2	37	59	1	—	15	—	32	55	203	
Июнь *	29	23	123	5.3	106	—	—	—	106	—	—	—	17	
Июль	23	9	34	3.7	33	1	—	—	34	—	—	—	—	
Август	25	14	44	3.1	41	3	—	—	44	—	—	—	—	
Сентябрь	13	12	67	5.5	58	9	—	—	58	9	—	—	—	
Октябрь	35	26	264	10.1	65	181	18	—	42	49	173	—	—	
Ноябрь	26	26	265	10.2	70	171	23	1	19	42	184	20	—	
Декабрь	9	9	190	21.1	58	88	33	11	12	22	121	35	—	
1967 г.														
Январь	19	18	281	15.6	55	108	64	26	13	21	100	147	—	

* Часть червей нельзя измерить, так как в это время происходит их дегенерация и в кишечнике обнаружены лишь остатки стробилы.

вине января. Максимальная длина червей к концу этого периода достигает 255 мм.

Появление первых яиц в матке *T. nodulosus* из Рыбинского водохранилища зарегистрировано в первой декаде января. С этого же времени при помещении червей в воду из них выпадают яйца, способные к развитию. В феврале и марте число половозрелых червей значительно увеличивается. Наряду с половозрелыми чер-

виями в той же популяции встречаются черви на разпой стадии полового созревания — с развитыми гонадами, пачалом формирования гонад, а также небольшое число червей без гонад.

В конце апреля и главным образом в мае и начале июня происходит массовая откладка яиц. Половозрелые стробилы или части их с яйцами покидают в этот период кишечник щуки. В воде происходят мацерация тканей червей и попадание яиц в воду (V стадия зрелости). Последние половозрелые стробилы *T. nodulosus* встречаются в кишечнике щук Рыбинского водохранилища в середине июня (16—19 июня). В течение мая наблюдается увеличение числа молодых особей новой популяции, в июне они составляют подавляющее большинство и встречаются вместе с половозрелыми стробилами старой популяции. Аналогичные данные получены для *T. crassus*.

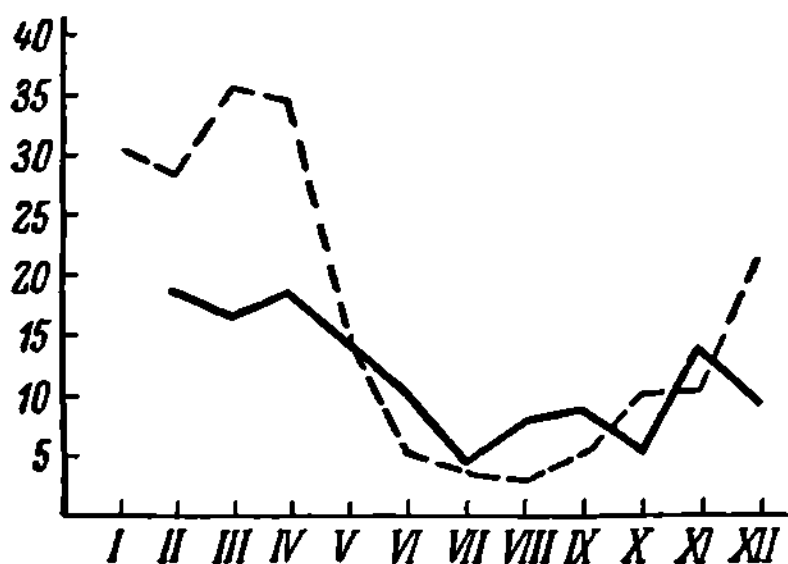


Рис. 38. Динамика заражения щук *T. nodulosus* из Рыбинского водохранилища за 1965—1966 гг.

По оси абсцисс — среднее число паразитов в зараженной щуке; по оси ординат — месяцы. Сплошная линия — в 1965 г., прерывистая — в 1966 г.

Таким образом, полный цикл развития *T. nodulosus* и *T. crassus* в условиях Рыбинского водохранилища продолжается 12 мес. Подобные данные приводят Экбаум (Ekbaum, 1937) и Миллер (Miller, 1943b) для *T. crassus* и *T. nodulosus* из водоемов Канады.

Шеуринг (Scheuring, 1930) предполагает, что цикл развития *T. nodulosus* в Южной Германии длится 9—10 мес. Динамика заражения щук *T. nodulosus* и *T. crassus* из Рыбинского водохранилища отражена на рис. 38.

Анализ табл. 34 и рис. 38 показывает, что степень заражения щуки начиная с июня медленно возрастает в течение летних месяцев. Этот факт объясняется особенностями ее экологии и питания. По данным М. Ивановой (1966), изучавшей в течение ряда лет питание щук в Рыбинском водохранилище, характер питания и состав пищи хищных рыб существенно меняются по сезонам года. Весной все хищники питаются крупной рыбой. После нереста, в период нагула интенсивность питания щук резко увеличивается, так что при благоприятных условиях за май они иногда съедают 28% своего годового рациона. Однако основу питания щуки в этот период составляет плотва. Осенью и зимой щука и другие хищные рыбы питаются подростками сеголетками окуня и взрослыми особями таких мелких рыб, как снеток и ерш. Такая же закономерность в питании щук характерна для многих северных водоемов.

Окунь составляет 32% в составе пищи щук Рыбинского водохранилища (Иванова, 1966). Степень заражения окуней плероцер-

коидами *T. nodulosus* составляет 55%, по нашим данным, и 95%, по данным Изюмовой (1958). Основным источником инвазии щуки *T. nodulosus* в Рыбинском водохранилище, несомненно, служат окуни, а *T. crassus* — ряпушка. Данные по питанию щуки отражают динамику заражения рыб этими паразитами.

Заражение щуки плероцеркоидами *T. nodulosus* продолжается, по-видимому, в течение всего года, однако в разные сезоны в различной степени. Основной период заражения, как указывалось выше, падает на осенние и зимние месяцы. Таким образом, постоянный уровень инвазии щук в зимний период обеспечивается, по всей вероятности, тем, что половозрелые черви *T. nodulosus* не покидают кишечника щук до апреля.

Окончательные хозяева видов рода *Triaenophorus*

Окончательными хозяевами видов *Triaenophorus* (кроме *T. stizostedionis*) служат представители рода *Esox*: для *T. nodulosus*, *T. crassus* — *Esox lucius* и *E. masquinongy* в Европе, Сибири и Северной Америке, для *T. meridionalis* — *Esox lucius* в Европе и, наконец, для *T. amurensis* и *T. orientalis* — *Esox reicherti* в бассейне р. Амура. В кишечнике щук *Triaenophorus* паразитирует во взрослом состоянии. Однако некоторые авторы (Маркевич, 1934; Петрушевский и др., 1948; Шевченко, 1954; Лавров, 1955; Барышева и Бауер, 1957; Кудрявцева, 1957а; Изюмова, 1958; Кротас, 1963; Ройтман, 1963а; Скрипченко, 1963, и др.) обнаружили, например, *T. nodulosus* и *T. amurensis* не только у щук, но и в кишечнике форели, хариуса, налима, язя, судака, окуня, ерша, обыкновенного и амурского сомов, угря и других рыб. Шеуринг (Scheuring, 1923) и Михайлов (Michajlow, 1962) приводят собственные и литературные данные, из которых следует, что *T. nodulosus* обнаружен в Западной и Центральной Европе в кишечнике 24 видов рыб. При этом оба автора выражают сомнение, что перечисленные виды могут служить окончательным хозяином для *T. nodulosus*.

В действительности нахождение *T. nodulosus* в кишечнике этих рыб не противоречит, на наш взгляд, мнению ряда авторов о приуроченности взрослых особей паразита исключительно к видам рода *Esox* по следующим причинам. Прежде всего случаи обнаружения *T. nodulosus* в кишечнике других рыб, кроме щуки, относительно редки. Кроме того, немногочисленные экземпляры паразита, найденные в кишечнике хищных рыб, могут быть плероцеркоидами из недавно заглоченных ими рыб, не успевшими еще перевариться. Далее, обитание червей рода *Triaenophorus* в кишечнике некоторых видов рыб с физиологией пищеварения, схожей со щукой, по-видимому, возможно, но дальнейшее развитие их до полового созревания менее вероятно. Авторы, как правило,

не приводят данных о степени зрелости паразитов, найденных в кишечнике рыб. Обнаруженные нами в некоторых случаях *T. nodulosus* и *T. crassus* в кишечнике окуня и судака представляли собой неполовозрелых червей, не прикрепленных к стенке кишечника. Однако, если и имеют место единичные случаи полового созревания *Triaenophorus* в кишечнике других хищных рыб, кроме щуки, это следует рассматривать как случайность. Наконец, ареал видов *Triaenophorus* во всех зонах ограничен распространением их окончательного хозяина — щуки (см. рис. 39).

Следует отметить, что *T. crassus* более строго приурочен к окончательному хозяину — щуке, чем *T. nodulosus*. Из других рыб, кроме щуки, *T. crassus* зарегистрирован лишь в кишечнике судака и сома (Шевченко, 1956; Кудрявцева, 1960). Лишь *T. stizostedionis* паразитирует в далеком от щуки по систематическому положению, но близком по экологии представителе сем. Percidae — *Stizostedion vitreum* из водоемов Северной Америки.

Влияние экологических факторов на паразита и на зараженность им окончательного хозяина

На процесс полового созревания *Triaenophorus* наряду с другими факторами заметное влияние оказывает температура, которая у рыб, как известно, почти соответствует температуре окружающей среды. Сравнение сведений о сроках полового созревания и выделения яиц у червей рода *Triaenophorus* в разных географических зонах, по собственным наблюдениям и литературным данным, свидетельствует о том, что сроки развития червей претерпевают изменения соответственно колебаниям температуры.

Наиболее интенсивные рост и формирование половых органов червей в кишечнике щуки происходят при осеннем понижении температуры, на Рыбинском водохранилище — в конце сентября и октябре при температуре воды 8—5°, на Ладожском оз. — в октябре и ноябре при 7°. В Англии, в оз. Ллин Тегид (Llyn Tegid) формирование гонад начинается в октябре при температуре воды 11.5° (Chubb, 1963). Интересно отметить, что у *Proteocerphalus fillicollis* осеннее падение температуры, напротив, задерживает рост и развитие гонад до весны (Hopkins, 1959).

Зрелые яйца у небольшой части червей обоих видов *Triaenophorus* из Ладожского оз. впервые отмечены в декабре. В Рыбинском водохранилище первые половозрелые стробилы *T. nodulosus*, как упоминалось, обнаружены в первой декаде января. В марте большая часть червей становится половозрелой. Следует отметить, что в щуках из дельты Волги половозрелые черви *Triaenophorus* с массой яиц обнаружены уже в ноябре. Следовательно, в южных водоемах половое созревание наступает в более ранние сроки, чем в северных.

Если для формирования половой системы и созревания *Triaenophorus* стимулирующим фактором является понижение температуры воды, то для выхода из кишечника окончательного хозяина половозрелых червей среди других возможных факторов необходимо повышение температуры. Большая часть половозрелых червей покидает кишечник щук в Ладожском оз. в мае—июне. *T. crassus*, по-видимому, более чувствителен к повышению температуры, чем *T. nodulosus*, так как он покидает кишечник первым. Так, например, при вскрытии щук из Ладожского оз. 1 июня 1964 г. среди червей обнаружены половозрелые особи *T. nodulosus* и лишь молодые особи *T. crassus* новой популяции. В Рыбинском водохранилище половозрелые особи *T. crassus* покидают кишечник с мая до середины июня, *T. meridionalis* в дельте р. Волги — в мае, *T. amurensis* и *T. orientalis* в бассейне р. Амура — до конца мая.

В водоемах Сибири и Чукотки наблюдается задержка половозрелых червей *T. crassus* в кишечнике щук до конца июня и середины июля, что еще раз свидетельствует о важной роли температуры для полового созревания и выделения яиц. Все же развитие зародышей в яйцах *T. crassus* в этих районах происходит примерно при той же температуре, что и на северо-западе европейской части СССР (Ладожское оз., Рыбинское водохранилище). Отсюда можно предположить, что *T. crassus* имеет по всему ареалу единый температурный оптимум для развития яиц, это достигается сдвигом развития на более поздние сроки по направлению с запада на восток. В то же время в южных районах европейской части СССР сдвига развития яиц на более ранние сроки у *T. meridionalis* почти не наблюдается. Откладка яиц и освобождение кишечника от червей в южных водоемах происходит примерно в то же время, что и у *T. crassus* из Ладожского оз., но при более высокой температуре.

Из приведенных данных следует, что фенологические факторы, в частности температурные условия, играют наиболее важную роль в половом созревании червей рода *Triaenophorus*, это полностью согласуется с мнением других авторов (Lawler, Scott, 1954; Michajlow, 1962).

Заражение видами *Triaenophorus* их окончательных хозяев во многом определяется экологическими факторами. Окончательным хозяином *T. nodulosus* и *T. crassus* служит, как известно, щука, в кишечнике которой оба вида могут паразитировать одновременно. Выяснение соотношений этих паразитов при совместном обитании в кишечнике щуки и причин, обусловивших преобладание того или иного вида, представляет несомненный интерес.

Шеуринг (Scheuring, 1930), обнаруживший в кишечнике щуки от 100 до 200 экз. *T. crassus*, считает, что такая сильная инвазия возможна при отсутствии *T. nodulosus*. Кроме того, им и другими авторами отмечено преобладание *T. crassus* в крупных щуках из

больших водоемов (Scheuring, 1930; Miller, 1952, и др.). При инвазии обоими видами одновременно отношение *T. nodulosus* к *T. crassus* составляло 27 : 61, 11 : 131 и 3 : 133 (Scheuring, 1930). По данным Михайлова (Michajlow, 1962), при совместной инвазии, наоборот, гораздо чаще регистрируется *T. nodulosus* в отношении к *T. crassus* 142 : 5 и 27 : 7.

С целью выяснения соотношения *T. nodulosus* и *T. crassus* при одновременном обитании их в кишечнике нами были исследованы в августе и сентябре 30 щук из Ладожского оз. Совместная инвазия обоими видами наблюдалась у 16 щук (53.3%), у 3 щук (10%) — заражение только *T. nodulosus* и у 11 щук (36.7%) — только *T. crassus*. Во всех случаях совместной инвазии всегда отмечалось преобладание *T. crassus*, при этом отношение *T. nodulosus* к *T. crassus* составляло 2 : 82, 14 : 77, 3 : 29, 3 : 53, 4 : 42, 1 : 34 и т. д. Величина исследованных щук колебалась от 45 до 75 см. Постоянное преобладание *T. crassus* над *T. nodulosus* в Ладожском оз. при одновременном обитании в кишечнике щуки обусловлено высокой инвазией щуки этим паразитом через ряпушку.

Другим примером, подтверждающим роль пищевых связей в заражении этими цестодами, является чрезвычайно низкая инвазия щук *T. crassus* в Рыбинском водохранилище, где ряпушка — основной второй промежуточный хозяин этого паразита — составляет, по данным М. Ивановой (1966), всего 0.2% годового рациона щуки. С другой стороны, высокое заражение щук *T. nodulosus* в этом водоеме, несомненно, связано с наличием тесных пищевых связей щуки с окунями, которые составляют 32% в пище щуки. Заражение окуней плероцеркоидами *T. nodulosus* достигает 55—95%.

Привлекают внимание и различия в длине изучаемых цестод при совместной инвазии. Если длина *T. crassus* из кишечника щук Ладожского оз., исследованных в августе—сентябре, колебалась от 80 до 280 мм, то длина *T. nodulosus* — от 15 до 65 мм.

Анализируя закономерности распространения *Triaenophorus* в разных водоемах, следует отметить, что зараженность рыб данными паразитами обусловлена рядом экологических факторов, и главным образом пищевыми связями между первыми и вторыми промежуточными хозяевами, а также вторыми промежуточными и окончательными хозяевами этих цестод.

Для успешного прохождения цикла развития *Triaenophorus* необходимо наличие промежуточных хозяев в определенный период и определенном участке водоема, а также чтобы окончательный и промежуточные хозяева занимали в одно и то же время одну и ту же экологическую нишу. Примером может служить экологическая зависимость между хозяевами *Triaenophorus* в Ладожском оз.

Характерными для зоопланктона формами в Ладожском оз. являются *Cyclops vicinus*, *Macroscyclops albidus*, *Eudiaptomus*

gracilis, *Mesocyclops oithonoides* (Скориков, 1910; Соколова, 1956). Среди них ряд видов может служить первым промежуточным хозяином *Triaenophorus*. По числу планктонных организмов во всех районах озера преобладает *Copepoda*, в особенности циклопы и их науплиусы, составляя в большинстве случаев 70—80%. По распределению планктонных организмов в весенний период в горизонте 0—2 м всегда преобладают *Copepoda* и *Cladocera*. Таким образом, обилие циклопов в прибрежной зоне весной способствует широкому распространению *Triaenophorus* в их первых промежуточных хозяевах.

В связи с повышенными летними температурами мелководной хорошо прогреваемой полосы восточные районы озера становятся наиболее продуктивными по зоопланктону. Этим и объясняется значительное скопление ряпушки — основного второго промежуточного хозяина *T. crassus* — в период нагула вдоль северо-восточного побережья Ладожского оз. Подход ряпушки, питающейся летом только зоопланктоном, к этому району совпадает с максимумом развития последнего в конце июня, продолжается в июле и заканчивается в августе. При ранней весне ряпушка появляется в этих районах уже в первой половине июня (Покровский, 1956). При повышении температуры в прибрежной полосе корюшка — второй промежуточный хозяин *T. nodulosus* — переходит от донного питания к пелагическому, что приводит к обострению конкуренции между ряпушкой и корюшкой, так как массовыми объектами их пищи становятся циклопы и босмины (Сальдау, 1956).

Щука — окончательный хозяин обоих видов *Triaenophorus* — распространена в Ладожском оз. повсеместно. Освобождение кишечника щуки от половозрелых стробил *Triaenophorus* и развитие отложенных яиц происходят, как правило, в мае. Таким образом, массовое вылупление корацидиев *Triaenophorus* происходит в мае и совпадает с интенсивным размножением и распространением в прибрежной полосе циклопов, что способствует заражению последних. Заражение *Triaenophorus* корюшки, ряпушки, молоди сига, окуней и других рыб происходит в июне и начале июля при активном питании их зоопланктоном, в частности *Copepoda*. В летнее время щука занимает ту же экологическую нишу, что и корюшка и лососевые (преимущественно ряпушка), и интенсивно питается ими. При вскрытии щук мы часто находили от 2 до 4 экз. ряпушки и корюшки в одной щуке.

Учитывая высокую зараженность корюшки плероцеркоидами *T. nodulosus* — 55—93% (Барышева и Бауер, 1957; Куперман, 1965) и ряпушки плероцеркоидами *T. crassus* — 60% (Куперман, 1965) и наличие тесных пищевых связей между этими видами рыб и щукой, можно считать, что основным вторым промежуточным хозяином для *T. nodulosus* в Ладожском оз. служит корюшка, а для *T. crassus* — ряпушка. Окунь, обычный второй промежуточный

хозяин *T. nodulosus*, в Ладожском оз. существенной роли в распространении этого вида, по-видимому, не играет, так же как и сиг для *T. crassus*. Зараженность окуня плероцеркоидами *T. nodulosus*, по данным Барышевой и Бауера (1957), составляет всего 7%.

Таким образом, сочетание источника заражения — корацидиев, первых промежуточных хозяев — циклопов, вторых промежуточных хозяев — корюшки для *T. nodulosus* и ряпушки для *T. crassus* и, наконец, окончательного хозяина — щуки, а также наличие пищевых связей между ними в определенное время (весенний и летний период в прибрежной зоне) обеспечивают осуществление цикла развития *Triaenophorus*. Подобную закономерность в распространении *T. crassus* из озер Канады описал Миллер (Miller, 1952). Присутствие щук и сиговых в определенный период — наиболее важное звено, по мнению Миллера, в цикле развития *T. crassus*.

Характеризуя закономерность распространения *T. crassus* в водоемах Канады, Миллер (Miller, 1952) ссылается на линию Кеннеди (Kennedy, 1948), которая совпадает с июльской изотермой и обозначает южную границу распространения этого вида. По данным Кеннеди, севернее указанной им линии вода в больших озерах нагревается медленно и сиговые не покидают береговую зону, где имеются зараженные циклопы, до начала лета. Южнее этой линии температура воды резко повышается и сиговые уходят от берегов в глубокие места, не успев вступить в контакт с зараженными циклопами и щукой в береговой зоне. Именно этим объясняется распространение *T. crassus* на севере и лишь в больших озерах юга Канады, где вода весной медленно нагревается.

Важную роль пищевых связей в заражении рыб паразитами, в том числе и *Triaenophorus*, хорошо иллюстрируют примерами из водоемов Карелии С. С. Шульман и В. Ф. Рыбак (1964). По их данным, в некоторых эвтрофных водоемах с богатым планктоном рыбы предпочитают питаться клadoцерами, а не копеподами — первыми промежуточными хозяевами многих цестод. В связи с этим зараженность рыб-планктофагов паразитами, связанными в цикле развития с веслоногими рачками, заметно падает. В этих случаях слабое распространение паразитов сочетается с большим количеством их промежуточных хозяев. Те же авторы указывают на роль пищевых связей между окончательным и вторым промежуточным хозяевами. Так, например, зараженность щуки, окончательного хозяина *T. crassus*, в Сямозере достигает 100%. Это связано с тем, что щука в данном водоеме питается преимущественно лососевыми рыбами. С другой стороны, в Пертозере и Кончозере *T. crassus*, несмотря на наличие большого количества лососевых, вообще отсутствует. Щуки в этих водоемах совсем не питаются лососевыми, что приводит к разрыву пищевых связей между

вторыми промежуточными и окончательными хозяевами и в конечном итоге — к полному исчезновению паразита.

Значение конкретных экологических условий в водоеме и пищевых связей между хозяевами для заражения *T. nodulosus* четко подтверждается наблюдениями, проведенными нами в 1962—1964 гг. на оз. Можайском в окрестностях Ленинграда (Куперман 1970). Длина озера 1.5 км, ширина 600—700 м. Ихтиофауна озера заметно обеднена и представлена следующими видами рыб: щука, плотва, в небольшом количестве язь, линь и карась. Большой интерес изучения этого озера определяется тем, что оно представляет собой небольшой изолированный водоем, в котором легко прослеживаются взаимоотношения между хозяевами паразитов.

При исследовании в кишечнике щук обнаружено большое число *T. nodulosus*, хотя обычные вторые промежуточные хозяева паразита (окунь и другие) в озере полностью отсутствуют. Однако, как показали наблюдения и специальные эксперименты, проведенные нами, *T. nodulosus* паразитирует, как правило, в некарповых, т. е. в рыбах, обладающих обособленным желудком. В карповых рыбах, лишенных обособленного желудка, развития *T. nodulosus* не происходит (Куперман, 1966а). В оз. Можайском из некарповых рыб обитает только щука. Все остальные виды рыб относятся к семейству карповых и поэтому не могут участвовать в цикле развития *T. nodulosus*. Действительно, все исследованные карповые (25 экз. плотвы и 25 язей, карасей и линей) не были заражены *T. nodulosus*. Таким образом, единственным видом рыб, который может служить вторым промежуточным хозяином *T. nodulosus* в оз. Можайском, является щука.

Как известно, щука очень рано переходит к хищному образу жизни и перестает питаться планктонными организмами. С этого времени она уже не может стать вторым промежуточным хозяином *T. nodulosus*, но ее молодь интенсивно питается веслоногими рачками. Именно поэтому молодь щуки из оз. Можайского, исследованная нами в возрасте 1.5—2.0 мес., оказалась сильно зараженной плероцеркоидами *T. nodulosus*. Из 15 исследованных щурят были заражены 10 (66%). Плероцеркоиды локализовались в паренхиме печени в количестве 1—3 экз. в одной рыбе и не были заключены в капсулу. Длина червей достигала 10—12 мм. Следовательно, молодь щуки оказалась единственным видом рыб, зараженным плероцеркоидами *T. nodulosus* в оз. Можайском. Правда, мы обнаруживали плероцеркоидов иногда и у взрослых щук (2 года и старше), однако они были заключены в капсулы и во всех случаях некротизированы. Совершенно очевидно, что мы имели дело с плероцеркоидами, попавшими в щуку в раннем возрасте, когда она питалась копеподами. Длительное пребывание паразита во втором промежуточном хозяине приводит его к гибели. Такое же явление наблюдала ранее у взрослых щук и А. М. Лопухина (1966).

Однако для прохождения полного цикла *T. nodulosus* необходимо наличие не только их промежуточных и окончательного хозяина, но и пищевых связей между ними. Цикл развития *T. nodulosus* в оз. Можайском может быть осуществлен только в случае каннибализма у щуки. Действительно, при вскрытии в желудке щук нами было обнаружено наряду с плотвой большое количество щурят. Об их роли в питании взрослых щук свидетельствует сильная зараженность последних *T. nodulosus*. Из 93 исследованных щук у 82 (т. е. у 88%) в кишечнике были обнаружены взрослые *T. nodulosus*. Интенсивность заражения колебалась от 2 до 50 экз. Средняя интенсивность равнялась 8.5 экз. на одну щуку.

Таким образом, в своеобразных экологических условиях изолированного водоема с обедненной ихтиофауной при отсутствии обычных вторых промежуточных хозяев щука может служить как окончательным, так и единственным постоянным вторым промежуточным хозяином, через которого осуществляется цикл развития *T. nodulosus*. В связи с этим следует подчеркнуть, что *T. crassus* не использует щук в качестве второго промежуточного хозяина, о чем свидетельствует его отсутствие в оз. Можайском. Следовательно, возможность существования паразита в любом водоеме, расположенном в пределах его ареала, связана с двумя факторами: 1) наличием всех хозяев паразита и 2) существованием пищевых связей между хозяевами.

Глава 9

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ *TRIAENOPHORUS*

Распространение всех видов *Triaenophorus* тесно связано и ограничено ареалом их окончательного хозяина — щуки (род *Esox*). Даже *T. stizostedionis*, не паразитирующий в щуке, за пределами ее ареала не встречается. Однако в некоторых районах ареал *Triaenophorus* не достигает границ распространения щуки. Так, они не обнаружены на самой южной границе ее ареала — в среднем и верхнем течении рек Амударьи и Сырдарьи, в бассейне р. Куры.

Как показывает сравнение ареалов видов *Triaenophorus*, наиболее широко распространенным из них является *T. nodulosus* (рис. 39). Его ареал почти полностью совпадает с ареалом рода *Esox*, за исключением бассейна р. Амура и небольших участков на юге СССР. Этот вид встречается почти во всех водоемах Европы, Сибири и Северной Америки там, где обитает щука. Ареал другого вида этого рода — *T. crassus* в основном совпадает с ареалом *T. nodulosus*, но все же заметно меньше, чем у последнего. *T. crassus* занимает северную часть ареала *Esox lucius* и охватывает цир-

кумполярные районы Голарктики (рис. 39). На территории СССР *T. crassus* встречается в северных водоемах европейской части СССР, в водоемах Сибири и Чукотки. На севере Европы и Сибири он представлен исключительно широко, часто преобладая над *T. nodulosus*. Однако по направлению с севера на юг число *T. crassus* значительно уменьшается, и затем паразит исчезает вовсе. Так, часто встречающийся в северных водоемах европейской части СССР (озера Карелии, Онежское и Ладожское озера) и в нижнем течении сибирских рек *T. crassus* не встречается южнее — в бассейне рек Западной Двины, Немана, в большинстве водоемов Прибалтики, Белоруссии, Казахстана, Урала и в верхнем течении рек, текущих на юг.

Исключение составляет верхнее течение р. Волги (район г. Калинина и Рыбинское водохранилище), где *T. crassus* встречается весьма часто. Характер распространения этого паразита в северных водоемах Европы, Сибири и Северной Америки во многом связан с обитанием в тех же районах его основных промежуточных хозяев — лососевых, в отношении которых он узко специфичен. Кроме указанных районов, *T. crassus* встречается в горных реликтовых водоемах, где представлены лососевые. В Центральной Европе этот вид встречается в альпийских озерах (Женевском и Боденском), в Сибири — в Телецком оз.

Ареал *T. meridionalis* ограничен водоемами юга европейской части СССР. Чаще всего этот вид встречается в дельтах рек, текущих на юг (Днепра, Кубани, Днестра, Южного Буга, Волги

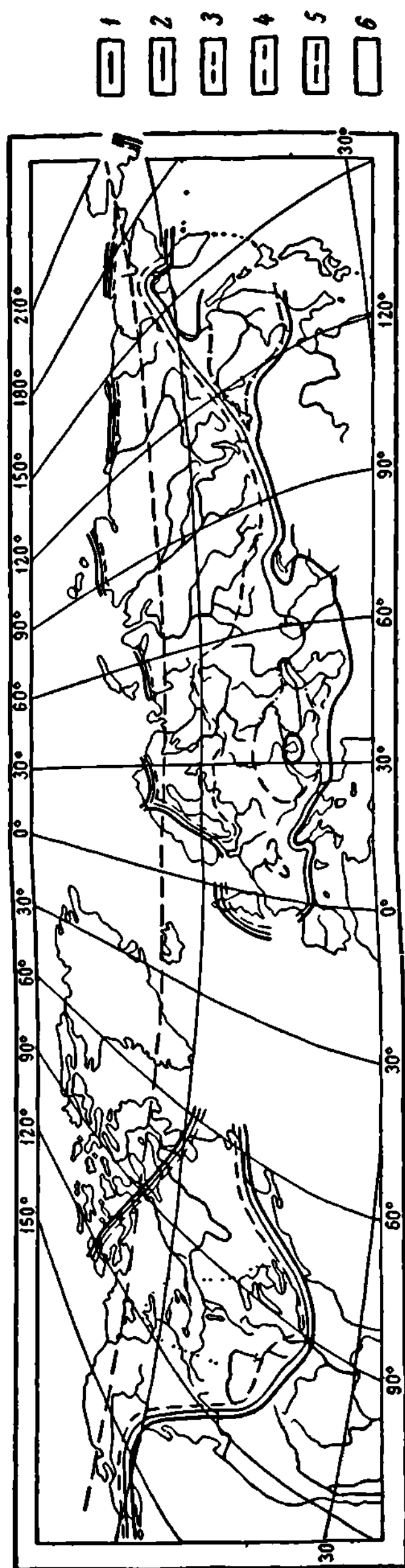


Рис. 39. Ареалы видов рода *Triclaenophorus* и их окончательных хозяев.

Границы ареалов: 1 — *Esox* (по: Берг, 1936); 2 — *T. nodulosus*; 3 — *T. crassus*; 4 — *T. meridionalis*; 5 — *T. amurensis*; 6 — *T. stizostedionis*.

и др.), хотя он может распространяться и до среднего течения этих рек (кроме Волги) вместе с их вторыми промежуточными хозяевами — бычками. Распространение *T. meridionalis* в дельте р. Волги обусловлено наличием в этом районе богатой фауны бычков. Так же как и бычки, этот паразит не поднимается по Волге выше Астрахани (Мордухай Болтовской, 1960).

Следует подчеркнуть, что между ареалами *T. crassus* и *T. meridionalis* существует четкий разрыв (рис. 39). Особенно характерно это проявляется в бассейне р. Волги. В верхнем течении, т. е. на северных участках реки (до г. Ярославля), встречается *T. crassus*. Далее вниз по течению паразит не обнаружен. Однако в дельте Волги — на самом южном участке реки — встречается в большом количестве *T. meridionalis*. Южная граница его ареала проходит иногда южнее, чем у *T. nodulosus*. Так, в озерах Палеостоми и Джапана (Грузия) обнаружен только *T. meridionalis*, а *T. nodulosus* не встречается. За пределами Советского Союза распространение *T. meridionalis* возможно в южных районах Европы в реках, текущих на юг, где обитает их окончательный хозяин — щука.

Ареал *T. amurensis* и *T. orientalis* ограничен бассейном р. Амура и водоемами Приморья (рис. 39). Вид *T. stizostedionis* встречается лишь в небольшом числе водоемов Северной Америки (Miller, 1945c; Lawler, Scott, 1954). Следует отметить, что указанные виды *Triaenophorus* занимают заметно меньшие участки, чем *T. nodulosus* и *T. crassus*, и расположены на краю ареала рода *Esox*.

Выделение отдельных форм *Triaenophorus* в самостоятельные виды дает возможность ответить на ряд до настоящего времени не объясненных вопросов, касающихся их распространения. Так, находит разрешение длительная дискуссия о характере распространения *T. crassus*. Одни считали его типично северным видом, отмечая, что зараженность рыб этим паразитом по направлению к северу заметно увеличивается. Другие утверждали противоположное, указывая, что в европейской части СССР зараженность рыб *T. crassus* по направлению на юг, и особенно в дельтах рек бассейнов Черного и Каспийского морей, сильно возрастает. Это объясняется тем, что те и другие исследователи имели дело с разными видами *Triaenophorus*.

Становится понятным в связи с этим и труднообъяснимый до последнего времени кажущийся разрыв ареала *T. crassus*. Как упоминалось выше, южная его граница в европейской части СССР проходит по Ладожскому оз. и верхнему течению р. Волги (Рыбинское водохранилище). В среднем течении р. Волги и верхнем течении рек, текущих на юг, *T. crassus* не встречается. Однако начиная со среднего течения этих рек, а на Волге даже с нижнего, и особенно в дельтах, как уже отмечалось, широко представлен другой вид — *T. meridionalis*. Действительно, между ареалами *T. crassus* и *T. meridionalis* существует четкий разрыв. В связи с описанием новых видов несколько изменились границы ареалов

T. nodulosus и *T. crassus*, данные М. Н. Дубининой (1962) в «Определителе паразитов пресноводных рыб СССР». Ареал *T. nodulosus* уменьшился за счет бассейна р. Амура, а ареал *T. crassus* — за счет южных районов европейской части СССР и бассейна р. Амура.

Г л а в а 10

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ХОЗЯИНОМ И *TRIAENOPHORUS* И ЕГО ПАТОГЕННАЯ РОЛЬ

Отдельные виды *Triaenophorus* на фазе плероцеркоида¹ представляют серьезную опасность для рыб. Наиболее патогенный из них *T. nodulosus*, который вызывает в ряде случаев массовое заболевание и даже гибель ценных промысловых рыб, главным образом в прудовых хозяйствах. В литературе имеются многочисленные сведения о вреде, причиненном плероцеркоидами *T. nodulosus* их второму промежуточному хозяину — рыбе. Однако характер и сущность взаимоотношений хозяина и паразита на этой фазе до последнего времени были освещены довольно слабо. Сведения об этом содержатся лишь в некоторых работах (Scheuring, 1923; Лопухина, 1961, 1963, 1966; Куперман и Смирнова, 1968). По их данным, взаимоотношения между плероцеркоидами *Triaenophorus* и их хозяевами складываются следующим образом.

При проникновении процеркоида *Triaenophorus* в организм рыбы возникает воспаление, сила которого зависит от количества паразитов, их локализации в хозяине, преимущественно от вида хозяина, его физиологии и в конечном итоге от степени приспособленности хозяина к паразиту. Эта стадия для некоторых видов рыб весьма опасна. Так, Шеуринг (Scheuring, 1923) описывает вздутие брюшка в результате скопления серозного эксудата и воспаления печени у молоди радужной форели, вызванное проникновением в ее паренхиму плероцеркоида *T. nodulosus*. На этой стадии в прудовых хозяйствах возможна массовая гибель молоди радужной форели, которая в естественных условиях почти не заражается *T. nodulosus*. У других видов рыб (окунь, корюшка) воспаление печени на этой стадии не проявляется так сильно, как у форели.

Если рыбы не погибают на первом этапе, то в дальнейшем происходит инкапсуляция паразита путем разрастания соединительной ткани вокруг него. Процесс инкапсуляции у разных видов рыб носит различный характер. Образование капсулы есть своеобразная реакция хозяина на внедрение паразитов. Именно поэтому строение капсул у разных видов рыб представляет значи-

¹ Взаимоотношения между хозяином и паразитом на фазе процеркоида рассмотрены в гл. 6.

тельный интерес. Капсулы образуются исключительно из ткани хозяина и характеризуют как влияние паразита на хозяина, так и реакцию хозяина на это воздействие.

Структура капсул *T. nodulosus* детально изучена Л. Шеурингом (Scheuring, 1923) и А. М. Лопухиной (1966). По их данным, размеры и строение капсулы зависят от вида хозяина, возраста капсулы и ее локализации. У корюшки и окуня формируется в печени тонкостенная фиброзная капсула без больших разрастаний соединительной ткани и признаков воспаления. Зрелая капсула состоит чаще из единственного фибриллярного слоя, в наружной части сетевидно расслоенного и богато снабженного кровеносными сосудами. Обнаружение в стенке капсулы из печени окуня и корюшки значительного количества РНК свидетельствует о ее высокой активности. Благодаря высокой активности стенок такой капсулы и обилию капилляров она играет роль полупроницаемой оболочки, которая, с одной стороны, обеспечивает благоприятные условия для питания, роста и развития паразита, а с другой — надежно защищает от его воздействия ткани хозяина (Лопухина, 1966). Ю. А. Березанцев (1964) считает, что наличие такой хорошо развитой фиброзной капсулы вокруг личинок у многих цестод и нематод указывает на состояние относительного физиологического равновесия между организмами хозяина и паразита.

Строение капсулы у форели заметно отличается от строения капсулы у корюшки и окуня. Стенка ее гораздо толще и образуется из неправильных разрастаний соединительной ткани с большим количеством клеточных элементов, фибриллярные структуры здесь встречаются редко, кровеносных сосудов мало. Иногда от поверхности капсулы вглубь печени отходят многочисленные соединительные тяжи, замещающие почти всю паренхиму печени. Размеры капсул у форели гораздо крупнее, чем у окуня и корюшки. Таким образом, в печени форели вокруг плероцеркоидов *T. nodulosus* не образуются характерные фиброзные капсулы, а чаще возникают большие разрастания соединительной ткани, состоящие из малоактивных клеток с малым количеством кровеносных сосудов. Такие разрастания не могут изолировать хозяина от паразита, с одной стороны, и обеспечить нормальные условия для паразита — с другой. В этом случае между паразитом и хозяином нет относительного равновесия и заметен сдвиг в сторону большей патогенности паразита.

Сроки формирования капсулы у плероцеркоидов *T. nodulosus* прослежены нами на естественно зараженных окунях-сеголетках из Рыбинского водохранилища и экспериментально зараженной орфе. Заражение мальков окуней в этом водоеме плероцеркоидами *T. nodulosus* начинается во второй половине мая. Следует подчеркнуть, что первые плероцеркоиды *T. nodulosus* были обнаружены у личинок окуня в возрасте 8—9 дней. В течение июня, июля и до середины августа плероцеркоиды обычно лежали свободно

в паренхиме печени и не были заключены в капсулу. Начиная со второй половины августа все плероцеркоиды в печени окуня были окружены небольшой тонкостенной капсулой. Следовательно, капсула вокруг плероцеркоида *T. nodulosus* из печени окуня формируется через 2.5—3 мес. после заражения. Этот факт подтверждается экспериментальными данными. При заражении орфы плероцеркоиды *T. amurensis* (6 экз.) в капсулах были обнаружены на 84-й день после заражения. Полностью сформированные плероцеркоиды *T. nodulosus* из печени и других внутренних органов окуня, корюшки, налима и других рыб в большинстве случаев были заключены в соединительнотканную капсулу. Важно подчеркнуть, что у щуки капсулы с живыми плероцеркоидами *T. nodulosus* обнаружены лишь у особей не старше 1 года.

Расположение плероцеркоидов *T. crassus*, *T. meridionalis* и *T. orientalis* в мускулатуре некоторых видов рыб из разных зон их ареала имеет свои особенности. Так, плероцеркоиды *T. crassus* из сиговых — основных вторых промежуточных хозяев паразита в Северной Америке, почти всегда заключены в капсулу, исключение составляют лишь молодые черви (Miller, 1945b). С другой стороны, плероцеркоиды *T. crassus* из мускулатуры лососевых и *T. orientalis* из ротана-головешки (Европа, Сибирь, бассейн р. Амура), по нашим наблюдениям, довольно часто не заключены в капсулу и лежат непосредственно в мускулатуре свернутыми в клубок или вытянутыми вдоль или поперек тела рыбы. Паразиты без капсул встречаются преимущественно в спинной мускулатуре рыб, тогда как в грудной мускулатуре ротана плероцеркоиды *T. orientalis* всегда окружены капсулой. Важную роль играет и локализация паразита. Присутствие плероцеркоидов *T. crassus*, *T. meridionalis* и *T. orientalis* в мускулатуре рыб не нарушает, по-видимому, функцию последних в такой степени, как плероцеркоиды *T. nodulosus* в печени и других внутренних органах, и не представляет серьезной опасности для рыб.

Для выяснения степени воздействия плероцеркоидов *T. nodulosus* на рост, вес тела и печени и картину крови организма рыбы нами были исследованы сеголетки окуня, выловленные в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища (Куперман и Смирнова, 1968). Всего было использовано 166 окуней (66 — в первой серии опыта, 100 — во второй). В качестве контроля служили не зараженные *T. nodulosus* окуни из того же улова. Из 166 исследованных окуней 86 оказались зараженными (51.8%). Интенсивность заражения варьировала от 1 до 4 паразитов в одном окуне. Плероцеркоиды локализовались в печени. Как основной показатель степени поражения окуней принималось процентное соотношение веса паразитов и веса печени. Этот показатель у зараженных окуней колебался от 5 до 60%. Анализ размеров, веса и гематологических показателей выявил, что особи с поражением печени от 5 до 20% заметно отличались от имевших показатели 20—60%. Соответ-

Т а б л и ц а 35

Влияние плероцеркоидов *T. nodulosus* на размеры и вес
молоди окуней

	Длина (в мм)		Вес (в мг)	Отноше- ние веса печени к весу тела (в %)	Число исследо- ванных рыб
	<i>L</i>	<i>l</i>			
Первая серия опыта.					
Незараженные (кон- троль)	54.5±0.5	47.1±0.4	1335±51	1.37	41
Зараженные (I группа) . .	54.8±1.3	47.4±1.2	1400±113	1.5	15
Зараженные (II группа) . .	51.2±0.8	44.4±0.8	1060±49	1.64	10
Вторая серия опыта.					
Незараженные (контроль) . .	62.2±0.2	53.8±0.2	2288±101	1.5	39
Зараженные (I группа) . .	61.5±0.7	53.0±0.5	2116±68	2.0	50
Зараженные (II группа) . .	59.8±1.3	51.4±0.1	2160±74	2.2	11

ственно этому окуни были разделены на две группы: I — особи, у которых вес паразитов составлял 5—20% от веса печени; II — особи с весом паразитов, соответствующим 20—60% от веса печени. Как видно из табл. 35, размеры и вес окуней незараженных и зараженных с показателем поражения печени от 5 до 20% достоверно не различаются. У окуней с показателем поражения печени от 20 до 60% улавливается весьма незначительное уменьшение размеров и веса по сравнению с контролем только в первой серии опыта.

Т а б л и ц а 36

Влияние *T. nodulosus* на показатели крови сеголетков окуня

	Количество эритроцитов (в тыс./мм ³)	Количество лейкоцитов (в тыс./мм ³)	Число исследован- ных рыб
Первая серия опыта.			
Незараженные (контроль) . .	2500±53	76.0±2.2	41
Зараженные (I группа) . .	2520±15	60.0±9.0	14
» (II группа) . .	2660±130	104.0±15.0	7
Вторая серия опыта.			
Незараженные (контроль) . .	2730±46	87.2±3.0	11
Зараженные (I группа) . .	2537±38	74.0±10.0	15
» (II группа) . .	2460	116	3

Далее выявлялось воздействие плероцеркоидов *T. nodulosus* на показатели крови молоди окуней (табл. 36). В первой серии опыта различия в количестве эритроцитов между незараженными и зараженными окунями весьма незначительны и находятся в пределах ошибки. Во второй серии опыта у окуней с показателем поражения печени от 5 до 20% и, особенно, у окуней с показателем поражения 20—60% происходит некоторое уменьшение количества эритроцитов (табл. 36).

Иную реакцию на инвазию дает белая кровь. При сравнительно небольшом поражении печени (от 5 до 20%) количество лейкоцитов почти не изменяется, тогда как при сильном поражении (20—60%) оно заметно возрастает (табл. 36). При этом изменяется и состав лейкоцитов. Различие количества лимфоцитов у зараженных и незараженных окуней оказалось незначительным, что нельзя сказать о моноцитах. Если у незараженных рыб количество моноцитов составляет 9.7%, то при увеличении объема паразита количество моноцитов увеличивается до 21%. В пересчете на абсолютное число лейкоцитов в 1 мм³ крови численность моноцитов также увеличивается более чем вдвое. Этот факт можно рассматривать как нарушение нормального состояния крови, поскольку моноциты, выполняющие у рыб фагоцитарную функцию, появляются в периферической крови в ответ на вредное воздействие паразита, локализующегося в таком жизненно важном органе, как печень. Необходимо отметить, что исследование мальков окуней производилось нами в период (август—сентябрь), наиболее благоприятный для рыб (хороший газовый режим и откорм), и рыбы находились не в состоянии крайнего угнетения паразитом, а в состоянии активного сопротивления ему, о чем можно судить, в частности, по компенсаторным реакциям крови.

Несомненный интерес представляет сравнение наших результатов с данными А. М. Лопухиной (1961, 1963, 1966), изучавшей влияние *T. nodulosus* на взрослую ладожскую корюшку и сеголетков радужной форели. У ладожской корюшки различий в длине, весе и картине крови между зараженными и незараженными рыбами установить также не удалось. Иная картина наблюдалась у форели. Зараженные сеголетки форели отставали в росте и имели меньший вес. Так, зараженные форели имели длину 8.4 см и вес 5.5 г, а незараженные соответственно 9.0 см и 8.0 г. Реакция белой крови на внедрение паразита у молоди окуня и у форели была сходной. У форели, так же как у окуня, происходило значительное увеличение числа моноцитов (6.8 — у незараженных и 20.2% — у зараженных). Разница в количестве гемоглобина у зараженных и незараженных форелей оказалась незначительной. В общем у форели наблюдалось более сильное патогенное воздействие паразита, чем у корюшки и окуня. У форели вокруг паразита не образовывалась типичная фиброзная капсула, характер-

ная для корюшки и окуня, а происходило разрастание соединительной ткани, вытеснявшей паренхиму печени.

Можно согласиться с мнением Ю. А. Березанцева (1964) и А. М. Лопухиной (1966), что более слабое влияние плероцеркоида *T. nodulosus* на окуня и корюшку по сравнению с форелью обусловлено, по-видимому, относительным равновесием в давно сложившейся системе паразит-хозяин, возникшей в результате длительной совместной эволюции. У форели такая адаптация не выработалась, поскольку в природе она почти не заражается *T. nodulosus*. Следовательно, заболевание форели в прудовых хозяйствах, где заражение ее *T. nodulosus* обусловлено искусственно создаваемыми условиями, связано с относительной молодостью системы паразит—хозяин.]

Наиболее существенный вред приносит *T. nodulosus* прудовому рыбоводству, в частности форелеводству. Чаще всего массовое заболевание и даже гибель наблюдаются среди молоди форели. В литературе имеется много сведений, указывающих на большое патогенное воздействие плероцеркоидов *T. nodulosus* на организм форели (Scheuring, 1919, 1923; Петрушевский, 1932, 1937; Новикова, 1934; Петрушевский и Бауер, 1948б; Бауер, 1959). О случаях массового поражения мальков форели плероцеркоидами *T. nodulosus* в рыбоводных хозяйствах Германии сообщает Шеуринг (Scheuring, 1919, 1923). Он дает весьма детальное описание заболевания и патологических изменений, вызванных этим паразитом. Заражению подвергаются мальки форели длиной 3—5 см. На первой стадии заболевания наблюдаются сильное вздутие брюшка в результате скопления серозного экссудата в полости тела и воспаление печени, вызванное проникновением в ее паренхиму процеркоида. На следующей стадии заболевания у более крупных особей плероцеркоиды разрастаются, пронизывают ткань печени, брюшко сильно вздувается, позвоночник искривляется. Такие особи часто гибнут. Оставшиеся в живых форели отстают в росте, подвержены заболеваниям, тяжело переносят колебания температуры и голодание.

В. А. Догель (1932) отмечает, что заразившиеся плероцеркоидами мальки форели обычно гибнут через несколько дней или недель. В печени отдельных особей рыб встречается до нескольких десятков паразитов. В СССР сильное заражение и гибель форели наблюдались в рыбоводном хозяйстве Гостилицы Ленинградской обл. в 1931 г. Заболевание было вызвано проникновением зараженных процеркоидами *T. nodulosus* циклопов из головного пруда, где находилась щука (Петрушевский, 1932, 1937; Новикова, 1934). Процент заражения форели достигал 86 при интенсивности до 100 паразитов в одной рыбе. После отлова щуки из головного пруда заболевание почти прекратилось. Однако обследование, произведенное нами в этом хозяйстве в 1963 г., показало, что форель в возрасте 2—3 лет вновь значительно поражена про-

церкоидами *T. nodulosus*. Длина червей достигала 26 см. Слившиеся капсулы вытеснили паренхиму печени и вызвали ее перерождение.

Нарушение равновесия в системе паразит — хозяин и усиление патогенности паразита могут быть вызваны и другими причинами. Известно, например, что организм молоди менее резистентен к некоторым патогенным паразитам. Возможно, именно поэтому мы наблюдали более заметную реакцию на присутствие паразита у самых молодых мальков окуней (первая серия опыта). Кроме того, причиной нарушения равновесия в системе паразит — хозяин может быть ослабление организма хозяина. Так, например, А. П. Маркевич (1943) наблюдал массовую гибель окуней в возрасте 1+ и 2+ от триенофороза в оз. Кандры-Куль. Поскольку случаи гибели окуней от триенофороза в природе очень редки, можно предположить, что нарушение равновесия между организмами паразита и хозяина в данном случае было вызвано какими-то неуловленными причинами, ослабившими организм хозяина. Этот же автор отмечал случаи массового заражения снетков из Чудского оз. Плероцеркоиды *T. nodulosus* нередко прободали стенку их брюшка и свисали наружу (Маркевич, 1934).

Однако вред, причиняемый паразитом, этим не ограничивается. По данным М. М. Волковой (1941), в низовьях р. Оби в связи с поражением печени налима (до 20 плероцеркоидов) значительная часть этого ценного продукта при изготовлении консервов выбраковывалась. У налима из Ладожского оз., исследованного нами в 1963—1964 гг., встречалось до 15 цист с плероцеркоидами *T. nodulosus* в печени одной рыбы. Длина паразитов достигала 37 см. Объем пораженной печени при этом иногда был меньше общего объема цист с паразитами. Плероцеркоиды *T. crassus* в Северной Америке сильно поражают мускулатуру сиговых, что значительно снижает качество этих ценных видов рыб и приводит к их массовой браковке (Miller, 1945a).

Взаимоотношения между видами *Triaenophorus* и их окончательным хозяином — щукой на взрослой фазе имеют свои особенности. Прежде всего интерес представляют способ прикрепления разных видов *Triaenophorus* в кишечнике щуки и реакция тканей хозяина на их внедрение. Обладая более мощными крючьями и глубокими псевдоботриями, *T. crassus* проникают в стенку кишечника глубже, чем *T. nodulosus*, и сильнее прикрепляются к ней. В месте обитания *T. crassus* стенка кишечника сильно утолщается, так что просвет его становится иногда очень небольшим. Слизистая оболочка кишечника часто гиперемирована, а весной наблюдается даже геморрагическое воспаление ее. На месте прикрепления *T. crassus* образуется кратерообразная язва с каналом, в котором находится паразит. Вокруг язвы происходит разрастание соединительной ткани, образующей бугорки. Число бугорков при сильной инвазии так велико, что зона прикрепления паразита

и поминает терку. Аналогичные изменения в стенке кишечника щуки наблюдались нами при паразитировании *T. meridionalis* и *T. orientalis*. В то же время *T. nodulosus* и *T. amurensis* даже при сильном заражении не вызывают видимых изменений стенки кишечника с образованием язв и бугорков. Лишь при большом скоплении червей можно наблюдать наряду с большим отделением слизи распространенную гиперемию слизистой кишечника (Соорег, 1918, Scheuring, 1930; Куперман, 1965).

Несмотря на массовое заражение щуки червями рода *Triaenophorus* и высокую интенсивность инвазии (до 200 экз. в одной щуке), присутствие паразитов не вызывает, по всей вероятности, не только гибели рыбы, но даже ее видимого истощения. Михайлов (Michajlow, 1962) объясняет подобные отношения древностью системы хозяин—паразит. Доказательством этого он считает наличие строгой специфичности паразита к щуке и его слабую вирулентность. Развивая эту мысль, В. К. Михайлов предполагает, что система паразит—хозяин подвергается процессу естественного отбора. В результате у паразитов отбор происходит в направлении фиксации таких свойств, как резистентность к воздействию пищеварительных соков хозяина и более эффективное использование условий в его внутренних органах, однако без вымирания хозяина. С другой стороны, отбор хозяев происходит в результате гибели от инвазии тех особей, которые не достигли еще полового созревания. Род *Esox* процветает, несмотря на массовую инвазию *Triaenophorus*. Следовательно, отбор хозяев и паразитов приводит к возникновению некоторого динамического равновесия между ними.

В заключение необходимо отметить, что уточнение видового состава *Triaenophorus*, их цикла развития и круга хозяев в разных географических зонах дает основание по-иному рассматривать патогенное воздействие и хозяйственное значение видов рода *Triaenophorus*. Как указывалось выше, в большинстве случаев представители рода *Triaenophorus* в условиях естественных водоемов не оказывают сильного патогенного воздействия на организм рыб.

С другой стороны, *T. nodulosus* на фазе плероцеркоида представляет серьезную опасность для форели в прудовых хозяйствах, вызывая в ряде случаев их массовое заболевание и даже гибель. *T. stankii* не представляет большой опасности для организма хозяина в связи с его локализацией в мускулатуре рыб. Однако именно эта локализация служит причиной массовой браковки ценных рыб и приносит огромный ущерб рыбному хозяйству. *T. meridionalis* и *T. orientalis* также не представляют опасности для организма рыб в связи с их локализацией в мускулатуре. Хотя *T. amurensis* и паразитирует в жизненно важных органах полости тела, все же он не оказывает заметного патогенного влияния на организм амурских карповых рыб (случай сильного по-

ражения их в бассейне р. Амура не наблюдались). Это не означает однако, что европейские карповые рыбы, которые никогда не встречались с *T. amurensis*, так же резистентны к последнему, как мурские карповые.

Проводимые в настоящее время мероприятия по широкой акклиматизации амурских карповых рыб (белый амур, толстолобик и др.) в водоемах европейской части СССР и Средней Азии могут привести к заносу и широкому распространению *T. amurensis* среди карповых этих районов. Поскольку европейские карповые мало приспособлены к этому паразиту и возникшая система паразит—хозяин в данном случае будет весьма молодой, существует серьезная угроза возникновения массовых заболеваний среди этих рыб. Поэтому вселение взрослых амурских карповых рыб должно производиться с большой осторожностью. Для предупреждения распространения *T. amurensis* мы рекомендуем проводить акклиматизацию карповых рыб бассейна р. Амура только на стадии икры или личинок. При разведении лососевых в прудовых хозяйствах Амура не следует опасаться их контактов с амурской щукой, так как эксперименты показали, что плероцеркоиды *T. amurensis* приспособлены к паразитированию лишь в карповых рыбах. Таким образом, уточнение видового состава *Triaenophorus* и круга их хозяев в различных географических зонах позволяет более целенаправленно проводить профилактические мероприятия в отношении триенофороза.

Глава 11

ВИДОВОЙ СОСТАВ РОДА *TRIAENOPHORUS*

К сем. *Triaenophoridae* Loennberg, 1889 принадлежат четыре рода: *Triaenophorus* Rudolphi, 1793; *Fisticola* Lühe, 1889; *Anchistoccephalus* Monticelli, 1890; *Anonchocephalus* Lühe, 1902. Из них три последних паразитируют в морских хищных рыбах (отряды *Peciformes* и *Clupeiformes*). Лишь представители одного рода — *Triaenophorus* Rudolphi, который можно рассматривать как типичный для этого семейства, паразитируют в пресноводных рыбах. Крупные морфологические различия между родом *Triaenophorus* и тремя другими родами, а также значительная отдаленность их ареалов и иной характер распространения среди далеких в систематическом положении хозяев свидетельствуют, что включение их в одно семейство основано на чисто формальном признаке (половые отверстия у всех упомянутых цестод открываются на боковых сторонах стробилы, неправильно чередуясь с той или другой стороны). Не вызывает сомнения, что систематическое поло-

жение отдельных родов в сем. *Triaenophoridae* надо пересмотреть. Однако мы пока воздерживаемся от выделения трех морских родов из сем. *Triaenophoridae* до их детального исследования.

Род TRIAENOPHORUS Rudolphi, 1793

Сколекс вооружен четырьмя трехзубчатыми хитиноидными крючьями, расположенными по обе стороны от псевдоботрии попарно на дорсальной и вентральной сторонах. Крючья состоят из базальной пластинки, от которой отходят два боковых и один срединный зубец. Паружная сегментация стробилы отсутствует. У взрослых червей хорошо заметна глубокая поперечная складчатость. Половые отверстия (цирруса и влагалища) сближены между собой и открываются на краях стробилы, неправильно чередуясь с той или иной из боковых сторон. Семепники многочисленны, занимают всю центральную часть паренхимы. Желточники расположены в корковой паренхиме, диффузные. Яичник двулопастной, располагается в медуллярной паренхиме медиально или несколько смещен. Матка представлена извитой трубкой, заканчивающейся резервуаром. Отверстие матки открывается на средней линии тела червя или несколько смещено.

Яйца с крышечкой и плотной скорлупой. Из яиц в воде выходят ресничные личинки — корацидии. Первые промежуточные хозяева — веслоногие рачки. Вторые промежуточные хозяева — многочисленные виды рыб. Окончательные хозяева — хищные рыбы. В рыбах паразитируют 6 видов этого рода: *T. nodulosus*, *T. amurensis*, *T. stizostedionis*, *T. crassus*, *T. meridionalis*, *T. orientalis*.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА РОДА TRIAENOPHORUS

- 1 (6). Сколекс четко отделен от стробилы мускульным валиком. Крючья сколекса массивные, слабо изогнутые, с широкой базальной пластинкой. Внутренний семепной пузырек небольшой, круглый. Плероцеркоиды локализуются в мускулатуре.
- 2 (3). Крупные черви длиной 140—640 и шириной 2.5—9.0 мм. Ширина базальной пластинки крючьев сколекса не превышает 0.121—0.165 мм (средняя — 0.146 мм). Плероцеркоиды паразитируют в мускулатуре ротана-головешки (*Perccottus glehni*) в бассейне р. Амура *T. orientalis* Kuperman, 1968.
- 3 (2). Ширина базальной пластинки крючьев сколекса превышает 0.165 мм.
- 4 (5). Черви длиной 105—480, шириной 2—6 мм. Базальная пластинка более крупная — ширина 0.253—0.341 мм (средняя — 0.300 мм). Плероцеркоиды паразитируют преимущественно в мускулатуре лососевых *T. crassus* Forel, 1868.

- 5 (4). Размеры червей: длина 60—330, ширина 2—5 мм. Базальная пластинка крючьев сколекса меньших размеров — ширина 0.165—0.231 мм (средняя — 0.211 мм). Плероцеркоиды паразитируют в мускулатуре бычков (сем. Gobiidae), внутренних органов щуки . . . *T. meridionalis* Kuregman, 1968.
- 6 (1). Переход сколекса в стробилу почти незаметен. Крючья сколекса не массивные, сильно изогнутые, с узкой базальной пластинкой. Внутренний семенной пузырек большой, овальный или цилиндрический. Плероцеркоиды локализуются во внутренних органах многих видов рыб.
- 7 (8). Размер червей варьирует в пределах: длина 120—380, ширина 2—4 мм. На крючьях сколекса имеется дополнительная пластинка, внутренний семенной пузырек цилиндрической формы. Ширина базальной пластинки крючьев 0.123—0.198 мм (средняя — 0.150 мм). Плероцеркоиды паразитируют в окуневых рыбах *T. stizostedionis* Miller, 1945.
- 8 (7). Дополнительная пластинка на крючьях отсутствует, внутренний семенной пузырек овальный.
- 9 (10). Размеры червей: длина 70—540, ширина — 2—9 мм. Ширина базальной пластинки крючьев меньших размеров — 0.066—0.088 мм (средняя — 0.081 мм). Плероцеркоиды паразитируют только в карповых рыбах *T. amurensis* Kuregman, 1968.
- 10 (9). Размеры червей: длина 65—380, ширина 2—6 мм. Базальная пластинка крючьев более крупная — ширина 0.099—0.176 мм (средняя — 0.127 мм). Плероцеркоиды паразитируют обычно в некарповых рыбах *T. nodulosus* (Pallas, 1781).

Triaenophorus nodulosus (Pallas, 1781)

Син.: плероцеркоиды — *Taenia rugosa* Pallas, 1760 (част.); *T. piscium* Pallas, 1766 (част.); *T. lucii* Müller, 1776 (част.); *T. tricuspidata* Bloch, 1779 (част.); *T. nodulosa* Pallas, 1781 (част.); *T. cystica*, *Cystic. gadi-lotae*, *C. ligulatus*, *C. lucii*, *C. percae*, *C. salmonum*, *C. salvelini*, *C. tetragonurus* Rudolphi; *Tricuspidaria* (*Triaenophorus*) *nodulosa* Rudolphi, 1793 (част.); *T. nodulosus* (Pallas), Wardle, McLeod, 1952 (част.).

Взрослые черви — *Taenia rugosa* Pallas, 1760; *T. piscium* Pallas, 1766 (част.); *T. lucii* Müller, 1776; *T. tricuspidata* Bloch, 1779; *T. nodulosa* Pallas, 1781; *Tricuspidaria* (*Triaenophorus*) *nodulosa* Rudolphi, 1793; *Rhythelminthus lucii* Zeder, 1803; *Bothriocephalus tricuspius* Leuckart, 1819; *T. nodulosus* (Rudolphi) Diesing, 1850; *T. tricuspidatus* (Bloch) Newton, 1932; *T. lucii* (Müller) Michajlow, 1939; *T. nodulosus* (Pallas), Wardle, McLeod, 1952.

Половозрелые черви из кишечника щуки достигают длины 65—380, ширины 2—6 мм. Наружная сегментация отсутствует. У взрослых червей хорошо заметна глубокая поперечная складчатость, лучше выраженная в передней части тела. Передний конец тела значительно уже, чем задний. Максимальная ширина червей — в задней части стробилы. На поперечном разрезе тело заметно уплощено в дорсо-вентральном направлении.

Прикрепительный аппарат представлен сколексом с двумя псевдоботриями и двумя парами крючьев. Сколекс небольшой, несколько шире стробилы, удлинен, тупо суживается к вершине; переход сколекса в стробилу почти незаметен.

Размеры сколекса, по нашим данным, варьируют в следующих пределах: длина 0.44—0.88, ширина терминального диска 0.31—0.49, ширина основания сколекса 0.28—0.50 мм (Ладожское оз.). Размеры сколекса червей из водоемов юга СССР несколько меньше: длина 0.28—0.55, ширина терминального диска 0.24—0.37, ширина основания сколекса 0.28—0.50 мм.

На дорсальной и вентральной поверхности сколекса имеются две псевдоботрии с возвышающимися краями. Средние размеры ботрий: длина 0.48, ширина 0.22 мм (Ладожское оз.). На переднем конце сколекса различается терминальный диск, вооруженный четырьмя хитиноидными крючьями, которые располагаются по обе стороны от псевдоботрии попарно на дорсальной и вентральной сторонах.

Форма сколекса и величина и форма крючьев представляют собой наиболее характерные и отличительные систематические признаки видов рода *Triaenophorus*.

Крючья *T. nodulosus* состоят из узкой изогнутой базальной пластинки, от которой отходят два сильно изогнутых боковых и один срединный зубец (рис. 40, А, Б). Крючья асимметричны за счет более развитой части базальной пластинки и бокового зубца, лежащих ближе к ботрии. Ширина базальной пластинки 0.099—0.176 (средняя — 0.127 мм), высота базальной пластинки 0.022—0.033 (средняя — 0.025 мм), длина большего бокового зубца 0.055—0.110 (средняя — 0.073), длина меньшего бокового зубца 0.044—0.099 мм (средняя — 0.064 мм). Величина крючьев сколекса *T. nodulosus* из южных водоемов СССР (реки Днепр, Днестр, Южный Буг, дельта р. Волги и др.) несколько меньше, чем из северных водоемов (Ладожское оз., Рыбинское водохранилище и др.).¹ Органы прикрепления, в частности сколекс, ботрий и крючья, у видов *Triaenophorus* формируются полностью на фазе плероцеркоида и поэтому сохраняют величину и форму у взрослых червей.

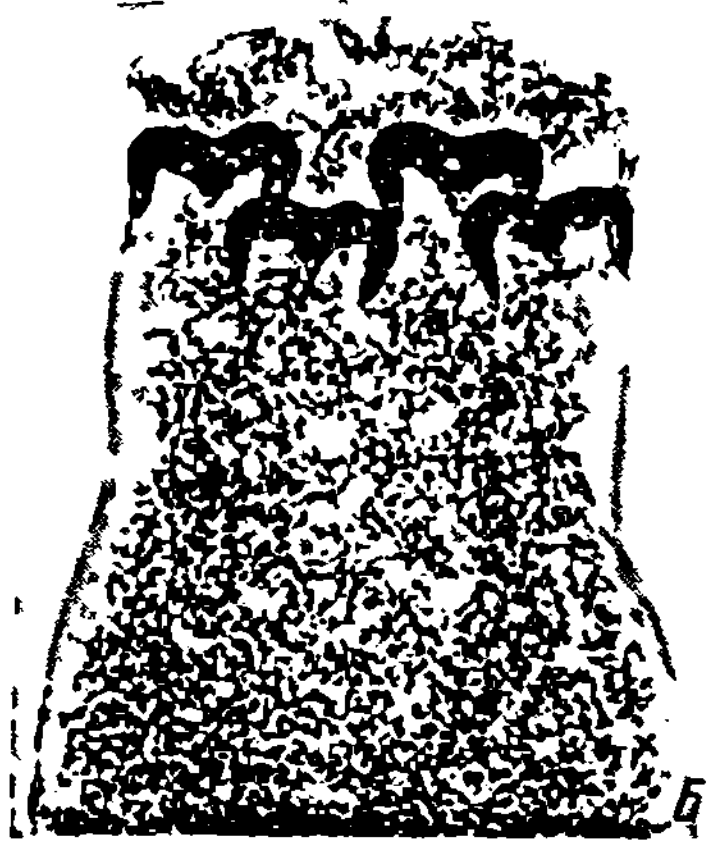
¹ В южных водоемах средние размеры крючьев следующие: ширина базальной пластинки 0.110, высота 0.023, длина большего бокового зубца 0.064, меньшего 0.056 мм. В северных водоемах: ширина базальной пластинки 0.139, высота 0.027, длина большего бокового зубца 0.080, меньшего 0.069 мм.



A



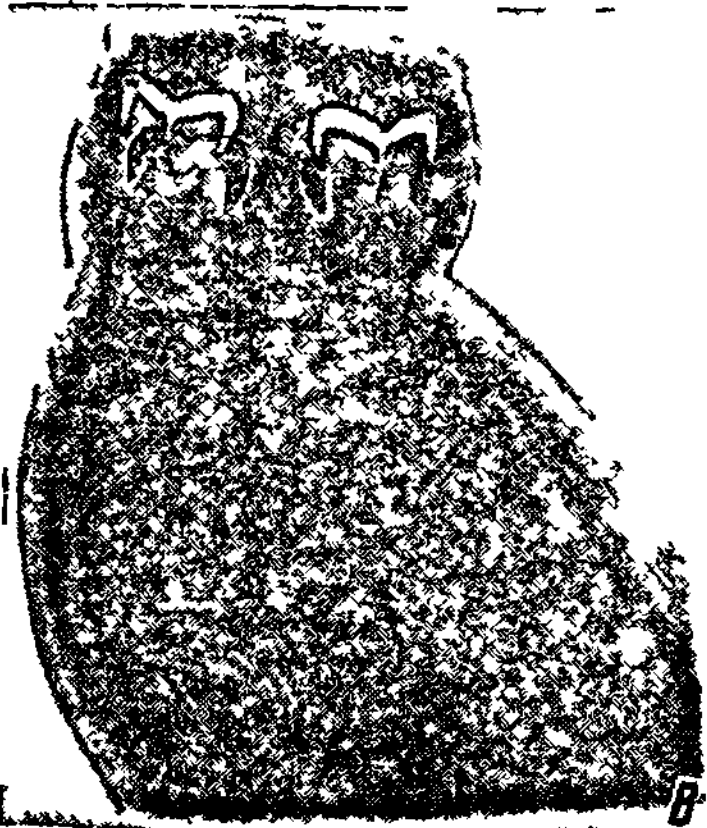
Г



Б



Д



В



Е

0.2

0.5

Рис. 40. Крючья и сколекс видов рода *Triacnophorus*.

A — *T. nodulosus* (северные водоемы); Б — *T. nodulosus* (южные водоемы); В — *T. omurensis*; Г — *T. crassus*; Д — *T. meridionalis*; Е — *T. orientalis*.

Строение половой системы у всех видов *Triaenophorus* весьма сходно. Несмотря на отсутствие наружного расчленения, у всех видов улавливается четкая внутренняя метамерия за счет многочисленных половых комплексов. Половые отверстия (цирруса и влагалища) сближены между собой и открываются всегда на краях стробилы, неправильно чередуясь с одной или другой из боковых сторон. Циррус не вооружен. Отверстие матки располагается ближе к средней продольной линии тела червя. Между отдельными видами *Triaenophorus* имеются лишь некоторые различия в форме и величине внутреннего семенного пузырька. У *T. nodulosus* и *T. amurensis* он большой и овальный. Размеры яиц у *T. nodulosus*, по нашим измерениям, следующие: длина 0.052—0.071 (средняя — 0.063 мм), ширина 0.033—0.045 мм (средняя — 0.042 мм). Сроки эмбрионального развития яиц и массового вылупления корацидиев при 17—20° 4—7 дней. Процеркоиды развиваются в полости тела веслоногих рачков. Развитие плероцеркоида *T. nodulosus* до инвазионного состояния продолжается 40—45 дней, а взрослых червей до полного органогенеза и появления яиц в матке — 6—8 мес. Цикл развития у *T. nodulosus* одногодичный.

Плероцеркоиды локализуются во внутренних органах, чаще в печени, многих видов рыб. Состав вторых промежуточных хозяев *T. nodulosus* чрезвычайно разнообразен и включает около 60 видов рыб из 17 семейств и 9 отрядов. В пределах СССР плероцеркоиды этого вида обнаружены во внутренних органах 46 видов рыб из 6 отрядов и 14 семейств (Salmonidae, Thymallidae, Osmeridae, Esocidae, Cyprinidae, Cobitidae, Siluridae, Anguillidae, Gadidae, Percidae, Gobiidae, Cottidae, Comphoridae, Gastero-steidae).

Плероцеркоиды *T. nodulosus* в водоемах Советского Союза встречаются в следующих видах рыб: ручьевой форели (*Salmo trutta m. fario*), озерной форели (*S. t. lacustris*), радужной форели (*S. irideus*), озерном лососе (*S. s. sebago*), кундже (*Salvelinus leucomaenis*), даватчане (*S. alpinus erythrinus*), таймене (*Hucho taimen*), ленке (*Brachymystax lenok*), нельме (*Stenodus leucichthys nelma*), сиге (*Coregonus lavaretus*), вальке (*C. cylindraceus*), байкальском омуле (*C. autumnalis migratorius*), хариусе (*Thymallus thymallus*), сибирском хариусе (*T. arcticus*), ладожской корюшке (*Osmerus eperlanus e. ladogensis*), щуке (*Esox lucius*), сибирском голяце (*Nemachilus barbatulus toni*), соме (*Silurus glanis*), девятииглой колюшке (*Pungitius pungitius*), трехиглой колюшке (*Gasterosteus aculeatus*), налиме (*Lota lota*), судаке (*Lucioperca lucioperca*), окуне (*Perca fluviatilis*), ерше (*Acerina cernua*), бычке-кнуте (*Mesogobius bathrachoccephalus*), подкаменщике (*Cottus gobio*), пестрогого подкаменщике (*C. poecilopus*), сибирском подкаменщике (*C. sibiricus*), песчаной широколобке (*Paracottus kessleri*), каменной широколобке (*P. kneri*), большеголовой широколобке (*Batrachocottus baicalensis*), жирной широколобке (*B. nikol-*

skii), желтокрылой широколобке (*Cottocomephorus grewinkii*), длиннокрылой широколобке (*C. inermis*), красной широколобке (*Procottus jeittelesi*), большой голомянке (*Comephorus baicalensis*), малой голомянке (*C. dybowskii*), речном угре (*Anguilla anguilla*).

Случаи нахождения плероцеркоидов этого вида в карповых рыбах очень малочисленны и отмечены лишь у следующих видов: преимущественно в печени язя *Leuciscus idus* (Петрушевский и др., 1948; Барышева и Бауер, 1957; Скрипченко, 1963) и единичные находки у сибирского ельца *L. l. baicalensis* (Титова, 1965), леща *Abramis brama* (Гнедина и Савина, 1930), шемаи *Chalcalburnus chalcoides agalensis* (Догель и Быховский, 1934), уклей *Alburnus alburnus* (Столяров, 1954), голянов *Phoxinus phoxinus*, *Ph. ph. ujmomensis* (Трофименко, 1962; Титова, 1965).

Окончательным хозяином *T. nodulosus* служат щуки (*Esox lucius* — в водоемах Европы и Сибири, *Esox lucius* и *Esox masquinongy* — в водоемах Северной Америки), в кишечнике которых они паразитируют на взрослой фазе. Весьма редко *T. nodulosus* встречается в кишечнике других хищных рыб (форели, хариуса, налима, судака, окуня, ерша, сома, угря и др.). Сведения о перечисленных видах рыб как окончательных хозяевах этого паразита не всегда достоверны, так как авторы, как правило, не указывают, в каком состоянии обнаружены черви в кишечнике рыб — половозрелыми или недавно заглоченными плероцеркоидами. Взрослые *T. nodulosus* локализуются на всем протяжении кишечника щуки.

T. nodulosus — наиболее часто встречающийся и широко распространенный вид рода *Triaenophorus*. Он встречается почти во всех водоемах Европы, Сибири и Северной Америки, где обитает его окончательный хозяин — щука. Ареал его ограничен распространением щуки. Однако в некоторых районах *T. nodulosus* не достигает границ ареала щуки. Так, он не обнаружен на самой южной границе ее ареала — в среднем и верхнем течении рек Амударьи и Сырдарьи, бассейне р. Куры и озерах Палеостомии и Джапана (Грузия).

На территории Советского Союза *T. nodulosus* зарегистрирован у многих видов рыб из следующих основных водоемов:² бассейны рек Северной Двины, Печоры, Невы, *Западной Двины, *Днестра, *Тиссы, *Прута, *Днепра, *Кубани, *Западного и Южного Буга, *Дона, *Волги, *Урала, Амударьи (дельта), Сырдарьи (дельта), Оби, *Иртыша, Енисея, *Лены, Пенжины, *Анадыря, *озера Кольского п-ова, *Карелии, *Онежское, *Ладожское, *Псковское, *Чудское, *Выртсъярв, Полесья, *Зайсан, Телецкое, *Барабинские, *Байкал, *водоемов Прибалтики, Белоруссии, *Казахстана, *Алтая.*

² Звездочкой отмечены водоемы, материалом по *T. nodulosus* на которых мы располагаем.

Плероцеркоиды *T. nodulosus* представляют серьезную опасность для рыб, вызывая в ряде случаев массовые заболевания и даже гибель молодой форели, окуня, снетка и других видов рыб (Scheuring, 1919, 1923; Петрушевский, 1932, 1937; Новикова, 1934, 1936; Маркевич, 1943; Петрушевский и Бауер, 1948б). За пределами СССР *T. nodulosus* обнаружен у разных видов рыб из водоемов Европы и Северной Америки, что отражено в обобщенных данных ряда авторов (Scheuring, 1923; Lawler, Scott, 1954; Michajlow, 1962).

Triaenophorus amurensis Kuperman, 1968

Син.: *T. nodulosus* Pallas, 1784 (част.).

Первые сведения об этом виде как о географической форме *T. nodulosus* приводит Дубинина (1964).

Половозрелые черви из кишечника амурской щуки достигают длины 70—540 (в одном случае 840 мм) и ширины 2—9 мм, т. е. значительно крупнее *T. nodulosus* и *T. stizostedionis*. Наружное расчленение, как и у других видов *Triaenophorus*, отсутствует. У взрослых червей хорошо заметна поперечная складчатость, лучше выраженная в передней части тела. Задний конец стробилы значительно шире переднего.

Строение прикрепительного аппарата в основном сходно с таковым у *T. nodulosus*, однако сколекс и крючья у *T. amurensis* гораздо меньше, чем у первого. От крючьев сколекса *T. stizostedionis* он отличается отсутствием дополнительной выпуклости на внутренней стороне базальной пластинки. Размеры сколекса *T. amurensis* колеблются в следующих пределах: длина сколекса 0.35—0.44, ширина терминального диска 0.24—0.37, ширина у основания сколекса 0.33—0.44 мм. Крючья сколекса состоят из узкой изогнутой базальной пластинки с двумя сильно изогнутыми боковыми и одним срединным зубцом (рис. 40, В). Сколекс вооружен четырьмя хитиноидными крючьями, которые располагаются по обе стороны от псевдоботрии попарно на дорсальной и вентральной сторонах. Ширина базальной пластинки крючка 0.066—0.088 (средняя — 0.081 мм), высота базальной пластинки 0.014—0.024 (средняя — 0.044 мм), длина меньшего бокового зубца 0.032—0.049 (средняя — 0.039 мм), длина большего бокового зубца 0.033—0.055 мм (средняя — 0.044 мм). Крючья у *T. amurensis* на 41—68% меньше, чем у *T. nodulosus*.

Строение половой системы весьма сходно с таковой у *T. nodulosus*. Внутренний семенной пузырек большой и овальный. Яйца у *T. amurensis* меньше, чем у *T. nodulosus*: длина 0.044—0.064 (средняя — 0.054 мм), ширина 0.033—0.044 мм (средняя — 0.038 мм). Сроки эмбрионального развития яиц и массового вылупления корацидиев при 17—20° 1—2 дня (у *T. nodulosus* — 4—

7 дней). Плероцеркоиды развиваются в полости тела веслоногих рачков.

Плероцеркоиды *T. amurensis*, по литературным и нашим данным, обнаружены во внутренних органах (чаще печени) лишь карповых рыб (18 видов) из бассейна р. Амура: амурский чебак (*Leuciscus waleckii*), белый амур (*Stenopharyngodon idella*), озерный голянь (*Phoxinus phoxinus*), маньчжурский озерный голянь (*Ph. p. mantschuricus*), голянь Лаговского (*Ph. lagowskii*), амурский плоскоголовый жерех (*Pseudaspius leptocerphalus*), амурский чебачок (*Pseudorasbora parva*), амурский обыкновенный пескарь (*Gobio gobio cynocerphalus*), пескарь-губач Черского (*Chilogobio czerskii*), пескарь-лень (*Sarcochilichthys sinensis lacustris*), длиннотелый колючий пескарь (*Saurogobio dabryi*), амурский подуст-чернобрюшка (*Xenocypris macrolepis*), верхогляд (*Erythroculter erythropterus*), обыкновенная востробрюшка (*Hemiculter leucisculus*), колючий горчак (*Acanthorhodeus asmusi*), серебряный карась (*Carassius auratus gibelio*), сазан (*Cyprinus carpio haematopterus*), толстолобик (*Hypophthalmichthys molitrix*). Приуроченность плероцеркоидов *T. amurensis* к паразитированию только в карповых рыбах подтверждена нами путем экспериментального заражения.

Окончательным хозяином *T. amurensis* служит амурская щука (*Esox reicherti*), в кишечнике которой на всем его протяжении он паразитирует на взрослой фазе. Распространение этого вида ограничено бассейном р. Амура и водоемами Приморья. Типовой экземпляр хранится в коллекции Лаборатории паразитологии Зоологического института АН СССР.

Triaenophorus stizostedionis Miller, 1945

Описание вида дано по: Miller (1945c).

Половозрелые черви достигают длины 120—380 и ширины 2—4 мм. Сколекс большой, овальный, значительно шире стробилы. Длина сколекса 0.53—1.17, ширина терминального диска 0.62—0.88, ширина у основания сколекса 1.06—1.94 мм. Ботрии глубокие, округлые, средний диаметр их 0.42 мм.

Крючья по узкой изогнутой базальной пластинке и изогнутым боковым зубцам напоминают крючья *T. nodulosus*, но отличаются наличием дополнительной выпуклости на внутренней стороне базальной пластинки. Ширина базальной пластинки 0.123—0.198 (средняя — 0.150 мм), высота базальной пластинки 0.022—0.033 (средняя — 0.028 мм), длина большего бокового зубца 0.048—0.077 мм (средняя — 0.068 мм; рис. 2, E).

Строение половой системы весьма сходно с таковым у других видов *Triaenophorus*. Различия касаются в основном лишь величины и формы внутреннего семенного пузыря. У *T. stizostedionis*

он большой, цилиндрической формы, т. е. длина его почти в два раза больше ширины.

Плероцеркоиды *T. stizostedionis* обнаружены в 3 видах рыб из сем. Percidae (*Perca flavescens*, *Stizostedion vitreum vitreum*, *S. vitreum glaucum*) и в одном виде из сем. Percopsidae (*Percopsis omiscomaycus*). Локализация — внутренние органы (чаще печень).

T. stizostedionis — единственный вид рода *Triaenophorus*, который паразитирует на взрослой фазе в далеком от щуки по систематическому положению, но близком по экологии представителе сем. Percidae — *Stizostedion vitreum vitreum*. Локализация — средняя кишка. Этот вид встречается исключительно в водоемах Северной Америки (Miller, 1945c; Lawler, Scott, 1954).

Triaenophorus crassus Forel, 1868

Син.: *Triaenophorus robustus* Olsson, 1893; *T. crassus* Forel, Scheuring, 1930.

Половозрелые черви из кишечника щуки достигают длины 105—480 и ширины 2—6 мм. Наружное расчленение отсутствует. У взрослых червей — глубокая поперечная складчатость, выраженная сильнее, чем у *T. nodulosus* и *T. amurensis*. Задний конец тела значительно шире переднего. На поперечном разрезе тело *T. crassus* менее уплощено в дорсально-вентральном направлении по сравнению с телом *T. nodulosus*. От последнего и *T. amurensis* *T. crassus* хорошо отличается прежде всего величиной и формой сколекса и крючьев. Сколекс крупный, заметно шире стробилы, напоминает усеченную пирамиду с широким основанием. От стробилы сколекс отчетливо отделен широким мускулистым валиком. Ширина сколекса у основания всегда больше его длины (рис. 40, Г). Размеры сколекса, по нашим данным, варьируют в следующих пределах: длина 0.88—1.32, ширина терминального диска 0.68—1.05, ширина у основания сколекса 0.88—1.65 мм. На дорсальной и вентральной поверхности сколекса имеются две псевдоботрии. Средние размеры их — длина 0.52, ширина 0.25 мм (Ладожское оз.).

Сколекс вооружен четырьмя хитиноидными крючьями. У *T. crassus* они более крупные и массивные, чем у других видов *Triaenophorus*. Базальная пластинка крючьев не изогнутая, широкая, со слабо изогнутыми двумя боковыми и срединным зубцами (рис. 2, В, 40, Г). Ширина базальной пластинки 0.253—0.341 (средняя — 0.300 мм), высота базальной пластинки 0.121—0.176 (средняя — 0.148 мм), длина большего бокового зубца 0.187—0.275 (средняя — 0.238 мм), длина меньшего бокового зубца 0.154—0.231 мм (средняя — 0.189 мм).

Строение половой системы *T. crassus* весьма сходно с таковым у других видов *Triaenophorus*. Некоторые различия касаются

величины и формы внутреннего семенного пузырька. У *T. crassus* он маленький и круглый. Размеры яиц у *T. crassus*, по нашим измерениям, следующие: длина 0.044—0.072 (средняя — 0.065 мм), ширина 0.038—0.050 мм (средняя — 0.041 мм). Срок эмбрионального развития яиц и массового вылупления корацидиев при 17—20° 4—7 дней.

Список вторых промежуточных хозяев *T. crassus* включает 25 видов рыб. В пределах СССР плероцеркоиды этого вида обнаружены в мускулатуре 16 видов рыб, в основном из семейства лососевых (Salmonidae), значительно реже — из родственных им корюшковых (Osmeridae) и хариусовых (сем. Thymallidae).

Плероцеркоиды *T. crassus* в водоемах СССР, по литературным и нашим данным, встречаются в следующих видах рыб: озерном лососе (*Salmo salar* m. sebago), таймене (*Hucho taimen*), нельме (*Stenodus leucichthys nelma*), европейской ряпушке (*Coregonus albula*), сибирской ряпушке (*C. sardinella*), байкальском омуле (*C. autumnalis migratorius*), пеляди (*C. peled*), чире (*C. nasus*), сиге (*C. lavaretus*), сиге волховском (*C. L. baeri*), лудоге (*C. L. ludoga*), вальке (*C. cylindraceus*), хариусе (*Thymallus thymallus*), сибирском хариусе (*T. arcticus*), корюшке (*Osmerus eperlanus*), каменной широколобке (*Paraccotus kneri*).

Окончательным хозяином *T. crassus* служат щуки (*Esox lucius* в водоемах Европы и Сибири, *Esox lucius* и *E. masquinongy* в Северной Америке), в кишечнике которых он паразитирует на взрослой фазе. Локализуются паразиты этого вида обычно на ограниченном участке — в передней трети средней кишки. Следует отметить, что *T. crassus* более строго приурочен к окончательному хозяину — щуке, чем *T. nodulosus*. Из других рыб, кроме щуки, *T. crassus* обнаружен лишь в кишечнике судака и сома (Шевченко, 1956; Кудрявцева, 1960), хотя авторы и не указывают, были ли паразиты плероцеркоидами из только что заглоченных рыб или половозрелыми червями.

В пределах СССР *T. crassus* распространен в северных водоемах европейской части, в водоемах Сибири и Чукотки. По направлению с севера на юг число *T. crassus* заметно уменьшается, и затем он вовсе не обнаруживается. Так, богато представленный в северных водоемах (озера Карелии, Онежское и Ладожское), *T. crassus* не встречается южнее — в бассейнах рек Западной Двины, Немана, в большинстве водоемов Прибалтики и в верхнем течении рек, текущих на юг. Исключение представляет верхнее течение р. Волги (район г. Калинина и Рыбинское водохранилище), где *T. crassus* встречается довольно часто.

На территории Советского Союза *T. crassus* зарегистрирован у разных видов рыб из следующих основных водоемов: ³ бас-

³ Звездочкой отмечены водоемы, материалом по *T. crassus* на которых мы располагаем.

сейны рек Северной Двины, Печоры, Невы,* Волги (верхнее течение), Оби,* Енисея,* Лены, Пенжины,* Анадыря,* озера Кольского п-ва,* Карелии,* Онежское,* Ладожское,* Выртсъярв, Телецкое,* Байкал. За пределами СССР этот вид распространен в северных районах Европы и в Северной Америке.

Triaenophorus meridionalis Kupergman, 1968

Син.: *Triaenophorus crassus* Forel, 1868 (част.).

Половозрелые черви из кишечника щуки достигают длины 60—330 и ширины 2—5 мм. Наружное расчленение отсутствует. У взрослых червей заметна глубокая поперечная складчатость. Сколекс значительно шире стробилы, отделен от нее мускулистым валиком. Сколекс и крючья по форме близки к таковым у *T. crassus*, но гораздо меньших размеров. Размеры сколекса варьируют: длина 0.62—1.10, ширина терминального диска 0.61—1.00, ширина у основания 0.61—1.43 мм.

Сколекс вооружен четырьмя хитиноидными крючьями. Крючья сколекса прямые, с массивной широкой базальной пластинкой и слабо изогнутыми боковыми зубцами (рис. 2, Г, 40, Д). Ширина базальной пластинки 0.165—0.231 (средняя — 0.211 мм), высота базальной пластинки 0.066—0.132 (средняя — 0.098 мм), длина большего бокового зубца 0.116—0.198 (средняя — 0.159 мм), длина меньшего бокового зубца 0.072—0.165 мм (средняя — 0.131 мм). Крючья сколекса у *T. meridionalis* на 42—50% меньше, чем у *T. crassus*. Строение половой системы *T. meridionalis* весьма сходно с таковым у *T. crassus*. Внутренний семенной пузырек маленький и круглый. Размеры яиц у *T. meridionalis* следующие: длина 0.059—0.068 (средняя — 0.062 мм), ширина 0.040—0.046 мм (средняя — 0.043 мм). Максимальная температура, при которой возможно эмбриональное развитие яиц и вылупление корацидия, у *T. meridionalis* на 2° выше, чем у *T. crassus*.

Первые промежуточные хозяева — веслоногие рачки. Плероцеркоиды *T. meridionalis* паразитируют в представителях семейства бычковых (Gobiidae) и, реже, в щуке (*Esox lucius*). Список вторых промежуточных хозяев включает в настоящее время следующие виды рыб: щуку, бычка-кнута (*Mesogobius bathracherphalus*), бычка-головача (*Neogobius kessleri*), сома⁴ (*Silurus glanis*). Локализация — в мускулатуре бычков, реже во внутренних органах щуки.

Окончательный хозяин — обыкновенная щука. Локализация — передняя треть средней кишки. Распространение *T. meridionalis* ограничено водоемами юга европейской части СССР. Чаще всего паразит встречается в дельтах рек, текущих на юг

⁴ Этот вид встречается редко.

(дельта Днепра, Кубани, Днестра, Южного Буга, Волги и др.), хотя он может распространяться и до среднего течения этих рек (кроме Волги) вместе с их вторыми промежуточными хозяевами — бычками. Между ареалами *T. crassus* и *T. meridionalis* существует разрыв. Особенно четко это проявляется в бассейне р. Волги. В верхнем течении, т. е. на северных участках реки (до Ярославля), встречается *T. crassus*. Далее вниз по течению паразит не обнаружен, а на самом южном участке, в дельте Волги, в большом количестве представлен другой вид — *T. meridionalis*. Южная граница его ареала проходит иногда южнее, чем у *T. nodulosus*. Так, в озерах Палеостомы и Джапапа (Грузия) обнаружен только *T. meridionalis*, а *T. nodulosus* не встречается.

За пределами Советского Союза распространение *T. meridionalis* возможно в южных районах Европы в реках, текущих на юг, где встречается их окончательный хозяин — щука. Типовой экземпляр хранится в коллекции Зоологического института АН СССР.

Triaenophorus orientalis Kuperman, 1968

Син.: *Triaenophorus crassus* Forel, 1868 (част.).

Первые сведения об этом виде как о географической форме *T. crassus* приводит Дубинина (1964).

Половозрелые черви из кишечника амурской щуки достигают длины 140—640 и ширины 2.5—9.0 мм. *T. orientalis* — наиболее крупный представитель рода *Triaenophorus*. Сколекс у *T. orientalis* заметно меньше, чем у *T. crassus*. Длина его 0.77—1.10, ширина терминального диска 0.64—0.88, ширина у основания 0.72—1.37 мм. Крючья сколекса имеют сходную форму с таковыми у *T. crassus* и *T. meridionalis*, но значительно меньше (рис. 2, Д, 40, Е). Базальная пластинка крючка массивная, прямая, широкая, со слабо изогнутыми боковыми зубцами.

Ширина базальной пластинки 0.121—0.165 (средняя — 0.146 мм), высота базальной пластинки 0.055—0.088 (средняя — 0.073 мм), длина большего бокового зубца 0.088—0.143 (средняя — 0.123 мм), длина меньшего бокового зубца 0.066—0.121 мм (средняя — 0.140 мм). Крючья сколекса у *T. orientalis* почти в два раза меньше, чем у *T. crassus*. Строение половой системы у *T. orientalis* почти совпадает с таковым у *T. crassus* и *T. meridionalis*. Яйца у *T. orientalis* меньше, чем у *T. crassus* и *T. meridionalis*: длина 0.044—0.066 (средняя — 0.054 мм), ширина 0.035—0.044 мм (средняя — 0.040 мм). Сроки эмбрионального развития и массового вылупления корацидиев значительно короче, чем у *T. crassus*, и составляют при 17—20° 1 день.

Первые промежуточные хозяева — веслоногие рачки. Плероцеркоиды *T. orientalis* паразитируют в мускулатуре ротана-

головешки *Percottus glehni* (сем. Eleotridae) и, реже, во внутренних органах молоди амурской щуки. Окончательный хозяин — амурская щука (*Esox reicherti*). Локализация — передняя треть средней кишки. Распространение ограничено бассейном р. Амура и водоемами Приморья. Типовой экземпляр вида хранится в коллекции Зоологического института АН СССР.

В связи с описанием новых видов несколько изменились и диагнозы видов *T. nodulosus* и *T. crassus*, данные Дубининой (1962) в Определителе паразитов пресноводных рыб СССР. В частности, уменьшились пределы размеров крючьев сколекса обоих видов, из круга вторых промежуточных хозяев исключены представители семейства карповых рыб у *T. nodulosus*, бычки и ротан-головешка у *T. crassus* и, наконец, ареал *T. nodulosus* уменьшился за счет бассейна р. Амура, а ареал *T. crassus* — за счет южных районов европейской части СССР и бассейна р. Амура (Куперман, 1967в).

Таким образом, вместо 3 видов рода *Triaenophorus*, известных до сих пор, мы различаем 6: *T. nodulosus*, *T. amurensis*, *T. stizostedionis*, *T. crassus*, *T. meridionalis* и *T. orientalis*, которые четко распадаются по морфологическим и экологическим признакам на две группы: 1) виды, имеющие крючья сколекса с узкой изогнутой базальной пластинкой и сильно изогнутыми боковыми зубцами, обладающие большим внутренним семенным пузырьком и паразитирующие на фазе плероцеркоида в органах полости тела рыб (*T. nodulosus*, *T. amurensis*, *T. stizostedionis*); 2) виды, имеющие крючья сколекса с массивной прямой базальной пластинкой и слабо изогнутыми боковыми зубцами, обладающие маленьким внутренним семенным пузырьком и паразитирующие на фазе плероцеркоида в мускулатуре рыб (*T. crassus*, *T. meridionalis*, *T. orientalis*).

Глава 12

ПРОЯВЛЕНИЕ СПЕЦИФИЧНОСТИ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *TRIAENOPHORUS* НА ВСЕХ ФАЗАХ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА

Выделение трех новых видов в пределах рода *Triaenophorus* заставляет нас по-новому рассматривать проявление специфичности у представителей этого рода к их хозяевам. Специфичность — одно из основных свойств паразитических организмов, которое проявляется как приуроченность к широкому или узкому кругу хозяев. Глубокий анализ этого явления, проведенный рядом советских исследователей (Скрябин, 1923; Кнорре, 1937; Киршенблат, 1941; Догель, 1941, 1947; Павловский, 1946; Марков, 1948, 1953; Орлов, 1948, 1953; Дубинин, 1950; Дубинина, 1953,

1957а, 1966; Шульман, 1954, 1958, 1966; Гусев, 1955; Шульц и Давтян, 1955; Быховский, 1957; Заика, 1965), показал, что в основе его лежит приспособленность паразита к тому или иному кругу хозяев, т. е. к среде I порядка. Как бы ни был широк круг хозяев, он не может быть беспредельным и всегда в той или иной степени ограничен. Именно поэтому, по мнению Б. Е. Быховского (1957), нельзя говорить об отсутствии специфичности. Речь может идти только о широком круге хозяев.

Специфичность, как и любая адаптация, может проявляться во-первых, узким или широким кругом хозяев и, во-вторых, ее строгостью, исключающей или не исключающей возможность существования на несвойственных хозяевах (Шульман, 1958, 1966). Сложность и противоречивость этого явления показана Б. Е. Быховским (1957), который ввел для более глубокого понимания специфичности понятие встречаемости.

Конкретные экологические или исторические причины могут исключить возможность существования паразита даже на специфичном для него хозяине. Моногенетический сосальщик *Nitzschia sturionis* не встречался на аральском шипе только потому, что отсутствовал в бассейне Аральского моря. После акклиматизации каспийской севрюги в бассейне р. Арала этот паразит легко перешел с севрюги на аральского шипа (Лутта, 1940; Догель, 1947). Вполне допустимо, что если этого паразита акклиматизировать в других водоемах, круг хозяев его расширится за счет осетровых, к которым он специфичен, т. е. адаптирован.

Круг вторых промежуточных хозяев *T. amurensis* ограничен видами карповых рыб, встречающимися в бассейне р. Амура. Как показали наши эксперименты, этот паразит может быть и в европейских карповых рыбах (золотой карась, орфа). Это свидетельствует о том, что при переброске амурских карповых в Европу круг хозяев данного паразита может значительно расшириться за счет европейских видов карповых рыб. Аналогичное явление может произойти, по-видимому, при попадании *T. amurensis* в Северную Америку. В приведенных примерах специфичность потенциально шире встречаемости.

Однако в некоторых случаях, по-видимому, встречаемость может быть несколько шире специфичности. Без этого трудно было бы представить себе переход паразитов на не свойственных им хозяев и возникновение новой системы паразит—хозяин. Так, *Gyrodactylus phoxini* — строго специфичный паразит речного голяна (*Phoxinus phoxinus*), не встречающийся даже на других карповых рыбах, обнаружен на молоди щук в бассейне р. Пенжины (Коновалов, 1967). Пример того, что *Azigia lucii* — паразит, специфичный щуке, способен паразитировать в некоторых других видах рыб (лососевые, окунь), приводится С. С. Шульманом (1966) как доказательство возможности перехода этого паразита в определенных условиях на других рыб, кроме щуки. В при

веденных примерах встречаемость — более широкое явление, чем специфичность.

В природе *T. amurensis* не был ни разу встречен в некарповых рыбах. В эксперименте нам также не удалось заразить 30 экземпляров некарповых рыб. Однако, даже если мы значительно увеличили бы число подопытных рыб и добились единичного заражения, результат такого эксперимента свидетельствовал бы о слабой приспособленности *T. amurensis* к некарповым рыбам. Этот факт можно было бы рассматривать как встречаемость данного паразита на рыбе, к которой он адаптирован значительно слабее, чем к специфичным хозяевам — карповым рыбам. Хотя примеры такого рода встречаемости, выходящей за пределы специфичности, сравнительно редки, однако они играют, по-видимому, чрезвычайно большую роль в эволюции паразитов. Без этого явления не было бы возможно осуществление перехода паразита на новых хозяев, дальнейшее освоение этих хозяев и возникновение новых систем паразит—хозяин.

При анализе явления специфичности ряд паразитологов указывает, что специфичность на разных фазах жизненного цикла проявляется по-разному. А. Г. Кнорре (1937), исходя из данных по развитию скребней и широкого лентеца, считает, что на личиночных фазах цикла специфичность выражена сильнее. В. А. Догель (1947), основываясь на широком анализе многих групп паразитов, пришел к выводу, что у большинства паразитов узкая специфичность проявляется на взрослой фазе жизненного цикла.

М. Н. Дубинина (1953, 1957а) также отмечает, что специфичность по-разному проявляется на разных фазах цикла развития паразитов. При этом она подчеркивает, что проявление специфичности определяется не фазой развития, а степенью морфо-физиологических изменений паразита на данной фазе жизненного цикла. Наиболее строгая и узкая специфичность падает на те фазы, во время которых происходит наиболее существенный органогенез и интенсивный рост паразита. Этот вывод чрезвычайно важен для понимания причин разного проявления специфичности на отдельных фазах жизненного цикла паразитов. Стало понятным, почему скребни, весь сложный процесс развития и органогенеза которых происходит в промежуточных хозяевах, проявляют к ним более узкую специфичность, чем к окончательным хозяевам. Нашло объяснение и проявление специфичности у дигенетических сосальщиков.

В свете этих взглядов стала понятной и весьма сложная картина проявления специфичности у ленточных червей, которую можно проследить на примере представителей семейств *Diphyllbothriidae*, *Triaenophoridae* и *Ligulidae*. На ранних свободных фазах жизненного цикла (яйцо, корацидий) у представителей перечисленных семейств, как и у некоторых цестод отряда *Pseudophyllidea*, развитие протекает в условиях водной среды и опреде-

ляется в основном температурой окружающей среды. Сроки эмбрионального развития у этих червей в разных зонах их ареала неодинаковы, что характеризует адаптацию каждого вида червей к среде II порядка. Мы не останавливаемся подробнее на данном вопросе в этой главе, поскольку он не имеет прямого отношения к специфичности, т. е. адаптации паразита к среде I порядка.

На первой паразитической фазе жизненного цикла процеркоиды *Diphyllbothrium latum* (сем. *Diphyllbothriidae*), как и некоторые другие представители отряда *Pseudophyllidea*, развитие которых протекает в полости тела веслоногих рачков (*Cyclopoidea* и *Calanoida*), не обнаруживают узкой специфичности к первым промежуточным хозяевам, поскольку на фазе процеркоида не происходит сложного органогенеза. На фазе плероцеркоида у представителей сем. *Diphyllbothriidae* не наблюдается значительных морфологических изменений, связанных со сложным органогенезом. Развитие плероцеркоида ограничено лишь увеличением размеров, формированием прикрепительного аппарата, в частности ботрий, развитием мускулатуры и т. д. Круг вторых промежуточных хозяев *D. latum* чрезвычайно широк и включает представителей многих семейств рыб (*Percidae*, *Cadidae*, *Esocidae*, *Anguillidae*, *Salmonidae*, *Thymallidae*), что характеризует этого паразита как малоспецифичного ко вторым промежуточным хозяевам. На фазе взрослого червя у *D. latum* происходит сильный рост, расчленение стробилы и полное формирование половой системы. В связи с этим он оказывается относительно узкоспецифичным паразитом человека и некоторых плотоядных животных.

У представителей сем. *Ligulidae* процеркоиды также развиваются в полости тела веслоногих рачков и проявляют относительно широкую специфичность к первым промежуточным хозяевам. Наиболее существенные морфологические изменения, связанные с органогенезом половой системы, у представителей сем. *Ligulidae* в отличие от червей других семейств отряда *Pseudophyllidea* происходят на фазе плероцеркоида.

Как указывает М. Н. Дубинина (1953, 1957а, 1957б, 1966), такой сложный органогенез, происходящий во втором промежуточном хозяине, может протекать лишь в определенных условиях среды, в результате чего представители сем. *Ligulidae* на этой фазе оказываются относительно узкоспецифичными паразитами, приуроченными к рыбам одного, реже двух семейств. Сравнительно широко распространенный вид *Ligula intestinalis* паразитирует только у карповых рыб (сем. *Cyprinidae*), *L. columbi* — у щиповок и гольцов рода *Nemachilus* (сем. *Cobitidae*), как исключение — у мелких карповых, *L. pavlovskii* — у бычковых рыб (сем. *Gobiidae*), *Schistocephalus pungitii* — специфичный паразит девятииглой, а *S. solidus* — трехиглой колюшек (сем. *Gasterosteidae*) и, возможно, подкаменщиков сем. *Cottidae* (Дубинина, 1966).

Кроме того, как отмечает Дубинина, начальные стадии развития плероцеркоидов у разных ремнецов до формирования у них половой системы могут проходить и в менее специфичных условиях среды, в значительно более широком круге вторых промежуточных хозяев, чем на инвазионной стадии. На фазе взрослых червей представители сем. *Ligulidae*, развитие которых ограничивается лишь функционированием сформированной половой системы, проявляют чрезвычайно широкую специфичность к различным теплокровным животным. В условиях эксперимента развитие ремнецов до половозрелого состояния происходит во всех птицах, не исключая зерноядных, а также в млекопитающих и даже в искусственных питательных и непитательных средах и зависит в основном от температуры тела окончательного хозяина (Joyeux et Baer, 1936, 1938, 1942; Smyth, 1946, 1952, 1954; Clarke, 1953; Дубинина, 1953, 1957a, 1959).

Развитие процеркоидов у червей рода *Triaenophorus* (сем. *Triaenophoridae*), как и у представителей семейств *Ligulidae* и *Diphyllbothriidae*, протекает в полости тела веслоногих рачков (*Cyclopoida* и *Calanoida*), причем процеркоиды червей перечисленных семейств морфологически весьма сходны. В условиях экспериментального заражения процеркоиды видов *Triaenophorus* и других семейств не обнаруживают узкой специфичности к первым промежуточным хозяевам и могут развиваться в одних и тех же видах *Copepoda*. Проявление специфичности на этой фазе цикла к определенному кругу ракообразных обусловлено вначале морфологическими и экологическими факторами (способ приема пищи, сочетание в прибрежной зоне в определенное время *Copepoda* и корацидиев). Так, ветвистоусые рачки (*Cladocera*), богато представленные в большинстве водоемов, как уже упоминалось выше, не могут служить первыми промежуточными хозяевами указанных цестод, так как являются тонкими фильтраторами. В то же время веслоногие рачки (*Copepoda*), способные проглотить объекты более крупных размеров, поедают корацидиев и становятся первыми промежуточными хозяевами *Triaenophorus*. Даже среди копепод — обычных первых промежуточных хозяев паразитов — некоторые виды (из рода *Diaptomus*) не могут заразиться *Triaenophorus*, ибо они, хотя и менее тонкие фильтраторы, чем кладоцера, все же не в состоянии проглотить комки пищи, соответствующие по размерам корацидиям. Так, например, *Diaptomus coeureus* не может проглотить частицы размером более 40 мк (Рылов, 1948).

В дальнейшем при развитии онкосферы в процеркоид значительно возрастает роль физиологических условий в теле хозяина. Значение физиологических условий в организме ракообразных для полного развития процеркоида подтверждается тем фактом, что в некоторых видах циклопов (*Mesocyclops leuckarti* и *Eucyclops serrulatus*), экспериментально зараженных корацидиями ви-

дов *Triaenophorus*, развитие онкосфер ограничивается лишь начальными стадиями. Дальнейшего роста и развития онкосфер в полости тела этих циклопов не происходит, по-видимому, в связи с отсутствием физиологически подходящей среды, необходимой для более сложного морфогенеза процеркоида. Интересно отметить, что неразвивающиеся онкосферы *Triaenophorus* сохраняются в полости тела циклопов живыми в течение 30 дней и более. Аналогичные данные приводит М. Н. Дубинина (1966) для процеркоидов ремнецов (сем. *Ligulidae*), развитие которых приостанавливается в *Mesocyclops dybowskii* и *M. leucarti*, правда, онкосферы в этих циклопах гибнут и дегенерируют.

Многочисленные опыты по заражению веслоногих рачков корацидиями червей рода *Triaenophorus*, с одной стороны, и исследование естественно зараженных циклопов в природных условиях (Watson, Lawler, 1965) — с другой, показывают, что круг первых промежуточных хозяев *Triaenophorus*, как и представителей семейств *Ligulidae* и *Diphyllbothriidae*, в природе значительно уже, чем в условиях эксперимента. Другими словами, потенциально специфичность к первым промежуточным хозяевам у данных цестод проявляется более широко, чем встречаемость.

На следующей личиночной фазе жизненного цикла — фазе плероцеркоида, протекающей в разных видах рыб, наблюдаются наиболее существенные различия в степени морфологического развития у представителей семейств *Triaenophoridae* и *Diphyllbothriidae* по сравнению с ремнецами (сем. *Ligulidae*). Если у представителей семейств *Triaenophoridae* и *Diphyllbothriidae* развитие плероцеркоида включает увеличение размеров, развитие мускулатуры, выделительной системы и формирование прикрепительных органов — ботрий (у *Diphyllbothriidae*), крючьев и псевдоботрий (у *Triaenophoridae*), то у ремнецов, как упоминалось выше, на фазе плероцеркоида происходят наиболее сложные морфологические изменения, заканчивающиеся органогенезом половой системы.

Круг вторых промежуточных хозяев видов рода *Triaenophorus* в общем значительно шире, чем у представителей сем. *Ligulidae*, но заметно уже, чем у *Diphyllbothrium latum*. У отдельных видов *Triaenophorus* даже на фазе плероцеркоида специфичность проявляется по-разному. Так, *T. crassus* приурочен в основном к одному семейству рыб (сем. *Salmonidae*) и лишь в редких случаях встречается у представителей лососевидных — *Osmerus eperlanus* (сем. *Osmeridae*) и сем. *Thymallidae*. Близкие к нему *T. orientalis* и *T. meridionalis* специфичны к отдельным представителям одного-двух семейств рыб: первый — к *Perccottus glehni* Dyb. (сем. *Eleotridae*) и амурской щуке (*Esox reicherti* Dyb.), второй — к представителям сем. *Gobiidae* и щуке (*Esox lucius*). Таким образом, для трех указанных видов *Triaenophorus*, плероцеркоиды

которых локализуются в большинстве случаев в мускулатуре, где происходит формирование прикрепительного аппарата этих червей, характерна относительно узкая специфичность ко вторым промежуточным хозяевам.

Североамериканский вид *T. stizostedionis* встречается на фазе плероцеркоида также в рыбах одного-двух семейств (сем. Percidae и, реже, сем. Percopsidae). Следующий вид — *T. amurensis* приурочен в своем развитии только к одному семейству карповых рыб (сем. Cyprinidae). Наконец, *T. nodulosus*, имеющий наиболее широкий круг вторых промежуточных хозяев, включает представителей 17 семейств из 9 отрядов рыб. Однако и в этом случае круг хозяев *T. nodulosus* ограничен группой рыб из разных семейств, характеризующихся определенной физиологией пищеварения. Этот вид встречается обычно только в некарповых рыбах (сем. Percidae, Gadidae, Esocidae, Salmonidae, Osmeridae, Thymallidae, Cottidae и др.). Адаптированность *T. nodulosus* к развитию в некарповых и *T. amurensis* в карповых рыбах подтверждается серией экспериментов, проведенных нами.

На взрослой фазе у представителей рода *Triaenophorus* происходит интенсивный рост стробилы, закладка и полное формирование половой системы и созревание яиц. Именно поэтому виды рода *Triaenophorus* проявляют узкую специфичность к окончательным хозяевам: 5 видов — к представителям рода *Esox* и 1 (*T. stizostedionis*) — к окуневой щуке *Stizostedion vitreum*. Несмотря на то что возможность заразиться этими паразитами у других хищных рыб, кроме щуки, весьма велика, сведения о находках червей рода *Triaenophorus* в них немногочисленны и не сопровождаются описанием степени зрелости паразитов. Нам ни разу не удалось наблюдать червей, достигших половой зрелости, в кишечнике окуня, судака и других рыб. Прямых указаний на то, что половозрелые черви *Triaenophorus* были обнаружены не в щуке, ни у одного автора не встречается. Как известно, находки паразитов, не достигающих половой зрелости, Б. Е. Быховский рассматривает как ложную встречаемость. Об узкой специфичности червей рода *Triaenophorus* к представителям рода *Esox* свидетельствует и тот факт, что ареал паразитов ограничен распространением щуки.

Приуроченность червей рода *Triaenophorus* на взрослой фазе лишь к щукам (род *Esox*) полностью подтверждает установленную М. Н. Дубининой закономерность более строгой специфичности на той фазе цикла, на которой происходит сложный органогенез. Как указывалось выше, *Diphyllbothrium latum*, как и представители рода *Triaenophorus*, в противоположность ремнецам проявляют относительно узкую специфичность к окончательным хозяевам. Однако круг этих хозяев у *Diphyllbothrium latum* (человек и плотоядные животные) заметно шире, чем у видов рода *Triaenophorus*, ограниченного представителями рода *Esox*.

Из сравнения приуроченности представителей семейств *Diphyllbothriidae*, *Triaenophoridae* и *Ligulidae* к их хозяевам видно, какую роль играет степень морфологических изменений в проявлении специфичности на различных фазах жизненного цикла этих цестод. Однако уже на примере представителей сем. *Ligulidae* обнаруживается, что проявление специфичности даже на фазе плероцеркоида неодинаково. Так, *Schistocephalus pungitii* специфичен к одному виду рыб — девятииглой колюшке, *S. solidus* — к трехиглой колюшке, а *Ligula intestinalis* — специфичный паразит рыб семейства карповых. Разную степень проявления специфичности наблюдаем мы на фазе плероцеркоида и у червей рода *Triaenophorus*: от рыб одного семейства до группы семейств. Следовательно, на проявление специфичности, кроме степени морфологических изменений, влияют и другие факторы. К этим факторам следует отнести прежде всего способ заражения хозяина. Б. Е. Быховский (1957) указывает, что активный путь попадания паразита в хозяина ведет к узкому диапазону специфичности, а пассивный — к широкому. Как известно, ленточные черви попадают в хозяина на всех фазах жизненного цикла пассивным путем. Поэтому даже у цестод с относительно узким кругом хозяев (представители сем. *Ligulidae* на фазе плероцеркоида) мы никогда не наблюдаем проявления такой строгой специфичности, как у многих представителей класса *Monogenoidea*, попадающих в хозяев активным путем. Другим примером могут служить представители подкласса *Myxosporidia*, имеющие прямой цикл развития, но попадающие в хозяина пассивным путем и потому представляющие собой широкоспецифичную группу паразитов (Шульман, 1966).

Следующим фактором, ограничивающим круг хозяев паразита, служит морфологическая и физиологическая адаптация паразитов к определенным хозяевам. Так, для *Diphyllbothrium latum* и представителей рода *Triaenophorus* характерна относительно узкая специфичность к их окончательным хозяевам. Однако у *Diphyllbothrium latum*, прикрепляющегося к стенке кишечника с помощью ботрий, круг хозяев заметно шире, чем у червей рода *Triaenophorus*, прикрепляющихся к стенке кишечника посредством крючьев и псевдоботрий. Есть основания предполагать, что форма крючьев у видов рода *Triaenophorus* выработалась в результате приспособленности к прикреплению к стенке кишечника щуки. Более того, у *T. crassus*, *T. orientalis* и *T. meridionalis* место прикрепления к стенке кишечника ограничено всегда не большим участком средней кишки щуки, что свидетельствует об адаптивном характере размеров и формы крючьев к определенному участку стенки кишечника.

Физиологическая адаптация к разным группам хозяев проявляется у *T. nodulosus* и *T. amurensis* на фазе плероцеркоида. Как указывалось выше, круг хозяев *T. nodulosus* чрезвычайно широк

но, как правило, ограничен только некарповыми рыбами ввиду особенностей их физиологии пищеварения. Второй вид *T. amurensis*, напротив, приурочен только к карповым рыбам, отличающимся от других семейств рыб отсутствием обособленного желудка и связанными с этим особенностями физиологии пищеварения, которые вызывают необходимость более узкой адаптации и сужают круг хозяев *T. amurensis*.

И, наконец, приуроченность паразита к относительно узкому кругу хозяев может быть связана с местом локализации паразита. Так, *T. crassus*, *T. orientalis* и *T. meridionalis*, локализуясь в мускулатуре, где происходит формирование их прикрепительного аппарата, в отличие от *T. nodulosus* проявляют более узкую специфичность ко вторым промежуточным хозяевам. Возможно, основную роль при освоении вторых промежуточных хозяев для *T. crassus* и близких ему видов играет приспособленность к определенной консистенции мышц хозяина.

Этим, конечно, не исчерпываются все факторы, способствующие выработке специфичности. Мы отметили лишь те из них, которые нам удалось уловить на примере представителей рода *Triaenophorus*. Однако, как бы ни был узок круг хозяев и как бы строго адаптация к этим хозяевам ни проявлялась, необходимо подчеркнуть относительность характера проявления специфичности. Ибо именно относительный характер специфичности приводит к переходу на новых хозяев, возникновению новых систем паразит—хозяин, вызывает адаптацию паразита к новым хозяевам и в конечном итоге приводит к дивергенции и образованию видов.

Характер проявления специфичности на разных фазах жизненного цикла, неодинаковость проявления ее у разных видов обуславливают определенное направление в эволюции представителей рода *Triaenophorus*. Прежде всего становится понятным единственный случай перехода вида *T. nodulosus* на далекого в систематическом положении окончательного хозяина. Возможность перехода обусловлена экологическими моментами, что видно даже из названия хозяина *Stizostedion vitreum* — окуневая щука. Однако узкая адаптированность к щуке, проявляющаяся в строго выраженной специфичности, с одной стороны, и необходимость адаптации к новому хозяину — с другой, привели к существенным морфо-физиологическим изменениям паразита и в конечном итоге к образованию самостоятельного вида — *T. stizostedionis*.

Большая специализация к месту паразитирования у *T. crassus* сузила круг его вторых промежуточных хозяев и усилила строгую приуроченность к окончательному хозяину. Возможно поэтому в настоящее время не наблюдаются случаи перехода *T. crassus* на других хозяев, кроме представителей рода *Esox*. Меньшая пластичность его в отношении промежуточных хозяев

может стимулировать видообразование в тех случаях когда по ряду исторических и экологических причин происходит смена этих хозяев

Глава 13

ВИДООБРАЗОВАНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *TRICHOPOHORUS*

Характер видообразования у представителей рода *Trichophorus*

Вновь описанные виды *T. amurensis* и *T. orientalis* из бассейна р. Амура и *T. meridionalis* из водоемов юга европейской части СССР, а также *T. stizostedionis* из Северной Америки можно рассматривать как сравнительно молодые. При этом следует подчеркнуть различия характера видообразования у паразитов и свободноживущих организмов. Если у свободноживущих организмов аллопатрическое видообразование рассматривается как дифференциация популяции в условиях географической изоляции, то у паразитов это явление значительно усложнено. Сложность обусловлена двойственной средой обитания паразита, в результате чего взаимоотношения паразита с окружающей хозяина внешней средой среда II порядка осуществляется не прямо, а опосредованно, через организм хозяина — среда I порядка (Догель, 1927, 1947; Павловский, 1934). В связи с этим влияние географической изоляции у паразитов может быть в некоторых случаях ослаблено, а в других усилено.

При анализе морфологической изменчивости *T. nodulosus* привлекает внимание определенная закономерность, характеризующаяся постепенным уменьшением размеров крючков сколекса в направлении с севера на юг. Такое уменьшение крючков *T. nodulosus*, наблюдаемое в водоемах Советского Союза, кроме бассейна р. Амура, происходит по типу клипальной изменчивости, которая обусловлена, по видимому, климатическими факторами. Границы морфологической изменчивости данного вида из южных и северных точек ареала сравнительно повольны и имеют характер внутривидовой модификационной изменчивости. При этом *T. nodulosus* наиболее широко распространенный вид сохраняет окончательного и промежуточных хозяев на протяжении почти всего ареала (кроме бассейна р. Амура), что для него легко осуществимо, поскольку состав его промежуточных хозяев чрезвычайно разнообразен.

На примере *T. nodulosus* можно проследить влияние широтного положения (климатического фактора) на изменение морфологии паразита, которое не выходит, однако, за пределы внутривидовой модификационной изменчивости. По видимому, в данном случае

влияние на паразита температурного фактора несколько ослаблено средой I порядка, в значительной степени осуществляющей взаимоотношения паразита со средой II порядка. С другой стороны, для *T. crassus* в условиях южных водоемов СССР влияние климатических условий сочетается со сменой вторых промежуточных хозяев, что приводит к значительным морфологическим изменениям и возникновению нового вида — *T. meridionalis*. В этом случае влияние климатического фактора, т. е. влияние среды II порядка, усилено в связи с изменением среды I порядка. В условиях бассейна р. Амура у обоих видов *Triaenophorus* также происходит смена хозяев, что служит одной из причин образования новых видов — *T. amurensis* и *T. orientalis*. В данном случае видообразование имеет место в разных географических зонах.

Однако у представителей рода *Triaenophorus* наблюдается видообразование и в пределах одной географической зоны. Примером может служить образование *T. stizostedionis* в Северной Америке, происходящее в одной географической зоне с *T. nodulosus*. Можем ли мы рассматривать *T. nodulosus* и *T. stizostedionis* как аллопатрические виды? Хотя формально в данном случае географическая изоляция видов отсутствует (оба вида могут встречаться даже в одном водоеме), однако фактически она происходит. Оба вида сформировались и паразитируют на разных хозяевах, т. е. в условиях, различающихся, может быть, даже сильнее, чем климатические различия отдельных районов.

То же самое можно сказать о *T. nodulosus* и *T. crassus*. Географические ареалы этих видов в значительной мере совпадают. Совпадают окончательные и, частично, вторые промежуточные хозяева, не говоря о первых промежуточных. Однако изоляция этих видов, несомненно, имеет место: оба вида формируются в различных органах — внутренние органы и мышцы. И в этом случае условия существования обоих видов различаются еще более, чем при существовании в одних и тех же органах, но в разных хозяевах.

Следовательно, и здесь можно говорить о формировании видов под влиянием изоляции. Такие виды, образовавшиеся внутри одного хозяина, но в разных органах В. А. Догель назвал сопряженными и придавал этому явлению большое значение в эволюции паразитов. По нашему мнению, образование сопряженных видов, равно как и новых видов паразитов в условиях существования на разных хозяевах, — явление того же порядка, что и образование аллопатрических видов, и отражает особый характер среды обитания, т. е. ее двойственность.

Эволюция представителей рода *Triaenophorus*

Род *Triaenophorus* Rudolphi, 1793 можно рассматривать как типичный для сем. *Triaenophoridae* Loennberg, 1889. Кроме рода *Triaenophorus*, известны лишь три рода, принадлежащих к этому

семейству, — *Fistulicola* Lüne, 1889, *Anchistrocephalus* Monticelli, 1890 и *Anonchocephalis* Lüne, 1902, которые паразитируют все в морских хищных рыбах (отряды Perciformes и Clupeiformes). Однако отдаленность ареалов, иной характер распространения среди весьма далеких в систематическом положении хозяев, крупные морфологические различия между родом *Triaenophorus* и тремя другими родами, а также слабая изученность последних не дают возможности установить филогенетические связи среди представителей сем. *Triaenophorus*. Вместе с тем отношения между видами рода *Triaenophorus* достаточно ясны в настоящее время, чтобы представить филогению этого рода (Куперман, 1969б).

Как уже отмечалось выше, при анализе цикла развития цестод рода *Triaenophorus* привлекает внимание тот факт, что большинство видов этого рода (пять из шести) на взрослой фазе развития проявляет узкую и строгую специфичность к щукам (род *Esox*). Действительно, строгая приуроченность почти всех видов рода *Triaenophorus* к представителям рода *Esox*, ограниченность ареала этих цестод распространением щук дают основание предположить, что происхождение изучаемых паразитов тесно связано с их окончательным хозяином — щукой или даже ее предками. Несомненно, становление рода *Triaenophorus* шло по линии приспособления к паразитированию в щуках (род *Esox*). Поскольку щуки формировались как хищные рыбы, постольку и черви рода *Triaenophorus* адаптировались к ним, используя в качестве промежуточных хозяев многие виды рыб, служившие пищей для щуки. В связи с этим несомненный интерес представляет анализ происхождения и характера распространения представителей рода *Esox*.

По современным представлениям, основывающимся на обнаружении ископаемых остатков, предки щуки (*Paleoesox*) сформировались в эоцене в центре Европы (Берг, 1936). Ископаемые остатки современной щуки (*Esox lucius*) обнаружены впервые в олигоцене и миоцене в Европе, и хотя этот вид щуки распространен чрезвычайно широко во всей северной Голарктике, подобные остатки того времени в других зонах не найдены. Так, по данным Дарлингтона (1966), фактов нахождения ископаемых остатков щук в Северной Америке не установлено. Изложенные выше данные и характер распространения щук в настоящее время дают основание считать весьма убедительным представление большинства исследователей о европейском происхождении *Esox lucius*. Соответственно и представление о европейском происхождении первых представителей рода *Triaenophorus*, тесно связанных с *Esox lucius*, высказанное Лаулером и Скоттом (Lawler, Scott, 1954) и Михайловым (Michailov, 1962), кажется нам достаточно доказательным.

Можно считать, что распространение некоторых представителей рода *Triaenophorus* (*T. nodulosus* и *T. crassus*) происходило вместе с расселением щуки в северной части Голарктики, что и обус-

ловило почти полное совпадение их ареалов. Менее вероятно предположение о распространении данных цестод после расселения щуки в границах ее ареала. Важно подчеркнуть, что за пределами ареала щуки представители рода *Triaenophorus* никогда не встречаются, даже *T. stizostedionis*, уже не связанные со щуками рода *Esox*.

Сравнение ареалов каждого из видов изучаемого рода показывает, что наиболее широко распространенным видом в большей части Голарктики является *T. nodulosus*, ареал которого почти полностью совпадает с ареалом рода *Esox*, исключая небольшие участки на юге европейской части СССР и бассейн р. Амура. Вероятно, в прошлом ареалы *T. nodulosus* и *Esox lucius* совпадали полностью. Второй вид этого рода — *T. crassus* занимает также широкий ареал, в основном совпадающий с ареалом *T. nodulosus*, но все же меньший, чем у последнего. *T. crassus* в настоящее время приурочен к циркумполярным районам Голарктики и занимает северную часть ареала *Esox lucius*, хотя в древние времена этот паразит имел более широкий ареал, который также, очевидно, совпадал с таковым у *Esox lucius*. Все остальные виды рода *Triaenophorus* занимают различные заметно меньшие участки, расположенные на краю ареала рода *Esox*. Так, распространение *T. stizostedionis* ограничено небольшим числом водоемов Северной Америки, *T. amurensis* и *T. orientalis* — бассейном р. Амура и *T. meridionalis* — водоемами юга европейской части СССР.

Уже из сравнения ареалов видно, что *T. nodulosus* и *T. crassus* — два самых древних по происхождению вида из ныне существующих представителей рода *Triaenophorus*. Возникает вопрос, какой же из этих видов считать филогенетически первичным. Можно было бы решить этот вопрос путем сравнения их ареалов. Однако, как было показано выше, ареал этих видов был когда-то значительно шире, приближаясь к ареалу *Esox lucius*.

Все же ряд обстоятельств дает возможность установить косвенным путем сравнительную древность происхождения данных видов паразита. Более широкий круг вторых промежуточных хозяев у *T. nodulosus*, почти вдвое превышающий таковой у *T. crassus*, меньшая специализация в отношении локализации во втором промежуточном и в окончательном хозяевах, большая пластичность к смене условий существования и температурному фактору и, наконец, незначительная морфологическая изменчивость на протяжении всего ареала свидетельствуют о более древнем происхождении этого вида. Кроме того, из наблюдений в полевых условиях видно, что даже сильная инвазия щуки *T. nodulosus* с высокой интенсивностью заражения (до 200 паразитов в одной рыбе) не вызывает не только гибели, но даже заметного истощения и видимых изменений на месте прикрепления чорвей в ее кишечнике. Мы разделяем мнение В. К. Михайлова (Michajlow, 1962) о том, что слабая вирулентность *T. nodulosus* по отношению к щуке мо-

жет служить признаком равновесия давно сложившейся, сбалансированной системы хозяин—паразит (*Esox lucius* — *T. nodulosus*). У большинства вторых промежуточных хозяев и плероцеркоидов *T. nodulosus* также обнаруживается определенное динамическое равновесие, подтверждающее давность этой системы (Лопухина, 1966).

Приведенные выше аргументы свидетельствуют, что *T. nodulosus* — наиболее древняя по происхождению и, по-видимому, исходная форма, от которой берут начало все остальные виды рода *Triaenophorus*, о чем будет сказано ниже. С другой стороны, более узкий круг вторых промежуточных хозяев у *T. crassus*, бóльшая специализация к паразитированию в определенной ткани на фазе плероцеркоида и к определенному участку в кишечнике окончательного хозяина, бóльшая специализация к определенному температурному режиму и меньшая пластичность к смене условий существования дают основание считать, что этот вид более позднего происхождения по сравнению с *T. nodulosus*. Все остальные виды рода *Triaenophorus* (*T. meridionalis*, *T. stizostedionis*, *T. amurensis* и *T. orientalis*) возникли значительно позднее и представляют собой сравнительно молодые виды, сформировавшиеся на краю ареала рода *Esox* (Куперман, 1967в, 1968а).

Учитывая большую специфичность изучаемых цестод к представителям рода *Esox*, весьма интересно сопоставить эволюционные изменения червей рода *Triaenophorus* и их окончательных хозяев — щук. В своем становлении и расселении *T. nodulosus* тесно связан с окончательным хозяином — *Esox lucius*, и есть основание предполагать филогенетический параллелизм в эволюции обоих видов. В течение длительного существования в *Esox lucius* *T. nodulosus*, по-видимому, не подвергся заметным эволюционным изменениям. Дивергенция, приведшая к образованию *T. crassus*, не сопровождалась значительными эволюционными изменениями самой щуки. *T. crassus* произошел, по всей вероятности, от предков *T. nodulosus* и продолжал паразитировать на том же окончательном хозяине — *Esox lucius*. То же самое можно сказать и о *T. meridionalis*, произошедшем от *T. crassus*. Что касается *T. amurensis* и *T. orientalis*, то их возникновение совпадает с дивергенцией хозяев. Оба вида образовались на сформировавшейся в бассейне р. Амура амурской щуке (*Esox reicherti*), причем *T. amurensis* возник от *T. nodulosus* и *T. orientalis* — от *T. crassus*.

Наконец, возникновение *T. stizostedionis* от *T. nodulosus* не связано с дивергенцией хозяев, а произошло в результате перехода паразита на нового окончательного хозяина, далекого от исходного в систематическом положении. Вместе с тем в условиях Северной Америки имеет место и явление другого порядка. Образование вида *Esox masquinongy* из *Esox lucius* не сопровождается дивергенцией паразитов — *T. nodulosus* и *T. crassus*, продолжающих существование одновременно и на *Esox lucius*, и на *Esox masquinongy*.

Таким образом, на примере представителей рода *Triaenophorus* можно проследить пять различных типов эволюционных отношений видов паразита и хозяина. Это подтверждает известные теоретические положения Б. Е. Быховского (1957, стр. 298) о возможных случаях исторических взаимоотношений¹ видов паразита и хозяина:

«1) вид паразита, живущий на хозяине, точно так же как и сам хозяин, не претерпевает эволюционных изменений в течение неопределенного исторического времени» (*T. nodulosus*);

«2) вид паразита изменяется эволюционно, превращаясь в другой вид или виды на том же неизменяющемся хозяине» (*T. crassus* и *T. meridionalis*);

«3) вид паразита сохраняется при эволюционном изменении вида хозяина, который дивергирует, давая начало новым видам; при этом старый вид может оказаться на одном или нескольких из образовавшихся видов» (пример существования *T. nodulosus* и *T. crassus* на *Esox lucius* и *Esox masquinongy*);

«4) вид паразита изменяется более или менее параллельно (одновременно) изменению хозяина, при этом на вновь образовавшихся видах хозяина окажутся новый или несколько новых видов паразита» (*T. amurensis* и *T. orientalis*).

Б. Е. Быховский среди прочих возможных случаев исторических взаимоотношений видов паразита и хозяина указывает следующий: «вид паразита переходит на нового — новых хозяев, расширяя свой круг хозяев при сохранении старого хозяина». Этот случай не полностью подходит к эволюции *T. stizostedionis*, хотя, безусловно, должен был предшествовать его видообразованию. Возникновение данного вида, связанное с необходимостью адаптации к новому хозяину, далекому в систематическом положении от исходного, дает пример еще одного случая исторических отношений видов паразита и хозяина, который может быть сформулирован следующим образом:

5) вид паразита изменяется эволюционно, превращаясь в другой вид в результате перехода на нового хозяина (*T. stizostedionis*).

Следует отметить, что при возникновении не только *T. nodulosus*, но и *T. amurensis* и *T. orientalis* наблюдается филогенетический параллелизм в эволюционных изменениях видов паразита и хозяина.

Какие же причины способствовали образованию новых видов в каждом конкретном случае? 1) У *T. crassus* — резкая смена условий существования во втором промежуточном хозяине, связан-

¹ В монографии Б. Е. Быховского приводятся восемь случаев таких взаимоотношений, но мы приводим только пять, имевших место в эволюции рода *Triaenophorus*.

ная с переходом из внутренних органов полости тела к паразитированию в мускулатуре; 2) у *T. stizostedionis* — смена окончательного хозяина на нового, далекого в систематическом положении, на той фазе жизненного цикла, когда специфичность к хозяину проявляется особенно строго; 3) у *T. amurensis* и *T. orientalis* — смена круга вторых промежуточных хозяев и дивергенция окончательных; 4) у *T. meridionalis* — смена вторых промежуточных хозяев и иные климатические условия. Интересно отметить, что все случаи возникновения видов отражают сложность этого явления у паразитов, имеющих двойственную среду обитания.

На основе приведенных рассуждений восстановим примерную эволюцию представителей рода *Triaenophorus* (рис. 41). Как упоминалось выше, *T. nodulosus* можно считать филогенетически пер-

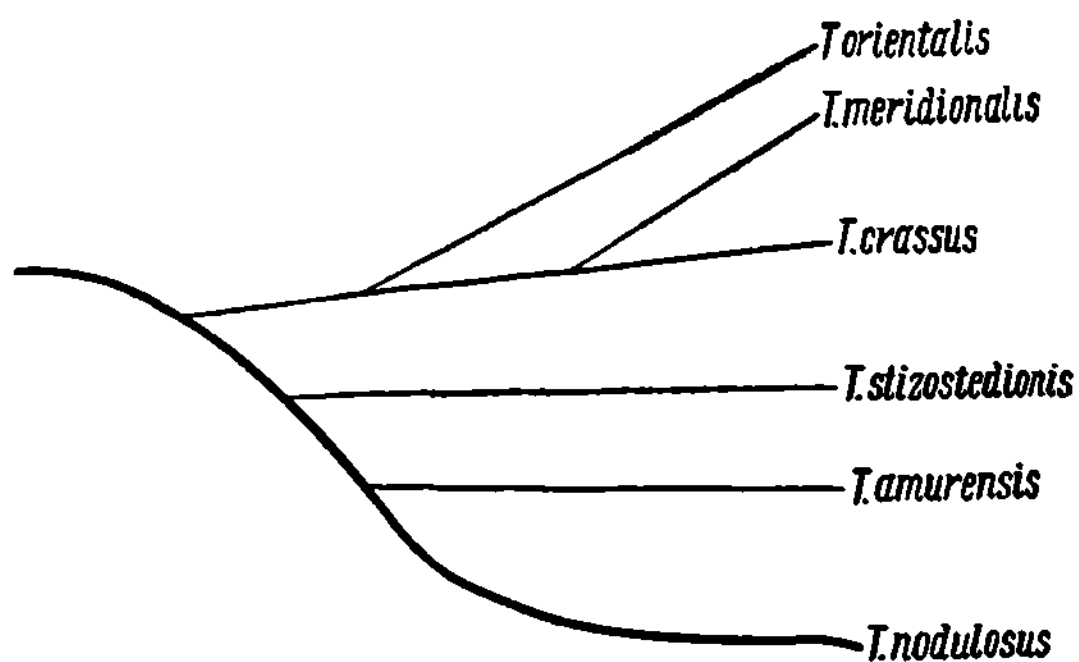


Рис. 41. Схема филогенетических взаимоотношений между видами рода *Triaenophorus*.

вичной и, по-видимому, исходной формой (Michajlow, 1962). Однако было бы ошибкой думать, что *T. crassus* произошел непосредственно от *T. nodulosus*. По всей вероятности, он произошел в результате ранней дивергенции от предков *T. nodulosus*. О раннем обособлении *T. crassus* свидетельствует его широкий ареал, который в давние времена был близок к ареалу *T. nodulosus* и также совпадал с ареалом рода *Esox*. Однако меньшая пластичность *T. crassus* к температурным условиям и более узкий круг вторых промежуточных хозяев, которые являются холодолюбивыми, привели к тому, что после отступления ледника — в период потепления, ареал паразита заметно сократился. Возникновение *T. nodulosus* и *T. crassus* произошло, по всей вероятности, в период становления *Esocidae*, т. е. не позднее олигоцена. В пользу этого предположения говорят их тесная связь со щукой и распространение вместе с ней по всему ее ареалу.

Принимая европейское происхождение щуки, следует признать соответственно и европейское происхождение *T. nodulosus* и *T. crassus*. Распространение этих видов, происходившее вместе со щукой (*Esox lucius*), благодаря холодоустойчивости последней позволило

широко распространиться паразитам и сохраниться в Европе, Сибири и Северной Америке. Факт обнаружения *Esox lucius*, с одной стороны, в водоемах Чукотки и, с другой — в водоемах Аляски и северной Канады, а также характер распространения щуки Дарлингтон (1966) рассматривает как аргумент в пользу предположения, что щука попала в Северную Америку из Евразии. Вместе со щукой сюда попали и широко распространились *T. nodulosus* и *T. crassus*. Возможность распространения данных видов после расселения щуки маловероятна, что видно на примере видов *Triaenophorus*, возникших позднее.

Говоря о причинах возникновения *T. crassus*, необходимо обратиться к биологии этого вида. Как упоминалось выше, у *T. nodulosus* и *T. crassus* в цикле развития много общего: у них совпадают окончательный и первый промежуточные хозяева и, частично, — вторые промежуточные. Принципиальным различием в биологии этих видов является место их паразитирования на фазе плероцеркоиды: *T. nodulosus* всегда встречается только во внутренних органах полости тела, а *T. crassus* — почти всегда в мускулатуре рыб. Смена локализации паразита и послужила в основном причиной этой дивергенции, а направление изменения стимулировала локализация в определенном участке кишечника окончательного хозяина — щуки. Специализация к паразитированию в определенной ткани вызвала сужение круга хозяев, проявление более строгой специфичности к ним и вместе с адаптацией к более низкой температуре привела к образованию нового вида. Следует отметить, что специализация к паразитированию лишь в определенном участке кишечника у окончательного хозяина могла способствовать изменению формы крючьев данного вида.

Распространение *T. crassus*, как уже отмечалось, происходило вместе с расселением щуки. Однако у этого вида проявляется заметная приуроченность к более северным районам Голарктики в результате сокращения ареала, что связано с адаптацией к паразитированию в лососевых рыбах (сем. Salmonidae) и большей стенобионтностью паразита. Все другие виды рода *Triaenophorus* образовались несколько позднее, о чем свидетельствует прежде всего узость их ареала и относительно слабые отличия от исходных форм.

Мы не можем указать период возникновения *T. stizostedionis* (Miller, 1945с), но, несомненно, обособление его произошло уже в условиях Северной Америки, после попадания в этот район *T. nodulosus* и *T. crassus*. По своей морфологии, в частности по форме и величине крючьев, и локализации во внутренних органах *T. stizostedionis* ближе к *T. nodulosus*, от которого он, по-видимому, произошел.

Возникновение *T. stizostedionis* связано с нарушением узкой специфичности к щуке и переходом *T. nodulosus* на нового окончательного хозяина — *Stizostedion vitreum*, далекого от щуки по

систематическому положению, но близкого по экологии. Важно отметить, что у *T. stizostedionis* наблюдаются более сильные морфологические изменения в форме крючьев сколекса по сравнению с амурскими видами *Triaenophorus*, это можно объяснить двумя причинами: во-первых, освоением окончательного хозяина совершенно другой систематической группы, а не другого вида щуки, как у амурских видов *Triaenophorus*, и, во-вторых, более ранним обособлением его по сравнению с амурскими видами.

Видообразование *T. amurensis* и *T. orientalis*, несомненно, связано с формированием своеобразной фауны в бассейне р. Амура. Как указывает Г. В. Никольский (1956), ихтиофауна Амура складывается из нескольких фаунистических комплексов: китайского и индийского равнинных — индийского происхождения и верхнетретичного, бореального равнинного, бореального предгорного и арктического, состоящих из представителей Голарктической области. Конкуренция и пресс хищников сино-индийского происхождения изменили пищевые связи щуки. Из предыдущих глав видно, какую роль играют пищевые связи или нарушение их в заражении рыб червями рода *Triaenophorus*.

В бассейне р. Амура, несмотря на присутствие некоторых обычных вторых промежуточных хозяев, сочетание разных фаунистических комплексов нарушило пищевые связи и привело к тому, что *T. crassus* и *T. nodulosus* пришлось сменить промежуточных хозяев. Характерное для бассейна р. Амура преобладание видов карповых рыб, которые служат основой питания щуки, привело к постепенному освоению *T. nodulosus* карповых рыб. *T. amurensis*, без сомнения, произошел от *T. nodulosus*. Решающую роль при этом сыграл тот факт, что *T. amurensis* на фазе плероцеркоида освоил карповых рыб, отличающихся от рыб других семейств физиологией пищеварения.

Второй амурский вид — *T. orientalis* связан происхождением с *T. crassus*. Дивергенция этого вида обусловлена, по-видимому, переходом на фазе плероцеркоида к паразитированию в представителе сино-индийского происхождения ротане-головешке *Percottus glehni* Dyb. (сем. Eleotridae). Учитывая узкую специфичность *T. crassus* к лососевым, мы можем считать, что смена хозяина оказала, вероятно, сильное воздействие на формирование нового вида. Влияние нового окончательного хозяина — амурской щуки (*Esox reicherti*) на образование этих видов, очевидно, менее существенно, так как последняя довольно близка по морфологии к *Esox lucius*, и, судя по тому что *T. nodulosus* и *T. crassus* у американских видов щук не изменяются, можно считать освоение новых видов щук лишь дополнительным фактором в возникновении новых видов *Triaenophorus*. Формирование амурских видов *Triaenophorus* связано с формированием амурской фауны.

Наконец, наиболее молодой по происхождению вид — *T. meridionalis* произошел от *T. crassus* в условиях южных водоемов ев-

ропейской части СССР. В период ледникового похолодания *T. nodulosus* и *T. crassus* были распространены более широко. Вместе с лососевыми (сем. Salmonidae) *T. crassus* проникал и в водоемы юга СССР. При потеплении, наступившем после ледникового периода, резко изменились условия существования *T. crassus*. Поскольку *T. nodulosus* более пластичен в отношении температуры и на юге сохранилось большинство его вторых промежуточных хозяев, постольку произошел только небольшой сдвиг южной границы его ареала на север. С этим, очевидно, и связано некоторое несовпадение южных границ ареалов *T. nodulosus* и *Esox lucius* в настоящее время.

По-иному сложились условия существования *T. crassus*. С одной стороны, он менее пластичен в отношении температурного фактора и более холодолюбив, чем *T. nodulosus*, с другой стороны, после отступления ледников отступили в основном и лососевые — вторые промежуточные хозяева *T. crassus*. Ввиду исчезновения большинства лососевых у щуки нарушились пищевые связи и с теми лососевыми, которые сохранились в южных районах. Это привело к значительному сокращению ареала *T. crassus*, особенно в Европе. Вместе с тем освоение новых вторых промежуточных хозяев — бычков (сем. Gobiidae) и адаптация к новым температурным условиям в южных водоемах привели к образованию нового вида — *T. meridionalis*. Роль щуки как второго промежуточного хозяина *T. meridionalis* значительна, и, хотя плероцеркоиды *T. crassus* в щуке в настоящее время не встречаются, можно предположить, что цикл развития *T. crassus* когда-то мог протекать в щуке на фазе как плероцеркоида, так и взрослых червей.

Интересно отметить, что, возникнув в бассейне Каспийского и Черного морей и избрав в качестве своих вторых промежуточных хозяев представителей сем. Gobiidae, которые причисляются некоторыми исследователями (Мордухай-Болтовской, 1960) к каспийским реликтам, *T. meridionalis* при географическом распространении ведет себя как каспийский реликт пресноводного происхождения. Подобно бычковым (сем. Gobiidae) в бассейне р. Волги, этот паразит не распространяется за пределы дельты, в то время как в реках, впадающих в Черное море, он проникает, как и бычки, до среднего и даже иногда до верхнего участка.

Таким образом, возможность проследить ход эволюции этого небольшого рода хорошо иллюстрирует все многообразие исторических и экологических факторов, обусловивших эволюцию паразитов.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Агапова А. И.** 1956. Паразиты рыб водоемов Западного Казахстана. Тр. Инст. зоол. АН КазССР, 5 : 5—60.
- Агапова А. И.** 1957. Итоги изучения паразитов рыб в водоемах Казахстана. Тр. Инст. зоол. АН КазССР, 7 : 121—130.
- Агапова А. И.** 1960. Паразиты рыб водоемов Кустанайской области. Тр. Инст. зоол. АН КазССР, 12 : 195—205.
- Агапова А. И.** 1962. Паразиты рыб верхнего и среднего течения Сыр-Дарьи. Тр. Инст. зоол. АН КазССР, 16 : 135—144.
- Агапова А. И.** 1966. Паразиты рыб водоемов Казахстана. Алма-Ата : 1—342.
- Агапова А. И. и А. П. Максимова.** 1960. Паразиты рыб водоемов Южного Казахстана. Тр. Инст. зоол. АН КазССР, 14 : 71—87.
- Аркин М. В. и И. И. Раева.** 1971. Мембранное пристеночное пищеварение у цестод. Журн. эвол. биохим. и физиол., 7, 4 : 375—379.
- Ахмеров А. Х.** 1948. Паразиты рыб р. Амура. Изв. Тихоок. научно-исслед. инст. рыбн. хоз. и океаногр., 27 : 222—225.
- Ахмеров А. Х.** 1960. Ленточные черви рыб реки Амура. Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР, 10 : 15—31.
- Ахмеров А. Х. и Е. А. Богданова.** 1957. Материалы по паразитофауне рыб водоема зоны будущего Волгоградского водохранилища (в р-не пойменных озер и р. Еруслан). Изв. Всесоюзн. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 42 : 146—159.
- Барышева А. Ф.** 1949. Паразитофауна рыб Ладожского озера. Уч. зап. Ленингр. гос. унив., 101, сер. биол., 19 : 5—11.
- Барышева А. Ф.** 1960. Паразитофауна рыб Горьковского водохранилища в первый год его существования. Тр. Инст. биол. водохранилищ АН СССР, 3 (6): 273—282.
- Барышева А. Ф. и О. Н. Бауер.** 1957. Паразиты рыб Ладожского озера. Изв. Всесоюзн. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 42 : 175—226.
- Бауер О. Н.** 1946. Паразитофауна ряпушки из различных водоемов СССР. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 69, 4 : 7—21.
- Бауер О. Н.** 1948а. Паразиты рыб реки Енисей. Изв. Всесоюзн. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 27 : 97—156.
- Бауер О. Н.** 1948б. Паразиты рыб реки Лены. Изв. Всесоюзн. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 27 : 157—175.
- Бауер О. Н.** 1950а. Паразитофауна окуня озера Сартлан и причины ее постепенного обеднения. Тр. Барабинск. отд. Всесоюзн. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 4 : 55—58.
- Бауер О. Н.** 1950б. Паразитофауна сигов СССР, ее зоогеографическая характеристика и рыбохозяйственное значение. Тр. Барабинск. отд. Всесоюзн. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 4 : 59—76

- Бауер О. Н. 1957. Материалы по паразитам рыб реки Витима. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 42 : 338.
- Бауер О. Н. 1959. Экология паразитов пресноводных рыб. Изв. Гос. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 49 : 5—206.
- Бауер О. Н. и Н. П. Никольская. 1948. К познанию паразитов рыб реки Анадырь. Изв. Всесоюзн. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 27 : 175—176.
- Бауер О. Н. и Н. П. Никольская. 1957. Динамика паразитофауны ладожского сига и ее эпизоотологическое значение. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 42 : 227—242.
- Берг Л. С. 1936. Подотряд Esocidae (Pisces). Изв. Биол. инст. Пермск. гос. ун-в., 10, 9—10 : 385—491.
- Березанцев Ю. А. 1964. Инкапсуляция личинок паразитических нематод и цестод в тканях позвоночных как форма взаимоотношений паразита и хозяина. Автореф. дисс. Л : 1—33.
- Богатова З. К. 1936. Паразитофауна местной рыбы и акклиматизированных сига озера Турояк. Уч. зап. Ленингр. гос. ун-в., 7, сер. биол., 3 : 144—155.
- Богданова Е. А. 1957. Паразиты сига и омуля озера Байкал. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 42 : 315—322.
- Богданова Е. А. 1958. Сезонные изменения паразитофауны щуки и леща р. Волги. В сб.: Работы по гельминтол. к 80-летию акад. К. Н. Скрыбна, М. : 72—78.
- Богданова Е. А. 1962. Паразитофауна рыб Волги в районе Волгоградского водохранилища и ее общая характеристика. Тр. Саратовск. отд. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 7 : 260—277.
- Богданова Е. А. и Н. П. Никольская. 1965. Паразитофауна рыб реки Волги до зарегулирования стока. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 60 : 5—110.
- Быховская И. Е. 1936. Материалы по паразитологии рыб Карелии. II. Паразитофауна рыб малых водоемов — «лаб». Тр. Бородинской биол. ст., 8, 2 : 128—138.
- Быховская-Павловская И. Е. 1940. Влияние возраста на изменение паразитофауны у окуня. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, 8 : 99—130.
- Быховская-Павловская И. Е. 1949. Паразитофауна окуня и влияние некоторых экологических факторов на ее изменения. Изв. АН СССР, сер. биол., 3 : 316—339.
- Быховская И. Е. и Б. Е. Быховский. 1940. Паразитофауна рыб Ахтаринских лиманов. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, 8 : 131—161.
- Быховский Б. Е. 1936. Паразитологические исследования на Барабинских озерах. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, 6 : 437—482.
- Быховский Б. Е. 1937. Онтогенез и филогенетические взаимоотношения плоских паразитических червей. Изв. АН СССР, сер. биол., 4 : 1353—1383.
- Быховский Б. Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.—Л. : 1—309.
- Волкова М. М. 1941. Паразитофауна рыб бассейна реки Оби. Уч. зап. Ленингр. гос. ун-в., 74, сер. биол., 18 : 20—36.
- Гаврилица Л. А. 1964. Зараженность паразитами некоторых рыб Днестровского лимана. Тр. 3 научн. конф. молодых ученых Молдавии, 2 : 185—186.
- Гецевичуте С. Ю. 1958. Паразитофауна рыб залива Куршю Марес. Тр. Инст. биол. АН ЛитовскССР, 3 : 101—139.
- Гяндина Т. А., В. Ф. Машанский и А. А. Добровольский. 1966. Ультраструктура покровов и способ питания редий и спороцист (*Trematodes*). ДАН СССР, 166, 4 : 1003—1004.

- Г н е д и н а М. П. и И. В. С а в и н а. 1930. К фауне паразитических червей рыб Северодвинского бассейна. Работы 32 и 38 и союз гельминт. эксп. Вятка : 87—105.
- Г о л и к о в а М. Н. 1960. Эколого-паразитологическое изучение биоценоза некоторых озер Калининградской области. Вестн. Ленингр. гос. ун-ва, 9, сер. биол., 2 : 110—121.
- Г о р б у н о в а М. Н. 1936. Возрастные изменения паразитофауны щуки и плотвы. Уч. зап. Ленингр. гос. ун-ва, 7, сер. биол., 3 : 5—30.
- Г у н д р и з е р А. Н. 1966. Обнаружение плероцеркоидов *Triaenophorus crassus* в мышцах сибирского хариуса. В сб.: Заметки по фауне и флоре Сибири, 19, Томск : 41—42.
- Г у н д р и з е р А. Н. и С. Д. Т и т о в а. 1948. Вредоносность щуки Телецкого озера. Рыбное хоз., 8 : 18—19.
- Г у с е в А. В. 1955. Мопогенетические сосальщики рыб системы реки Амура. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 19 : 172—398.
- Д а р л и н г т о н Ф. 1966. Зоогеография. М. : 1—518.
- Д а ю б а н Н. А. 1937. О питании некоторых Cyclopoidea (ракообразные). ДАН СССР, 17, 6 : 315—318.
- Д о б р о х о т о в а О. В. 1953. Паразиты рыб озера Зайсан в связи с реконструкцией его ихтиофауны. Автореф. дисс. Алма-Ата : 1—17.
- Д о б р о х о т о в а О. В. 1960. Паразиты рыб озера Зайсан. Тр. Инст. Зоол. АН КазССР, 14 : 109—127.
- Д о г е л ь В. А. 1927. Зависимость распространения паразитов от образа жизни животных-хозяев. Сб. в честь проф. Н. М. Книповича, 1885—1925, М. : 17—43.
- Д о г е л ь В. А. 1932. Паразитарные заболевания рыб. Л. : 1—151.
- Д о г е л ь В. А. 1941. Курс общей паразитологии. Л. : 1—286.
- Д о г е л ь В. А. 1947. Курс общей паразитологии. Л. : 1—372.
- Д о г е л ь В. А. 1949. Явление «сопряженных» видов у паразитов и эволюционное значение этого явления. Изв. АН КазССР, сер. паразитол., 74, 7 : 3—15.
- Д о г е л ь В. А. и И. И. Б о г о л е п о в а. 1957. Паразиты рыб озера Байкал. Тр. Байкальск. лимнол. ст., 15 : 427—464.
- Д о г е л ь В. А., И. И. Б о г о л е п о в а и К. В. С м и р н о в а. 1949. Паразитофауна рыб озера Байкал и ее зоогеографическое значение. Вестн. Ленингр. гос. ун-ва, 7 : 13—34.
- Д о г е л ь В. А. и Б. Е. Б ы х о в с к и й. 1934. Фауна паразитов рыб Аральского моря. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, 4 : 241—346.
- Д о г е л ь В. А. и Б. Е. Б ы х о в с к и й. 1939. Паразиты рыб Каспийского моря. Тр. по комплексн. изуч. Каспийск. моря, 7 : 1—150.
- Д о г е л ь В. А. и Г. К. П е т р у ш е в с к и й. 1933. Паразитофауна рыб Невской губы. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 62, 3 : 366—434.
- Д о г е л ь В. А. и Г. К. П е т р у ш е в с к и й. 1935. Опыт экологического исследования паразитофауны беломорской семги. Вопр. экол. и биоценол., 11 : 137—169.
- Д о г е л ь В. А., К. В. С м и р н о в а и А. К. Р о з н а ч е н к о. 1945. Паразиты промысловых рыб озера Зайсан. Изв. АН КазССР, сер. зоол., 4 : 31—37.
- Д у б и н и н В. Б. 1950. О специфичности перьевых клещей в связи с эволюцией их хозяев. Усп. совр. биол., 29, 3 : 442—457.
- Д у б и н и н В. Б. 1952. Фауна личинок паразитических червей позвоночных животных дельты реки Волги. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, 14 : 213—265.
- Д у б и н и н а М. Н. 1953. Специфичность у ремнедов на разных фазах их жизненного цикла. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, 15 : 234—251.
- Д у б и н и н а М. Н. 1957а. К вопросу о специфичности у представителей сем. *Diphyllbothriidae* Lühe, 1910. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 73, 4 : 181—187.

- Д у б и н и н а М. Н. 1957б. Современное состояние изучения ремнецов фауны СССР. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, 17 : 251—276.
- Д у б и н и н а М. Н. 1957в. Экспериментальное исследование развития *Schistocephalus solidus* (Müll.). Девятое совещ. по паразитол. пробл., тез. докл., М.—Л. : 85—86.
- Д у б и н и н а М. Н. 1957. Экспериментальное исследование цикла развития *Schistocephalus solidus* (Cestoda : Pseudophyllidea). Зоол. журн., : 36, 11 : 1647—1658.
- Д у б и н и н а М. Н. 1959. О естественной системе рода *Schistocephalus Creplin* (Cestoda, Ligulidae). Зоол. журн., 38, 10 : 1498—1517.
- Д у б и н и н а М. Н. 1962. Класс ленточные черви Cestoidea. В кн.: Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М.—Л. : 384—438.
- Д у б и н и н а М. Н. 1964. О географических формах ленточных червей рода *Triaenophorus* Rud. (Cestoda, Pseudophyllidea). Зоол. журн., 43, 3 : 412—417.
- Д у б и н и н а М. Н. 1965. Ремнецы Cestoda : Ligulidae фауны СССР. Автореф. дисс. Л. : 1—31.
- Д у б и н и н а М. Н. 1966. Ремнецы Cestoda : Ligulidae фауны СССР. М.—Л. : 1—261.
- Д у л ь к и н А. Л. 1941. Гельминтофауна рыб Кубенского озера. Тр. Вологодск. сельскохозяйств. инст., 3 : 127—139.
- Е к и м о в а И. В. 1962. Материалы по паразитофауне рыб р. Печоры. Вопр. ихтиол., 2, 3 : 542—548.
- З а й к а В. Е. 1964. Паразиты рыб озера Байкал и реки Селенги. Автореф. дисс. Л. : 1—21.
- З а й к а В. Е. 1965. Паразитофауна рыб озера Байкал. М.—Л. : 1—106.
- З а х в а т к и н В. А. 1935. Материалы по фауне паразитов рыб р. Камы. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 1, 1 : 83—104.
- З а х в а т к и н В. А. 1936а. Паразитофауна рыб р. Камы. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 2, 3 : 175—199.
- З а х в а т к и н В. А. 1936б. К фауне паразитических червей сибирских рыб. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 2, 1 : 65—84.
- З а х в а т к и н В. А. 1938. Паразитофауна рыб. оз. Зайсана и реки Черного Иртыша. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 3, 2 : 193—249.
- З а х в а т к и н В. А. 1946. Паразиты рыб горной речки Узян (приток Белой). Уч. зап. Пермск. гос. унив., 4, 2 : 71—77.
- З а х в а т к и н В. А. 1951. Паразиты рыб водоем Закарпатської області. Наук. зап. Львівск. науков. природозн. музею АН УРСР, 1 : 119—149.
- З а х в а т к и н В. А. и Н. С. А ж е г а н о в а. 1940. Паразиты рыб озер Ильменского заповедника на Урале. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 4, 1 : 3—31.
- З м е е в Г. Я. 1936. Сосальщики и ленточные черви рыб реки Амура. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, 6 : 405—436.
- З о г р а ф Н. Ю. 1877. Гельминтологические заметки. I. Строение *Triaenophorus nodulosus* Rud. Изв. общ. любит. естествозн., антропол. и этногр., 23, 2 : 5—20.
- И в а н о в А. С. 1933. Материалы к гельминтофауне рыб Нижней Волги. Ч. I. Паразитические черви окуневых рыб. Тр. Астраханск. гос. мед. инст., 2 : 17—30.
- И в а н о в А. С. 1940. Материалы к гельминтофауне рыб Нижней Волги. Паразитические черви лососевых, сельдевых, щуковых и сомовых рыб. Тр. Астраханск. гос. мед. инст., 7 : 10—27.
- И в а н о в а М. Н. 1966. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Автореф. дисс. М. : 1—17.
- И в а с и к В. М. и О. П. К у л а к о в с к а я. 1958. Паразитофауна рыб озер Нобель, Островское, Дубновское, Иванье, Крымно, Перекальская группа, Черное большое (Полесье). Тр. Научно-исслед. инст. рыбн. хоз. Укр. Акад. сельскохозяйств. наук, 11 : 175—185.

- И з ю м о в а Н. А. 1958. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (лепц, чехонь, судак, окунь). Тр. биол. ст. «Борок», 3 : 384—398.
- И з ю м о в а Н. А. 1959а. Паразитофауна и заболевание рыб в водохранилищах. Тр. совещ. Ихтиол. комиссии АН СССР, 9 : 114—119.
- И з ю м о в а Н. А. 1959б. К вопросу о динамике паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохранилищ АН СССР, 2 (5) : 174—189.
- И з ю м о в а Н. А. 1959в. Некоторые особенности формирования паразитофауны рыб в новых водохранилищах. Тр. Инст. биол. водохранилищ, 1 (4) : 324—331.
- И з ю м о в а Н. А. 1960. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (щука, густера, синец). Тр. Инст. биол. водохранилищ, 3 (6) : 283—300.
- И з ю м о в а Н. А. и А. А. Ш и г и н. 1958. Паразитофауна рыб Волги в районах Горьковского и Куйбышевского водохранилищ. Тр. биол. ст. «Борок», 3 : 364—383.
- К а л е ц к а я С. Л. 1958. Паразиты рыб озера Большой Иван. Уч. зап. Витебск. вет. инст., 16, 1 : 142—155.
- К а л е ц к а я С. Л. 1960. Паразитофауна рыб озера Невель. В сб.: Пробл. паразитол., 1, Киев : 391—393.
- К а л е ц к а я С. Л. 1962. Паразиты рыб Витебских и Невельских озер. Автореф. дисс. Минск : 1—17.
- К а р о х и н В. И. 1933. К фауне *Plathelminthes* рыб Среднего Поволжья. Уч. зап. Казанск. гос. вет. инст., 16 : 191—194.
- К а ш к о в с к и й В. В. 1965. Изменения паразитофауны рыб Ириклинского водохранилища за три года (1961—1963 гг.). Симпозиум по паразитам и болезням рыб в водохранилищах. М.—Л. : 12—13.
- К е с с л е р К. Ф. 1868. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края. Прилож. к Тр. I съезда русск. естествоисп. СПб. : 1—143.
- К и р ш е н б л а т Я. Д. 1941. Специфичность паразитов к хозяевам. Усп. совр. биол., 14, 2 : 271—294.
- К н о р р е А. Г. 1937. Распространение паразитов в хозяевах и проблема специфичности. Уч. зап. Ленингр. гос. унив., 13, сер. биол., 3 (4) : 108—118.
- К о в а л ь В. П. 1958. Материалы до паразитофауны рыб Каховського водосховища. Вісн. Київськ. унів., сер. биол., 1, 2 : 127—136.
- К о в а л ь В. П. 1959. Паразитофауна Каховського водосховища в перші три рока його існування. Вісн. Київськ. унів., сер. биол., 2, 1 : 115—120.
- К о в а л ь В. П. 1962. Паразитофауна риб дельти Дніпра. Вісн. Київськ. унів., сер. биол., 5, 1 : 98—104.
- К о в а л ь В. П., З. С. Д о н е ц ь, М. С. К о м а р о в а, Д. В. П р о н і н а. 1960. Паразитофауна риб Середнього Дніпра в районі м. Канева. Вісн. Київськ. унів., сер. биол., 3, 1 : 133—142.
- К о в а л ь В. П. и Г. І. П і р я н и к. 1957. Матеріали до пізнання паразитофауни риб південного Бугу. Наук. зап., 16, 20 : 213—226.
- К о г т е в а Е. П. 1957. Паразиты рыб Псковско-Чудского водоема. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 42 : 243—269.
- К о л е с н и к о в а М. Н. 1955. Материалы к паразитофауне промысловых рыб Кара-Рымских озер Кзыл-Ординской области КазССР. Тез. 8 совещ. по паразитол. пробл. М. : 79.
- К о м а р о в а Т. И. 1964а. Гельминты промысловых рыб дельты Днепра. Тр. Укр. респ. научн. общ. паразитол., 3 : 77—89.
- К о м а р о в а Т. И. 1964б. Сезонная динамика гельминтофауны некоторых видов рыб дельты Днепра. Тр. Укр. респ. научн. общ. паразитол., 3 : 90—105.

- К о в о в а л о в С. М. 1967. Особенности паразитофауны щуки и р. Пелжины. Паразитология, 1, 6 : 539—546.
- К о т о в а Е. И. 1936. Паразитические черви рыб и амфибии р. Клязмы в районе Большевской биологической станции. Зап. Большевск. биол. ст., 9 : 125—140.
- К о ш е в а А. Ф. 1954. Характеристика паразитофауны основных промысловых рыб р. Волги и районе г. Кузнецова в связи со строительством Кузнецовского гидроузла. Тр. проблемн. совещ. Зоол. инст. АН СССР, 4 : 66—69.
- К о ш е в а А. Ф. 1955. Паразиты рыб Средней Волги, их эпидемиологическое и эпизоотологическое значение. Автореф. дисс. Л. : 1—17.
- К о ш е в а А. Ф. 1959. Влияние зарегулирования стока р. Волги на паразитофауну рыб. Тр. совещ. Ихтиол. комиссии АН СССР, 9 : 120—122.
- К р а с и л ь н и к о в а Н. И. 1964. К вопросу изучения паразитофауны рыб Верхнего Дона. Изв. Воронежск. гос. пед. инст., 44 : 196—207.
- К р а с и л ь н и к о в а Н. И. 1966. Паразиты рыб Верхнего Дона. Автореф. дисс. Л. : 1—16.
- К р а ю х и н Б. В. 1963. Физиология пищеварения пресноводных костистых рыб. М. Л. : 1—139.
- К р о т а с Р. А. 1959. Паразиты рыб пресных водоемов Литовской ССР. Тр. совещ. Ихтиол. комиссии АН СССР, 9 : 163—167.
- К р о т а с Р. А. 1961. Гельминтозные заболевания рыб в водоемах Литовской ССР. В сб.: Вопр. паразитол. в прибалт. респ., Рига : 133—139.
- К р о т а с Р. А. 1963. Паразиты рыб внутренних водоемов Литовской ССР. Автореф. дисс. Вильнюс : 1—22.
- К у д р я в ц е в а Е. С. 1954. Паразитофауна нельмы *Stenodus leucichthys nelmus* и сига *Coregonus lavaretus nelmus* Кубенского озера. Уч. зап. Вологодск. пед. инст., 15 : 307—319.
- К у д р я в ц е в а Е. С. 1957а. Систематический обзор паразитов рыб реки Сухоны и Кубенского озера. Уч. зап. Вологодск. гос. пед. инст., 20 : 96—102.
- К у д р я в ц е в а Е. С. 1957б. Паразитофауна рыб реки Сухоны и Кубенского озера. Зоол. журн., 36, 9 : 1292—1303.
- К у д р я в ц е в а Е. С. 1960. Паразитофауна судака, акклиматизированного в Кубенском озере. Зоол. журн., 39, 11 : 1740—1743.
- К у д р я в ц е в а Е. С. 1962. Фаунистический обзор паразитов рыб р. Сухоны и Кубенского озера. Уч. зап. Вологодск. гос. пед. инст., 27 : 219—254.
- К у з н е ц о в а Е. Г. 1938. Паразитофауна окуня озера Зайсан и Черного Иртыша. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 3, 2 : 259—266.
- К у л а к о в с к а я О. П. 1955. Паразиты рыб бассейна Верхнего Днестра. Автореф. дисс. Киев : 1—14.
- К у л е р м а н Б. И. 1965. Об изменчивости видов рода *Triaenophorus* Rud. (Cestoda, Pseudophyllidae). Тр. Зоол. инст. АН СССР, 35 : 175—186.
- К у л е р м а н Б. И. 1966а. Экспериментальное исследование цикла развития *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1760) (Cestoda, Pseudophyllidae). ДАН СССР, 169, 5 : 1234—1235.
- К у л е р м а н Б. И. 1966б. Анализ ленточных червей рода *Triaenophorus* (Cestoda, Pseudophyllidae) в СССР. Симпозиум по паразитам и болезням рыб и водных беспозвоночных. Тез. докл. М.—Л. : 18—19.
- К у л е р м а н Б. И. 1967а. Особенности распространения ленточных червей рода *Triaenophorus* Rud. в СССР. Паразитология, 1, 1 : 47—54.
- К у л е р м а н Б. И. 1967б. Особенности морфологии и биологии ленточных червей рода *Triaenophorus* Rud. бассейна реки Амура. Зоол. журн., 46, 4 : 486—494.
- К у л е р м а н Б. И. 1967в. Ленточные черви рода *Triaenophorus* Rud. Автореф. дисс. Л. : 1—21.
- К у л е р м а н Б. И. 1968а. Новые виды рода *Triaenophorus* Rud. (Cestoda, Pseudophyllidae). Паразитология, 2, 6 : 495—501.

- Куперман Б. И. 1966. Новые данные о представлениях р. а *Triaenophorus*. Тез. докл. Всесоюзн. совещ. по болезням рыб. М. 1966. 64 с.
- Куперман Б. И. 1969а. Триенофороз и меры для его предупреждения. Рыбное хозяйство, 1 : 27—28.
- Куперман Б. И. 1969б. Эволюция и филогения представит. л. и рода *Triaenophorus* (Cestoda, Pseudophyllidae). Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, 24 : 139—145.
- Куперман Б. И. 1970. Об изменении цикла развития видов *Triaenophorus* в зависимости от экологических условий. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, 6 : 20—23.
- Куперман Б. И. и А. В. Монаков. 1972. Первые промежуточные хозяева ленточных червей рода *Triaenophorus* (Pseudophyllidae). Паразитология, 6, 3 : 274—282.
- Куперман Б. И. и Л. И. Смирнова. 1968. Влияние *Triaenophorus nodulosus* (Pallas) (Cestoda, Pseudophyllidae) на сеголетков окуня. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, 17 (20) : 241—246.
- Лавров Г. Д. 1955. Паразитарная зараженность окуня из Волги в Саратовской области. Уч. зап. Саратовск. гос. пед. инст., 19 : 159—171.
- Лавров С. 1908. Результаты исследования фауны червей р. Волги и пойменных озер у Саратова. Работы Волжск. биол. ст., 3, 3 : 1—86.
- Логачев Е. Д. 1955. О тонком строении покровной кутикулы трематоды и цестод. ДАН СССР, 103 : 5 : 941—943.
- Лопухина А. М. 1961. Влияние *Triaenophorus nodulosus* Pallas (Cestoda, Pseudophyllidae) на сеголетков радужной форели. ДАН СССР, 137, 1 : 244—247.
- Лопухина А. М. 1963. Влияние ленточного червя *Triaenophorus nodulosus* Pallas (Cestoda, Pseudophyllidae) на рост и упитанность ладожской корюшки. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 54 : 119—129.
- Лопухина А. М. 1966. Влияние заражения ленточным червем *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1760) (Cestoda, Pseudophyllidae) на организм рыб. Автореф. дисс. Л. : 1—17.
- Лутта А. С. 1940. О заражении Аральского шипа (*Acipenser nudiiventris*) жаберным сосальщиком *Nitzschia sturionis* Abildg. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 68 (4) : 40—60.
- Ляйман Э. М. 1933. Паразитические черви рыб оз. Байкал. Тр. Байкальск. лимнол. ст., 4 : 5—99.
- Малахова Р. П. 1964. Сезонные изменения паразитофауны некоторых пресноводных рыб озера Кончезеро. Автореф. дисс. Л. : 1—16.
- Малевицкая М. А. и А. М. Лопухина. 1955. Материалы к изучению паразитов рыб Нижнего Днепра. Тр. Научно-исслед. инст. пруд. и озерно-речн. рыбн. хоз., 10 : 40—49.
- Мариц Н. М. 1957. Паразитофауна рыб плавней реки Прут. Уч. зап. Тираспольск. пед. инст., 5 : 209—224.
- Мариц Н. М. 1964. Паразиты рыб водоемов Молдавской ССР. Автореф. дисс. Кишинев : 1—19.
- Маркевич А. П. 1934. Паразитарные заболевания рыб и борьба с ними. Л. : 1—100.
- Маркевич А. П. 1943. Эпизоотия триенофороза окуней в озере Кандры-Куль. Тр. Башкирск. научно-исслед. ветерин. ст., 4 : 111—117.
- Маркевич А. П. 1949. Гельминтофауна рыб р. Днестра в районе м. Канева. Наук. зап., 8, 6 : 73—84.
- Маркевич А. П. 1951. Паразитофауна пресноводных рыб Украинской ССР. Киев : 1—375.
- Маркевич А. П. 1960. Материалы к фауне паразитов рыб Кольского полуострова. Тр. 3-й науч. конф. паразитологов УССР : 402—404.
- Марков Г. С. 1939. Питание ленточных червей рыб в искусственных средах. ДАН СССР, 35, 1 : 93—96.

- Марков Г. С. 1941. Переживание паразитических червей в искусственных средах. Уч. зап. Ленингр. гос. унив., 74, сер. биол., 18 : 118—148.
- Марков Г. С. 1948. Против антидарвинистических теорий в паразитологии. Усп. совр. биол., 25, 2 : 268—288.
- Марков Г. С. 1953. Общие вопросы современной паразитологии в свете учения И. В. Мичурина и И. П. Павлова. Автореф. дисс. Л. : 1—36.
- Марков Г. С. 1958. Физиология паразитов рыб. В кн.: Основные проблемы паразитологии рыб. Л. : 122—143.
- Маркова Т. Г. 1958. Сезонные изменения паразитофауны щуки реки Оки. Зоол. журн., 37, 12 : 1801—1807.
- Матевосян Е. М., В. И. Петроченко и Н. Н. Гарижская. 1959. К гельминтофауне рыб Волги и Цимлянского водохранилища в связи с изучением распространения описторхоза и дифиллоботриоза в Сталинградской области. Тр. Всесоюз. инст. гельминтологии, 6 : 140—155.
- Михайлов В. 1955. О некоторых вопросах взаимоотношений между первыми промежуточными хозяевами и личинками цестод. Зоол. журн., 34, 5 : 986—991.
- Михайлов В. 1959а. Межвидовые отношения личинок двух видов цестод в промежуточном хозяине. Зоол. журн., 38, 6 : 842—845.
- Михайлов В. 1959б. О изменчивости паразитарных систем «Copepoda — личинки цестод». Helminthologia, 1, 4 : 191—193.
- Монаков А. В. 1959. Хищное питание *Acanthocyclops viridis*. Тр. инст. биол. водохранилищ АН СССР, 2 (5) : 117—127.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.—Л. : 1—258.
- Морозова М. Е. 1955. Биология ранних фаз развития лентеца широкого в условиях Карело-Финской ССР. Дисс. : 1—189 (Карело-Финский фил. АН СССР).
- Мосевич М. В. 1948. О паразитофауне рыб озер Обь-Иртышского бассейна. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 27 : 177—185.
- Музыковский А. 1965. Обнаружение плероцеркоидов *Triaenophorus crassus* у муксуна. Рыбоводство и рыболовство, 6 : 21.
- Нагибина Л. Ф. 1957. Паразиты рыб «Нового Выгозера». Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 42 : 132—145.
- Никольский Г. В. 1956. Рыбы бассейна Амура. М., 1—551.
- Никудина В. Н. 1957. К изучению паразитофауны рыб озер Бурлинской группы. Тр. Алтайск. сельскохоз. инст., 5.
- Никulina В. Н. 1959. Паразиты и болезни рыб Бурлинской группы озер. Докл. на научн. конф. «Природа и природные ресурсы Алтайского края». Бийск.
- Никulina В. Н. 1963. Паразиты озерной рыбы. В сб.: Сельскохозяйственное производство Сибири и Дальнего Востока, 2.
- Новикова А. Г. 1938. Паразитофауна щуки р. Черного Иртыша. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 3, 2 : 251—257.
- Новикова К. М. 1934. Распространение *Triaenophorus nodulosus* у форели. За рыбн. индустрию Севера, 6 : 23—24.
- Новикова К. М. 1936. Паразитофауна снетка и корюшки в естественных и культурных условиях. Уч. зап. Ленингр. гос. унив., сер. биол., 7, 3 : 156—162.
- Орлов Н. П. 1948. Специфичность и патогенность простейших в свете проблемы взаимоотношений паразита и хозяина. Изв. АН КазССР, 44, 6 : 3—18.
- Орлов Н. П. 1953. Проблема специфичности в паразитологии и ее значение для решения практических вопросов. Тр. Инст. зоол. АН КазССР, 1 : 11—24.
- Османов С. О. 1940. Материалы к паразитофауне рыб Черного моря. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. инст. им. Герцена, 30 : 187—265.

- О с м а н о в С. О. 1959. Паразитофауна и паразитарные болезни рыб Аральского моря. Тр. совещ. Ихтиол. комиссии АН СССР, 9 : 192—197.
- О с м а н о в С. О. 1960. К гельминтофауне рыб Муйнакского района дельты Амударьи. Вестн. Каракалпакск. фил. АН УзССР, 1 : 28—40.
- П а в л о в с к и й Е. Н. 1934. Организм как среда обитания. Природа, 1 : 80—91.
- П а в л о в с к и й Е. Н. 1946. Руководство по паразитологии человека, 1. М.—Л. : 268—339.
- П а в л о в с к и й Е. Н. и В. Г. Г н е з д и л о в. 1939. Экспериментальное исследование над плероцеркозными лентецами широкого в связи с вопросом о круге их потенциальных хозяев. Тр. Военно-мед. акад., 19 : 97—116.
- П а л і й М. А. 1949. Паразити риб Івано-Франківського (Янівського) ставкового господарства. Наук. зап. Львівськ. держ. унів., сер. биол., 16, 5 : 179—191.
- П а л і й М. А. 1954. Про паразитофауну риб Бережанського ставного господарства та боротьбу з нею. Наук. зап. Львівськ. держ. унів., сер. биол., 26, 7 : 65—79.
- П а л і й М. А. 1957. Паразитофауна промысловых видов рыб западного Бугу в районе м. Сокаль. Доповіді та повідом. Львівськ. унів., 7, 3 : 111—121.
- П а л і й М. А. 1958. Фауна паразитів промислових видів риб Залозецького ставу (Тернопільська область). Біол. збір., 8 : 63—73.
- П е т р у ш е в с к и й Г. К. 1932. О заболеваниях рыб в форелевых хозяйствах Ленинградской области. Рыбн. хоз. СССР, 11—12 : 66—67.
- П е т р у ш е в с к и й Г. К. 1937. Паразитарные заболевания в рыбноводных хозяйствах Ленинградской области. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. инст. им. Герцена, 4, 2 : 167—189.
- П е т р у ш е в с к и й Г. К. 1940. Материалы по паразитологии рыб Карелии. II. Паразиты рыб Онежского озера. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. инст. им. Герцена, 30 : 133—186.
- П е т р у ш е в с к и й Г. К. 1957. О заболевании рыб Белого озера. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 42 : 278—282.
- П е т р у ш е в с к и й Г. К. и О. Н. Б а у е р. 1948а. Паразитарные заболевания рыб Сибири и их рыбохозяйственное и медицинское значение. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 27 : 195—216.
- П е т р у ш е в с к и й Г. К. и О. Н. Б а у е р. 1948б. Борьба с заболеваниями форели в прудовых хозяйствах. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 27 : 244—246.
- П е т р у ш е в с к и й Г. К. и О. Н. Б а у е р. 1948в. Зоогеографическая характеристика паразитов рыб Сибири. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 27 : 217—231.
- П е т р у ш е в с к и й Г. К. и И. Е. Б ы х о в с к а я. 1935. Материалы по паразитологии рыб Карелии. 1. Паразиты рыб озер района Кончезера. Тр. Бородинск. биол. ст., 8, 1 : 15—77.
- П е т р у ш е в с к и й Г. К., М. В. М о с е в и ч и И. Г. Ш у п а к о в. 1948. Фауна паразитов рыб рек Оби и Иртыша. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 27 : 67—96.
- П е т р у ш е в с к и й Г. К., М. Н. П о з д н я к о в а (В и х р о в а) и С. С. Ш у л ь м а н. 1957. Паразиты рыб Браславских озер Белоруссии. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 42 : 337—338.
- П о з д н я к о в а (В и х р о в а) М. Н. 1957. Паразиты рыб озер Пестово и Велье (Новгородской области). Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 42 : 335—336.
- П о к р о в с к и й В. В. 1956. О ряпушке и ряпухе Ладожского озера. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 38 : 110—124.
- П о м р я с и н с к а я Н. А. 1959. Гельминты рыб Средней Волги. Уч. зап. Марийск. пед. инст., 25.

- Пронин Н. М.** 1966. Паразитофауна рыб водоемов Чарской котловины (Забайкальский Север). Уч. зап. кафедр естественно-геогр. фак., Вопр. геогр. и биол., Чита : 120—159.
- Рейнсон А. Д.** 1955. Паразитофауна рыб промысловых озер Латвийской ССР. Автореф. дисс. Рига : 1—19.
- Решетникова А. В.** 1965. Паразитофауна и заболевания рыб Цимлянского водохранилища. Тр. Волгоградск. отд. гос. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 1 : 201—214.
- Ройтман В. А.** 1960. Предварительные результаты ихтиогельминтологических исследований в бассейне реки Зей. Тр. 3-й научн. конф. паразитол. УССР : 407—408.
- Ройтман В. А.** 1963а. Гельминтофауна рыб реки Зей. Тез. докл. 4-го Всесоюзн. совещ. по болезням рыб. М.—Л. : 93—94.
- Ройтман В. А.** 1963б. Анализ фауны цестод рыб бассейна реки Зей. Матер. научн. конф. Всесоюзн. общ. гельминтол., 11 : 56—57.
- Ройтман В. А.** 1964а. Гельминтофауна рыб бассейна реки Зей и ее эколого-географическая характеристика. Автореф. дисс. М. : 1—17.
- Ройтман В. А.** 1964б. Эколого-географический анализ гельминтофауны налима бассейна р. Зей. Матер. научн. конф. Всесоюзн. общ. гельминтол., 11 : 85—88.
- Румянцев Е. А.** 1964. Паразитофауна ряпушки и плотвы озер системы Куйто. В сб.: Вопр. гидробиол. водоемов Карелии, Петрозаводск : 194—203.
- Рылов В. М.** 1948. Cyclopoidea пресных вод. Фауна СССР, Ракообразные, 3, 3. М.—Л. : 1—318.
- Салдау М. П.** 1956. О пищевом значении бентоса и планктона для рыб Ладожского озера. Изв. Всесоюзн. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 38 : 66—73.
- Сидоров Е. Г.** 1956. Паразиты рыб водоемов Иргиз-Тургайского бассейна. Сб. раб. по ихтиол. и гидробиол. АН КазССР, 1, Алма-Ата : 232—250.
- Сидоров Е. Г.** 1957. Паразитофауна рыб озера Кургальджин. Тр. Инст. зоол. АН КазССР, 7 : 131—140.
- Сидоров Е. Г.** 1958. Паразиты рыб реки Нуры и Нуринского водохранилища. Тр. Инст. зоол. АН КазССР, 9 : 32—41.
- Сидоров Е. Г.** 1959. Паразитофауна рыб водохранилищ Центрального Казахстана. Тр. совещ. Ихтиол. комиссии АН СССР, 9 : 134—137.
- Сидоров Е. Г.** 1960. Паразиты рыб водоемов Центрального Казахстана. Тр. Инст. зоол. АН КазССР, 14 : 88—108.
- Сидоров Е. Г.** 1962. Паразиты рыб водоемов Центрального Казахстана. Автореф. дисс. Алма-Ата : 1—19.
- Скориков А. С.** 1910. Зоологические исследования ладожской воды как питьевой. СПб. : 3—123.
- Скрипченко Э. Г.** 1963. Формирование паразитофауны и болезни рыб Новосибирского водохранилища. Тез. докл. 4-го Всесоюзн. совещ. по болезням рыб. М.—Л. : 95—96.
- Скрябин К. И.** 1923. Симбиоз и паразитизм в природе М. : 1—205.
- Смирнова К. В.** 1954. Паразитофауна рыб Дона и Цимлянского водохранилища. Изв. Всесоюзн. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 34 : 179—198.
- Смирнова К. В.** 1959. Динамика паразитофауны рыб Цимлянского водохранилища за 5 лет его существования. Тр. совещ. Ихтиол. комиссии АН СССР, 9 : 123—129.
- Сokolova М. Ф.** 1956. Зоопланктон Ладожского озера. Изв. Всесоюзн. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 38 : 53—65.
- Соусь С. М. и Т. В. Любина.** 1963. Паразиты и болезни рыб промысловых озер Омской области. Тез. докл. 4-го Всесоюзн. совещ. по болезням рыб. М.—Л. : 97—101.
- Снаеский А. А. и В. А. Ройтман.** 1958. Гельминтофауна рыб реки Печоры. Вопр. ихтиол., 11 : 192—204.

- С п а с с к и й А. А. и В. А. Р о й т м а н. 1960. Фауна трематод, цестод и скребней рыб верховьев Енисея. *Вопр. ихтиол.*, 15 : 183—192.
- С т е п а н о в И. Т. 1873. Гельминтологические заметки (о *Triaenophorus nodulosus*). *Тр. Общ. испыт. природы при Харьковск. унив.*, 7 : 63—74.
- С т о л я р о в В. П. 1952. К паразитофауне рыб Рыбинского водохранилища. *Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт.*, 71, 4 : 261—285.
- С т о л я р о в В. П. 1954. Динамика паразитофауны промысловых рыб Рыбинского водохранилища. *Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт.*, 72, 4 : 160—189.
- С т о л я р о в В. П. 1955. Паразитарные болезни рыб верхней Волги на участках Ярославской и Калининской областей. *Зап. Ленингр. сельскохоз. инст.*, 9 : 180—200.
- С т р е л к о в Ю. А. и С. С. Ш у л ь м а н. 1964. Итоги работ Амурской ихтиопаразитологической экспедиции 1957—1959 гг. *Вопр. ихтиол.*, 4, 1 (30) : 162—177.
- С ц и б о р с к а я Т. А. 1947. Паразитофауна некоторых рыб Печоры. *Матер. к позн. фауны и флоры СССР. Изд. Моск. общ. испыт. природы, нов. сер., отд. зоол.*, 6, 21 : 209—216.
- Т е л ь Х. И. 1955. Паразитофауна рыб озера Выртсъярв. Автореф. дисс. Таллин : 1—24.
- Т е л ь Х. И. 1958. Данные о паразитофауне рыб озера Выртсъяре. *Гидробиол. исслед. Инст. зоол. и бот. АН ЭстССР*, 1 : 221—241.
- Т и м о ф е е в В. А. 1964а. Электронномикроскопическое изучение известковых телец плероцеркоиды и половозрелой фазы *Schistocephalus pungitii*. *ДАН СССР*, 156, 5 : 1244—1247.
- Т и м о ф е е в В. А. 1964б. Строение кутикулы *Schistocephalus pungitii* на разных фазах его развития в связи с особенностями питания цестод. *Цитология*, 6, Прилож. 1, Электрон. и флуоресц. микроскопия клетки : 50—60.
- Т и м о ф е е в В. А. 1966. Строение и функция кутикулы и субкутикулярных клеток некоторых цестод. Автореф. дисс. Л. : 1—21.
- Т и м о ф е е в В. А. 1967. Электронномикроскопические данные об экскреции липидов *Triaenophorus nodulosus* (Pall.). *Цитология*, 9, 2 : 1413—1415.
- Т и м о ф е е в В. А. 1970. Электронномикроскопическое исследование распределения фталоцианинового красителя бирюзового прямого светопроочного в витально окрашенных плероцеркоидах *Schistocephalus pungitii*. *Цитология*, 12, 9 : 1183—1190.
- Т и м о ф е е в В. А. и Б. И. К у п е р м а н. 1967. Ультратонкое строение наружных покровов корацидии *Triaenophorus nodulosus*. *Паразитология*, 1, 2 : 124—130.
- Т и м о ф е е в В. А. и Б. И. К у п е р м а н. 1968. Ультратонкое строение наружных покровов *Triaenophorus nodulosus* (процеркоид, плероцеркоид, взрослые особи). *Паразитология*, 2, 1 : 42—49.
- Т и м о ф е е в В. А. и Б. И. К у п е р м а н. 1972. Возникновение и формирование микротрихий у цестод на примере *Triaenophorus nodulosus* по электронномикроскопическим данным. *ДАН СССР*, 207, 3 : 757—759.
- Т и т о в а С. Д. 1939. К паразитологии амурской щуки. *Тр. Биол. инст. Томск. гос. унив.*, 6 : 47—49.
- Т и т о в а С. Д. 1946. Паразиты рыб бассейна реки Томи. *Тр. Томск. гос. унив.*, 97 : 137—150.
- Т и т о в а С. Д. 1948. Триенофороз рыб Телецкого озера. *Уч. зап. Томск. гос. унив.*, 11.
- Т и т о в а С. Д. 1953. Паразиты рыб реки Чулыма. *Заметки по фауне и флоре Сибири*, 17. Томск : 35—40.
- Т и т о в а С. Д. 1954. Паразиты рыб Телецкого озера. *Тр. проблем. и тематич. совещ. Зоол. инст. АН СССР*, 4 : 79—84.
- Т и т о в а С. Д. 1962. Паразиты рыб водоемов Западной Сибири. *Проблемы зоол. иссл. в Сибири. Горно-Алтайск* : 246—248.
- Т и т о в а С. Д. 1965. Паразиты рыб Западной Сибири. Томск : 1 173

- Титова С. Д. и Э. Г. Скрипченко.** 1963. Паразитофауна рыб Новосибирского водохранилища на пятом году его существования. В кн.: Развитие озерного рыбного хозяйства Сибири. Новосибирск: 141—150.
- Трофименко В. Я.** 1962. Материалы по гельминтофауне пресноводных и проходных рыб. Камчатки. Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР, 12 : 232—262.
- Убао-хуа.** 1961. Об изменении паразитофауны рыб Невской губы за четверть века. Вестн. Ленингр. гос. унив., серия биол., 21, 4 : 62—72.
- Уголев А. М.** 1963. Пристеночное (контактное) пищеварение. М.—Л.: 1—170.
- Фрезе В. И.** 1965. Протеоцефалы — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М.: 1—538.
- Хлопина Н. П.** 1920. К вопросу о паразитарных заболеваниях снетков. Изв. отд. рыбов. и научно-промысл. исслед., 1, 2 : 92—98.
- Чаплина А. М.** 1955. Паразитофауна рыб Днепровского водохранилища после его восстановления. Вестн. Научно-исслед. гидробиол. инст. Днепропетровск. унив., 11 : 147—154.
- Чаплина А. М. и Л. М. Андюшкина.** 1960. Паразитофауна рыб системы среднего течения Днепра на участке Кременчуг—Днепродзержинск. Вестн. Днепропетровск. научно-исслед. инст. гидробиол., 12 : 241—252.
- Чечина А. С.** 1960. Паразитофауна рыб некоторых озер Белорусской ССР. Тр. Белорусск. научно-исслед. инст. рыбн. хоз., 3 : 197—202.
- Шевченко Н. Н.** 1954. О паразитах рыб реки Северного Донца. Сообщ. 1. Тр. Научно-исслед. инст. биол. Харьковск. унив., 19 : 73—86.
- Шевченко Н. Н.** 1956. Паразиты рыб Северного Донца в среднем течении. Тр. Научно-исслед. инст. биол. Харьковск. унив., 23 : 269—301.
- Шляпникова Р. Л.** 1957. Материалы к паразитофауне рыб озера Выртсъярв. Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 42 : 270—277.
- Шульман С. С.** 1954. О специфичности паразитов рыб. Зоол. журн., 33, 1 : 14—25.
- Шульман С. С.** 1957. Паразиты рыб Жижицких озер (Великолукской обл.). Изв. Всесоюз. научно-исслед. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., 42 : 336—337.
- Шульман С. С.** 1958. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза. В кн.: Основные проблемы паразитологии рыб. М.—Л.: 184—231.
- Шульман С. С.** 1961. Паразитофауна рыб Сямозерской группы озер. Тр. Сямозерск. комплекс. эксп. Карельск. фил. АН СССР, 2 : 173—244.
- Шульман С. С.** 1966. Микроспоридии фауны СССР. М.—Л.: 1—506.
- Шульман С. С., Ю. Н. Берениус и Э. А. Захарова.** 1959. Паразитофауна локальных стад некоторых рыб Сямозера. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 14, Вопр. паразитол. Карелии : 47—72.
- Шульман С. С. и В. Ф. Рыбак.** 1961. Изменения паразитофауны рыб Пертозера и Кончезера за длительный промежуток времени. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 30, Вопр. паразитол. Карелии : 24—54.
- Шульман С. С. и В. Ф. Рыбак.** 1964. Итоги эколого-паразитологического исследования рыб пресноводных водоемов Карелии. В сб.: К природн. очаговости паразитарн. и трансмиссивн. заболеваний в Карелии, Л.: 3—20.
- Шульд Р. С. и Э. А. Давтян.** 1965. Проблема хозяино-паразитной специфичности. Тр. Инст. ветеринарии Казахск. фил. ВАСХНИЛ, 7 : 135—153.
- Шумило Р. П.** 1953. Паразитофауна рыб низовьев реки Днестр. Автореф. дисс. Одесса : 1—17.
- Шумило Р. П.** 1958. До питання про зоогеографію іхтіопаразитів низов'язя річки Дністер. Тр. Одесск. гос. унив., 148 : 279—281.

- Шумило Р. П. 1959. К вопросу о паразитофауне рыб низовьев реки Днестр. Изв. Молдавск. фил. АН СССР, 8, 53 : 31—41.
- Шумило Р. П. и О. П. Кулаковская. 1963. Ихтиопаразитофауна реки Днестра. В сб.: Паразиты животных Молдавии и вопросы краевой паразитологии, Кишинев : 45—56.
- Юнчис О. 1963. Паразиты рыб Ковдозера (Кандалакшский залив). Сб. студенч. научно-исслед. работ Ленингр. вет. инст. Л.
- Ammann F. 1955. Der Befall des Bodenseefische mit *Triaenophorus* unter besonderer Berücksichtigung des biologischen Cyclus, München : 1—87.
- Baer J. G. 1925. Une nouvelle phase dans le cycle evolutif de *Diphyllobothrium latum* (L.). Rev. suisse zool., 31, 16 : 555—561.
- Baer J. G. 1962. Cestoda. Zool. Iceland, 2, 12 : 1—63.
- Baer J. G. 1964. Ecologie et specificite des plathelminthes parasites. Biblioth. microbiol., 4 : 43—51.
- Batsch A. J. 1786. Naturgeschichte der Band — wurmgattung. Halle : 1—300.
- Beneden P. J. van. 1850. Recherches sur la faune littorale de Belgique. Les vers cestoides. Mém. Acad. Belg., 25 : 164—168.
- Beneden P. J., van 1858. Mémoire sur les vers intestinaux. Suppl. compt. rend. Acad. sci., Paris, 2 : 138—142.
- Bergmann A. M. 1924. Larven von *Triaenophorus robustus* (Olsson) und einer *Dibothriocephalus* — Art als Ursache eines Massensterbens unter jungen Lachsfischen. Deutsch. Tierärz. Wochenschr., 32, 21 : 292—298.
- Bloch M. E. 1779. Beitrag zur Naturgeschichte der Würmer, welche in anderen Tieren leben. Beschäftig. Berl. Gesell. naturforsch. Freunde, 4 : 534—561.
- Bloch M. E. 1782. Abhandlung von der Erzeugung der Eingeweidewürmer und den Mitteln wider dieselben. Berlin : 1—54.
- Blochmann F. 1896. Über die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges., 6 : 1—59.
- Bohl M. 1966. Die Abhängigkeit der Parasitenfauna von äusseren Faktoren — aufgezeigt an mit *Triaenophorus crassus* (Cestoidea — *Pseudophyllidea*) befallenden Renken. Ztschr. Parasitenk., 28 : 75—77.
- Braun M. 1891. Verzeichnis von Eingeweidwürmern aus Mecklenburg. Arch. Freunde Naturgesch. Mecklenburg : 97—117.
- Braun M. 1900. Vermes. Abt. I. Cestodes. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 4 : 927—1731.
- Bremsen C. 1819. Ueber lebende würmer in lebenden Menschen. Med.-chir. Zeit., Wien, 11—12 : 161—192.
- Bremsen C. 1824. Icones helminthum, sistema Rudolphi entozoologicum illustrantes. Wien : 1—12.
- Charles G. H., T. Braten. 1965. The fine structure of the tegument of *Schistocephalus solidus* (Abstract). Parasitol., 55, 4 : 20.
- Chubb J. C. 1963. Seasonal occurrence and maturation of *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) (Cestoda : *Pseudophyllidea*) in the pike *Esox lucius* L. of Llyn Tegid. Parasitol., 53, 3, 4 : 419—433.
- Chubb J. C. 1964. Observations on the occurrence of the plerocercoids of *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) (Cestoda : *Pseudophyllidea*) in the perch *Perca fluviatilis* L. of Llyn Tegid (Bala Lake), Merionethshire. Parasitol., 54, 3 : 481—491.
- Clarke A. S. 1953. Maturation of the plerocercoid of the pseudophyllidean cestode *Schistocephalus solidus* in alien hosts. Exper. Parasitol., 2, 3 : 223—229.
- Cobbold T. S. 1864. Entozoa: an introduction to the study of Helminthology, with reference, more particularly, to the internal parasites of man. London : 1—480.
- Cooper A. R. 1918. North American pseudophyllidean cestodes from fishes Illinois Biol. Monogr., 4, 4 : 7—243.

- Creplin** F. C. H. 1825. Observationes de Entozois. Gryphiswaldiae. : 1—86.
- Creplin** F. C. H. 1829. Novae observationes de Entozois. IV. Observationes de Cestoides. Berolini : 79—134.
- Creplin** F. C. H. 1839. Eingeweidewürmer, Binnenwürmer, Thierwürmer. Allg. Encycl. Wissensch. u. Künste (Ersch. u. Gruber), Sect. 1, 32 : 277—302.
- Cuvier** G. 1817. Le regne animal distribue d'après son organisation. Paris, 4.
- Diesing** C. M. 1850. Systema Helminthum, 1. Vindobonae : 1—692.
- Dujardin** M. F. 1845. Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux. Paris : 543—637.
- Eckbaum** E. 1937. On the maturation and the hatching of the eggs of the Cestode *Triaenophorus crassus* from Canadian Fish. J. Parasitol., 23, 3 : 293—295.
- Ergens** R. 1961. Helmintofauna ryb dvou jihoceskych rybnicnich soustav. I. *Cestoidea* — *Tasemnice*. Ceskosl. parasitol., 8 : 137—150.
- Ergens** R. 1966. Results of parasitological investigations on the health of *Esox lucius* L. in the Lipno Reservoir. Folia parasitol. Praha, 13, 3 : 222—236.
- Fatio** V. 1882. Faune des Vertebres de la Suisse. Poissons. Genève et Bale, 4—5.
- Forel** F. A. 1868. Procès — verbaux. Bull. Soc. vaudoise sci. nat., 9, 59 : 696.
- Fuhrmann** O. 1910. *Triaenophorus robustus* Olsson dans les laes de Neuchâtel et de Bienue. Bull. Soc. Neuchatel, Sci. nat., 36 : 86—89.
- Fuhrmann** O. 1926. Cestodes. In: Catalogue des intertebres de la Suisse, 17 : 40—48.
- Fuhrmann** O. 1930—1931. Cestoda. Zweite Unterklasse der Cestoidea. Kükenthal's Krumbach's Handb. zool., 2, 3—4 : 181—416.
- Glaupert** A. M. a. R. N. **Clauert**. 1958. Araldite as embedding medium for electron microscope. J. Biophys. Biochem. Cytol., 4 : 191—194.
- Gmelin** J. F. 1790. Caroli a Linne Systema Naturae. Vermes, Leipzig, 6 : 3021—3910.
- Goeze** J. A. E. 1782. Versuch einer Naturgeschichte der Eingeweidewürmer tierischer Körper. Blankenburg : 1—472.
- Grabiec** S., **A. Guttowa** a. **W. Michajlow**. 1962. New data on the ciliated envelope of the coracidium of *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) (*Cestoda*, *Pseudophyllidea*). Bull. Acad. Polon. sci., 10, 10 : 439—441.
- Grabiec** S., **A. Guttowa**, **W. Michajlow**. 1963. Effect of light stimulus on hatching of coracidia of *Diphyllbothrium latum* (L.). Acta parasitol. Polon., 11, 14—18 : 229—238.
- Grabiec** S., **Guttowa** A., **W. Michajlow**. 1964. Investigation on the respiratory metabolism of eggs and coracidia of *Diphyllbothrium latum* (L.) (*Cestoda*). Bull. Acad. Polon. Sci., 12, 1 : 29—34.
- Grabiec** S., **A. Guttowa**, **K. Jakutowicz**, **W. Michajlow**. 1965. Studies on high-energy compounds in coracidia of *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) in various periods of their life. Acta parasitol. Polon., 13, 3 : 19—24.
- Grasse** P. P. 1961. Traité de Zoologie. Anatomie, systematique, biologie. 4. Plathelminthes, Mesozoa, Acanthocephales, Nemertiens. Paris : 1—944.
- Griener** H. 1937. In der Schweiz selten vorkommende Helminthen als pathogene Wirbeltierparasiten. 1. *Triaenophorus nodulosus*. Ztschr. Parasitenk., 9, 2 : 145—150.
- Guttowa** A. 1956. O inwazyjnosci onkosfer *Triaenophorus lucii* (Müll.) i jej zmiennosci. Acta parasitol. Polon., 3, 19 : 447—465.
- Guttowa** A. 1958. Further research on the effect of temperature on the development of the cestode *Triaenophorus lucii* (Müll.) embryos in eggs, and on the invadability of their oncospheres. Acta parasitol. Polon., 6, 17 : 367—379.

- G u t t o w a A. 1961. Experimental investigations on the systems «procercoïds of *Diphyllbothrium latum* (L.) — Copepoda». Acta parasitol. Polon., 9, 25 : 371—408.
- G u t t o w a A. 1963. Natural focus of infection of plankton crustaceans with procercoïds of *Diphyllbothrium latum* L. in Finland. Acta parasitol. Polon., 11, 10 : 145—152.
- G u t t o w a A., W. M i c h a j l o w. 1964a. Experimental infection Copepoda from Tbilisi (USSR) with the larvae of *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) from Mazurian lakes (Poland). Acta parasitol. Polon., 12, 19 : 195—199.
- G u t t o w a A., W. M i c h a j l o w. 1964b. Experimental infection of Copepoda from water bodies in Hanoi (Vietnam) with the larvae of *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda) from the Mazurian lakes (Poland). Acta parasitol. Polon., 12, 32 : 357—362.
- H a l v o r s e n O. 1968. Studies of the helminth fauna of Norway. X. *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1760) (Cestoda) in Bogstad Lake. 1. Copepods as first intermediate hosts. Nytt. Mag. Zool., 15 : 124—129.
- H a r n i s c h O. 1933. Untersuchungen zur Kennzeichnung des Sauerstoffverbrauchs von *Triaenophorus nodulosus* und *Ascaris lumbricoides*. Ztschr. vergleich. Physiol., 19, 2 : 310—348.
- H e l l e n i u s C. N. 1785. Anmärkningar öfver Laklefoer-Musken. In.: Vetensk. Acad. Nya Hand.
- H j o r t l a n d A. Z. 1928. On the structure and life history of an adult *Triaenophorus robustus*. J. Parasitol., 15, 1 : 38—44.
- H o p k i n s C. A. 1950. Studies on cestodes metabolism. 1. Glycogen metabolism in *Schistocephalus solidus* in vivo. J. Parasitol., 36, 4 : 384—390.
- H o p k i n s C. A. 1959. Seasonal variations in the incidence and development of the cestode *Proteocephalus filicollis* (Rud., 1810) in *Gasterosteus aculeatus* (L., 1766). Parasitol., 49, 3—4 : 529—542.
- H u i t f e l d t - K a a s H. 1917. Mjösens fisker ug fiskerier worske. Vidensk. Selsk. Skrift, 2 : 1—241.
- J ä ä s k e l ä i n e n V. 1921. Ueber die Nahrung und die Parasiten der Fische in Ladoga Sec. Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A., 14, 3 : 1—55.
- J a n i c k i C. 1918. Neue Studien über posfembryonale Entwicklung und Wirtswechsel bei Bothriocephalen. 1. *Triaenophorus nodulosus* (Pallas). Corr. Blade Schweizer Ärzte, 48, 40 : 1343—1349.
- J a r e c k a L. 1959. On the lyfe-cicle of *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1972). Acta parasitol. Polon., 7, 27 : 527—532.
- J o y e u x Ch. E. et J. G. B a e r. 1936. Cestodes. Faune de France. Féd. Franc. Soc. sci. nat., 30 : 1—613.
- J o y e u x Ch. E. et J. G. B a e r. 1938. L'évolution des plerocercoides de la *Ligule intestinale*. Compt. rend. Soc. biol., Paris, 129, 26 : 314—316.
- J o y e u x Ch. E. et J. G. B a e r. 1942. Recherches sur l'évolution de la *Ligule intestinale*. Bull. Mus. hist. nat. Marseille, 2, 1 : 1—32.
- J o y e u x Ch. E. et J. G. B a e r. 1961. Classe des Cestodes. In: Traité de Zool., 4. Paris : 347—360.
- K a r n o w s k y M. J. 1961. Simple methods for «staining with lead» at high pH in electron microscope. J. Biophys. Biochem. Cytol., 11 : 729—732.
- K e n n e d y W. A. 1948. Sufficient samples for quality control in whitefish. Bull. Fish Res. Canada, 76 : 3—11.
- K e n t F. H. N. 1957. Aspect biochemique de la specificite chez les Cestodes. 1. Symposium specificite parasit. vertebres. Neuchâtel : 293—308.
- K i s i e l e w s k a K. 1959. O stosunkach wewnatzpopulacyjnych u larw *Drepanidotaenia lanceolata* (Bloch) w niectomych zywiolach posrednich. Acta parasitol. Polon., 5, 4 : 63—90.
- K o z i c k a J. 1963. Attempt of fishery-parasitologie estimation of the lakes of Węgorzewo establishment. Acta parasitol. Polon., 11, 5 : 113—131.
- K ü c h e n m e i s t e r F. 1853. Über Cestoden im allgemeinen und des Menschen insbesondere : 1—184.

- Lawler G. H., W. B. Scott. 1954. Notes on the geographical distribution and the hosts of the cestode genus *Triaenophorus* in North America. J. Fish. Res. Canada, 11, 6 : 884—893.
- Lawler G. H., N. H. F. Watson. 1963. Measurements of Immature Stages of *Triaenophorus*. J. Fish. Res. Canada, 20, 4 : 1089—1093.
- Leuckart F. S. 1819. Zoologische Bruchstücke. Helmstädt : 1—70.
- Leuckart R. 1886. Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Cestodes, 1, 1. Abt. Leipzig : 342—856.
- Linstow O. 1878. Compendium der Helminthologie. Hannover : 1—382.
- Lönnberg E. 1889. Bidrag till kännedom om i Sverige forekommande. Bih. till. k. svenska vet. Akad. Handlingar, 14, 4 : 69.
- Lucky Z. 1958. Príspevek k poznani tasemnie ryb juzni Moravy. Sborn. Vysone. Skoly zemedel, Lesni. Fak. Brna, 6, 3 : 203—212.
- Lühe M. 1910. Parasitische Plattwürmer. 2. Cestodes. Süßwasserfauna Deutschlands (Brauer), 18 : 1—153.
- Lumsden R. D. 1965. Macromolecular structure of glycogen in some cyclophyllidean and trypanorhynch cestodes. J. parasitol., 51, 4 : 501—515.
- Lumsden R. D. 1966. Cytological studies of the cestodes. 1. The fine structure of the strobilar integument. Ztschr. Parasitenk., 27 : 355—382.
- Lunel G. 1874. Histoire naturelle des poissons du bassin du Léman. Genf—Basel : 1—250.
- Luther A. 1909. Über *Triaenophorus robustus* Olsson und *Henneguya zschokkei* Gurley als Parasiten von *Coregonus albula* aus dem Sapsjarvi See. Helsingfors. Medd. Soc. Fauna Flora Fenn., 35 : 58—59.
- Margolis L. 1963. Parasites as indicators of the geographical Origin of Sockeye Salmon, *Oncorhynchus nerca* (Wallbaum), occurring in the North Pacific Ocean and adjacent seas. Bull. INPFC, Vancouver, 11 : 101—156.
- Margolis L. 1965. Parasites as an auxiliary source of information about the biology of Pacific Salmon (genus *Oncorhynchus*). J. Fish. Res. Canada, 22, 6 : 1387—1395.
- Markowski S. 1933. Die Eingeweidewürmer der Fische des polnischen Balticums. Acta Hydrobiol. Rybactwa, 7.
- Martini F. H. W. 1791. Geschichte der Natur in Alphabet-Ordnung. Berlin.
- Mehlis E. 1831. Anzeige von Creplins Novae observationes de entozois. Oken's Isis : 166—199.
- Michajlow W. 1932a. *Triaenophorus crassus* Forel (*T. robustus* Olsson) et son développement. Ann. parasitol. Hum. Comp., 10, 3 : 257—270.
- Michajlow W. 1932b. Les adaptations graduelles des copepodes comme premiers hotes intermediaires de *Triaenophorus nodulosus* Pall. Ann. Parasitol. Hum. Comp., 10, 4 : 334—344.
- Michajlow W. 1933. Les stades larvaires de *Triaenophorus nodulosus* (Pall.). 1. Le coracidium. Ann. Parasitol. Hum. Comp., 11, 5 : 339—358.
- Michajlow W. 1934. Les stades larvaires de *Triaenophorus nodulosus* (Pall.). Le procercoide. Mem. Acad. Polon. sci. et Lett., Sér. B, 6 : 53—66.
- Michajlow W. 1939. Über die Entwicklung der Eier von *Triaenophorus lucii* (Müll.) in Süß- und Meerwasser. Zool. Polon., 3, 3 : 251—259.
- Michajlow W. 1951. Stadiálnosc rozwoju niektórych tasiemcow (Cestoda) (Uderzajaca analogia biologiczna). Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska, Sect. C, 6, 3 : 77—147.
- Michajlow W. 1953. O stosunkach wewnatrzątkowych populacjach procerkoidów *Triaenophorus lucii* (Müll.). Acta parasitol. Polon., 1, 1 : 1—28.
- Michajlow W. 1959. Resistance of hosts and endoparasites, parasitological groups of hosts and types of systems «host—parasite». Acta parasitol. Polon., 7, 23 : 468—487.
- Michajlow W. 1960. Parazytictwo a ewolucja. Warszawa : 1—450.
- Michajlow W. 1962. Species of the genus *Triaenophorus* (Cestoda) and their hosts in various geographical regions. Acta parasitol. Polon., 10, 1 : 1—36.

- Michajlow W. 1963. Results of experimental infecting of Copepoda from Hausersee (Switzerland) with the larvae of *Diphyllbothrium latum* (L.) (Cestoda). Bull. Acad. Polon. sci., 11, 7 : 347—351.
- Michajlow W. 1965a. Les Copepodes en tant que premiers hotes intermediaires du genre *Triaenophorus* (Cestoda, Pseudophyllidae). Bull. Mus. nation. hist. nat., sér. 2, 37, 3 : 533—538.
- Michajlow W. 1965b. Die Bedeutung der Biologie und Ökologie für die Bekämpfung einiger Cestoden. Angew. Parasitol., 6, 3 : 178—180.
- Miller R. 1943a. The eggs, coracidia and life in the first intermediate host of *Triaenophorus crassus* and *T. nodulosus*. Canad. J. Res., 21 : 67—72.
- Miller R. 1943b. Introduction and the life of *Triaenophorus crassus* Forel and *T. nodulosus* (Pallas) in the definitive host, *Esox lucius*. Canad. J. Res., Sect. D, 21 : 160—170.
- Miller R. 1945a. Effect of *Triaenophorus* on growth of two fishes. J. Fish. Res. Canada, 6, 4 : 334—337.
- Miller R. 1945b. Studies on Cestodes of the genus *Triaenophorus* from fish of Lesser Slave Lake, Alberta. 4. The life of *Triaenophorus crassus* in the second intermediate host. Canad. J. Res., 23, 4 : 105—115.
- Miller R. 1945c. Description and life history of *Triaenophorus stizostedionis* n. sp. Canad. J. Res., 23, 5 : 117—127.
- Miller R. 1948. Reduction of *Triaenophorus* infestation in whitfish by depletion of the cisco population. Canad. J. Res., D, 24 : 67—72.
- Miller R. 1952. A review of the *Triaenophorus* problem in Canadian lakes. Bull. Fish. Res. Canada, 95 : 1—42.
- Müller O. F. 1776. Zoologie Danicae prodromus. Havniae : 1—282.
- Müller O. F. 1787. Verzeichniss der bisher entdeckten Eingeweide wärmer. Naturforscher, Halle, 22 : 33—86.
- Newton M. V. B. 1932. The biology of *Triaenophorus tricuspidatus* (Bloch, 1779), in western Canada. Contr. Canad. Biol. Fish., 7, 28 : 343—360.
- Nufer W. 1905. Die Fische des Vierwaldstättersees und ihre Parasiten. Mitt. naturforsch. Ges., 5 : 1—252.
- Nybelin O. 1922. Anatomisch-systematische Studien über *Pseudophylliden*. Göteborgs Vetensk.-O. Vitterhets. Samh. Handl., 26, 1 : 1—228.
- Olsson P. 1893. Bidrag till Skandinaviens helminthfauna. K. Svenska Vetensk. Akad. Handl., 25, 12 : 1—41.
- Pallas P. S. 1760. Dissertatio medica inauguralis de infestis viventibus intra viventia. Lugdini Batavorum. : 1—62.
- Pallas P. S. 1766. Elenchus Zoophytorum. Haag : 1—451.
- Pallas P. S. 1781. Bemerkungen über die Bandwürmer in Menschen und Tieren. Nord. Beytr. phys. geogr. Erd- u. Völkerbeschr., 1 : 39—112.
- Parona C. 1887. Elmintologia sarda. Contribuzione allo studio dei vermi parassiti in animal di Sardegna. Ann. Mus. Civ. Storia Nat. Genova, 24 : 275—384.
- Piesbergen F. 1886. Die Ekto- und Endoparasiten, von welchen die in der Umgebung von Tübingen lebenden Fischen bewohnt werden. Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, 42.
- Pintner T. 1881. Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers mit besonderer Berücksichtigung der *Tetrabothrien* und *Tetrarhynchen*. Arb. zool. Inst. Wien, 3, 2 : 163—242.
- Pojmanska T. 1956. Wplyw zageszenia hodowli na rozwoj jaj *Triaenophorus lucii* (Müll.) (Cestoda). Wiadomosci parazytol., 5 : 225—226.
- Prenant A. 1885. Recherches sur les vers parasites des poissons. Bull Soc. sci. Nancy, sér. 2, 7 : 206—230.
- Ratz S. 1887. Beiträge zur Parasitenfauna der Balatonfische. Zbl. Bakteriöl., Parasitenk., Infektionskr. Hyg., 1, 22 : 443—453.
- Read C. P. 1955. Intestinal physiology and the host-parasite relation hip. In: Some physiological aspects and consequences of parasitism. New Brunswick : 27—43.

- Read C. P. 1959. The role carbohydrates in biology of Cestodes. 8. Some conclusions and hypothesis. *Exper. Parasitol.*, 8, 4 : 365—383.
- Read C. P. a. J. E. Simmons. 1963. Biochemistry and physiology of tapeworms. *Physiol. rev.*, 43 : 264—305.
- Rosario B. 1962. The ultrastructure of the cuticula in the cestodes *Hymenolepis nana* and *H. diminuta*. *Proc. V Intern. Congr. Electron Microscop. Philadelphia* : 18.
- Rosen F. 1918. Recherches sur le developement des cestodes. 1. Le cycle evolutif des Bothriocephales. *Bull. Soc. Neuchatel, Sci. nat.*, 43 : 241—300.
- Rothman A. H. 1959. The physiology of tapeworms, correlated to structure seen with electron microscope. *J. Parasitol.*, 46, 4, Sect. 2, Suppl. : 28.
- Rothman A. H. 1960. Ultramicroscopic evidences of absorptive function in cestodes. *J. Parasitol.*, 46, 5, Sect. 2, Suppl. : 10.
- Rothman A. H. 1963. Electron microscope studies of tapeworms. The surface structures of *Hymenolepis diminuta*. *Trans. Amer. Microscopy. Soc.*, 82, 1 : 22—30.
- Rothman A. H. 1968. Enzyme localisation and colloid transport in *Hematoxochus medioplexus*. *J. Parasitol.*, 54, 2 : 286—294.
- Rudolphi C. A. 1793. Observationes circa vermes intestinales.
- Rudolphi C. A. 1810. Entozoorum sive vermium intestinalium historia naturalis. *Amsterdami*, 2, 2 : 1—386.
- Rudolphi C. A. 1819. Entozoorum synopsis, cui accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi. *Berolini* : 1—811.
- Sabussow H. 1898. Zur Histologie des Geschlechtsorgane von *Triaenophorus nodulosus* Rud. *Biol. Zbl.*, 18 : 183—188.
- Schauinsland H. 1885. Die embryonale Entwicklung der *Bothriocephalen*. *Jen. Ztschr. Naturw.*, 19 : 520—573.
- Scheuring L. 1919. Eine massenhafte Infektion von *Triaenophorus nodulosus* bei Forellenbrut. *Allg. Fisch. Zeit.*, 44 : 202.
- Scheuring L. 1921. Ein neuer Fund von *Triaenophorus robustus* Olsson. *Zool. Anz.*, 52, 10—11 : 267—270.
- Scheuring L. 1923. Studien an Fischparasiten. 1. *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) Rud. und die durch ihn im Fischkörper hervorgerufenen pathologischen Veränderungen. *Ztschr. Fischerei*, 22 : 93—204.
- Scheuring L. 1930. Beobachtungen zur Biologie des Genus *Triaenophorus* und Betrachtungen über das jahreszeitliche Auftreten von Bandwürmern. *Ztschr. Parasitenk.*, 2 : 157—177.
- Schiffederker P. 1874. Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues der Taenien. *Jen. Ztschr. Naturw.*, 8 : 459—487.
- Schneider G. E. 1903. Beiträge zur Kenntniss der Helminthofauna des finischen Meerbusen. *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.*, 26 : 1—34.
- Schrank F. P. von. 1788. Verzeichniss der bisher hinlänglich bekannten Eingeweidwürmer, nebst einer Abhandlung über ihre Anverwandtschaften. *München* : 1—122.
- Siddiqui E. H. 1963. The cuticle of cyclicerci of *Taenia saginata*, *T. hydatigena* and *T. pisiformis*. *Quart. J. Microscop. Sci.*, 104, 1 : 141—145.
- Siebold C. T. 1837. Zur Entwicklungsgeschichte der Helminthen. *Burdachs Arch. Leipzig*, 2, 2 : 201—206.
- Siebold C. T. 1854. Über Band- und Blasenwürmer nebst einer Einleitung über die Entstehung der Eingeweidwürmer. *Leipzig* : 1—115.
- Smith J. D. 1946. Studies on tapeworm physiology. 1. The cultivation of *Schistocephalus solidus* in vitro. *J. Exper. Biol. London*, 21, 1 : 47—70.
- Smith J. D. 1947. Studies on tapeworm physiology. 2. Cultivation and development of *Ligula intestinalis* in vitro. *Parasitol.*, 38, 3 : 173—181.
- Smith J. D. 1952. Studies on tapeworm physiology. 4. Effect of temperature on the maturation in vitro of *Schistocephalus solidus*. *J. Exper. Biol. London*, 29, 2 : 304—309.
- Smith J. D. 1954. Studies on tapeworm physiology. 7. Fertilization of *Schistocephalus solidus* in vitro. *Exper. Parasitol.*, 3, 1 : 64—71.

- Smyth J. D. 1956. Studies on tapeworm physiology 9 A histochemical study of egg shell formation in *Schistocephalus solidus* (Pseudophyllidea) Exper. Parasitol., 5, 6: 519-540.
- Sommer F. u. L. Landois 1872. Über den Bau der geschlechtlichen Glieder von *Bothriocephalus latus* Brem. er. J. chr. Wi. en ch. Zool. 22 1: 40-99.
- Steudener F. 1877. Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. Abh. Naturf. Gesellsch. Halle, 13, 4: 277-316.
- Threadgold L. T. 1962. An electron microscope study of the tegument and associated structures of *Dipylidium caninum*. Quart. J. Microscop. Sci., 103, 2: 135-140.
- Threadgold L. T. 1964. The tegument and associated structure of *Fasciola hepatica*. Quart. J. Microscop. sci., 104, 4: 505-512.
- Threadgold L. T. 1965. An electron microscope study of the tegument and associated structure of *Proteocephalus pollanicollis*. Parasitol., 55, 3: 467-472.
- Uzmann J. R., M. N. Hesselholt. 1957. New host and locality record for *Trtaenophorus crassus* Forst (Cestoda: Pseudophyllidea). J. Parasitol., 43, 2: 205.
- Vik R. 1959. Studies of the Helminth fauna of Norway. 3 Occurrence and distribution of *Trtaenophorus robustus* Ol. on, 1892 and *T. nodulosus* (Pallas, 1760) (Cestoda) in Norway. Nytt. Mag. Zool., 8: 64-73.
- Vogel H. 1929. Studien zur Entwicklung von *Diphyllbothrium*. 1. Teil. Die Wimperlarve von *Diphyllbothrium latum*. Ztschr. Parasitenk., 2 2: 213-222.
- Vogt K. 1938. Experimentelle Untersuchungen über die Gründe von Masseninfektion mit Plerocercoiden des Fischbandwurms *Trtaenophorus nodulosus*. Ztschr. Fischerei, 36, 2: 193-224.
- Wagener G. R. 1854. Die Entwicklung der Cestoden nach eigenen Untersuchungen. Verh. kal. Naturf., 24: 1-91.
- Wagener G. R. 1857. Beiträge zur Entwicklungs-Geschichte der Eingeweidewürmer. Haarlem: 1-112.
- Wardle R. A. 1932. The Cestoda of Canadian fishes. 2. The Hudson Bay drainage system. Contrib. Canad. Biol. Fish., 7, 30: 379-403.
- Wardle R. A., J. A. McLeod. 1952. The zoology of tapeworms. Minneapolis: 1-780.
- Watson N. H. F., G. H. Lawler. 1963. Temperature and rate of hatching of *Trtaenophorus* Eggs. J. Fish. Res. Canada, 20, 1: 249-251.
- Watson N. H. F., G. H. Lawler. 1965. Natural infections of Cyclopoid Copepods with procercoids of *Trtaenophorus* spp. J. Fish. Res. Canada, 22, 6: 1335-1343.
- Watson N. H. F. a. J. L. Price. 1960. Experimental infections of Cyclopoid Copepods with *Trtaenophorus crassus* Forst and *T. nodulosus* (Pallas). Canad. J. Zool., 38, 2: 345-356.
- Willemoes-Suom R. 1869. Helminthologische Notizen, 1. Ztschr. Wissensch. Zool., 19, 3: 469-472.
- Willemoes-Suom R. 1870. Helminthologische Notizen, 2. Ztschr. Wissensch. Zool., 20, 1: 94-98.
- Wisniewski L. W. 1958. Characterization of the parasitofauna of an eutrophic lake. Acta parasitol. polon., 6, 1: 1-64.
- Zeder J. G. H. 1803. Anleitung zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer. Gamburg: 1-432.
- Zschokke F. 1884. Recherches sur l'organisation et la distribution zoologique des vers parasites des poissons d'eau douce. Arch. Biol., 5: 153-241.
- Zschokke F. 1890. Erster Beitrag zur Parasitenfauna von *Trutta salar*, Verhandl. Naturforsch. Ges. Basel, 8.
- Zschokke F. 1904. Die arktischen Cestoden. Fanna Arctica, 3, 1: 1-32.

О Г Л А В Л Е Н И Е

	Стр.
В в о д е н и е	3
Г л а в а 1. История изучения ленточных червей рода <i>Triaenophorus</i>	5
Г л а в а 2. Морфология взрослых червей	16
Внешнее строение (16). — Внутреннее строение (30).	
Г л а в а 3. Жизненный цикл <i>Triaenophorus</i>	44
Г л а в а 4. Фаза яйца	47
Эмбриональное развитие яиц и формирование в них корацидия (47). Влияние факторов внешней среды на развитие корацидия в яйце (51).	
Г л а в а 5. Фаза корацидия	58
Строение корацидия (58). — Жизнь корацидия в водной среде (66).	
Г л а в а 6. Фаза процеркоида	68
Формирование процеркоида и его строение (68). — Первые промежуточные хозяева и факторы, влияющие на их заражение (90).	
Г л а в а 7. Фаза плероцеркоида	101
Формирование плероцеркоида и его строение (102). — Вторые промежуточные хозяева (115). — Влияние различных факторов на заражение вторых промежуточных хозяев (124).	
Г л а в а 8. Фаза взрослых червей	133
Формирование взрослых червей в кишечнике окончательного хозяина (133). — Окончательные хозяева видов рода <i>Triaenophorus</i> (137). — Влияние экологических факторов на паразита и на зараженность им окончательного хозяина (138).	
Г л а в а 9. Географическое распространение <i>Triaenophorus</i>	144
Г л а в а 10. Взаимоотношения между хозяином и <i>Triaenophorus</i> и его патогенная роль	147
Г л а в а 11. Видовой состав рода <i>Triaenophorus</i>	155
Род <i>Triaenophorus</i> Rudolphi, 1793	156
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (Pallas, 1781)	157
<i>Triaenophorus amurensis</i> Kuperman, 1968	162
<i>Triaenophorus stizostedionis</i> Miller, 1945	163
<i>Triaenophorus crassus</i> Forel, 1868	164
<i>Triaenophorus meridionalis</i> Kuperman, 1968	166
<i>Triaenophorus orientalis</i> Kuperman, 1968	167
Г л а в а 12. Проявление специфичности у представителей рода <i>Triaenophorus</i> на всех фазах жизненного цикла	168
Г л а в а 13. Видообразование и эволюция представителей рода <i>Triaenophorus</i>	177
Характер видообразования у представителей рода <i>Triaenophorus</i>	177
Эволюция представителей рода <i>Triaenophorus</i>	178
Л и т е р а т у р а	187

CONTENTS

	Page
Introduction	3
Chapter 1. History of the study of tapeworms <i>Triaenophorus</i>	5
Chapter 2. Morphology of adult worms	16
External structure (16). — Internal structure (30).	
Chapter 3. Life cycle of <i>Triaenophorus</i>	44
Chapter 4. Egg phase	47
Embryonic development of the eggs and the forming of coracidium in them (47). — The influence of environmental factors on the development of coracidium in the egg (51).	
Chapter 5. Coracidium phase	58
Structure of coracidium (58). — Life of coracidium in water (66).	
Chapter 6. Proceroid phase	68
Formation of proceroid and its structure (68). — The first intermediate hosts and factors influencing on their infection (90).	
Chapter 7. Plerocercoid phase	101
Formation of plerocercoid and its structure (102). — The second intermediate hosts (115). — Influence of different factors on the infection of the second intermediate hosts (124).	
Chapter 8. Phase of adult worms	133
Formation of adult worms in the intestine of definitive host (133). — Definitive hosts of species of <i>Triaenophorus</i> (137). — Influence of ecological factors on the parasite and on its infection of the definitive host (138).	
Chapter 9. Geographical distribution of <i>Triaenophorus</i>	144
Chapter 10. Interrelation between the host and <i>Triaenophorus</i> and its pathogenic role	147
Chapter 11. Species of <i>Triaenophorus</i> genus	155
Genus <i>Triaenophorus</i> Rudolphi, 1793	156
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (Pallas, 1781)	157
<i>Triaenophorus amurensis</i> Kuperman, 1968	162
<i>Triaenophorus stizostedionis</i> Miller, 1945	163
<i>Triaenophorus crassus</i> Forel, 1868	164
<i>Triaenophorus meridionalis</i> Kuperman, 1968	166
<i>Triaenophorus orientalis</i> Kuperman, 1968	167
Chapter 12. Specificity in representatives of <i>Triaenophorus</i> genus in all phases of life cycle	168
Chapter 13. Species forming and evolution of <i>Triaenophorus</i> genus representatives	177
Character of forming species within <i>Triaenophorus</i> genus . . .	177
Evolution of <i>Triaenophorus</i> genus representatives	178
Literature	187
	207

Борис Иосифович Куперман
ЛЕНТОЧНЫЕ ЧЕРВИ
РОДА TRIAENOPHORUS — ПАРАЗИТЫ РЫБ

*Экспериментальная систематика,
экология*

*Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод
Академии наук СССР*

**Редакторы издательства В. А. Плинер
и М. В. Хотимская**

Художник Д. С. Данилов

**Технический редактор М. Н. Кондра-
тьева**

**Корректоры З. В. Гришина
и Э. В. Коваленко**

Сдано в набор 7/XII 1972 г. Подписано к пе-
чати 20/III 1973 г. Формат бумаги 60×90¹/₁₆.
Бумага № 2. Печ. л. 13=13 усл. печ. л.
Уч.-изд. л. 14.50. Изд. № 4536.
Тип. зак. № 1577. М-36097. Тираж 900.
Цена 1 р. 45 к.

**Ленинградское отделение издательства «Наука»
199164, Ленинград, Менделеевская линия, д. 1**

**1-я тип. издательства «Наука».
199034, Ленинград, 9 линия, д. 12**