

Ю. И. ПОЛЯНСКИЙ и С. С. ШУЛЬМАН

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ

Основной задачей экологического направления в паразитологии, успешно разрабатываемого советскими школами паразитологов, является, согласно В. А. Догелю (1948), „изучение зависимости паразитофауны, взятой в целом, от изменений внешних условий, окружающих хозяина, и от изменений физиологического состояния самого хозяина“. В этом плане весьма значительный интерес представляет исследование закономерностей изменений паразитофауны, взятой в целом, от возраста хозяина. У большинства позвоночных животных, в частности у рыб, с возрастом существенно меняются различные стороны их биологии и физиологии. Происходит изменение характера пищи, меняются взаимоотношения с другими видами, нередко изменяется вся среда обитания (проходные рыбы), происходят глубокие сдвиги в характере и интенсивности обмена веществ и т. п. Естественно ожидать, что все эти глубокие изменения среды как первого, так и второго порядка (Догель, 1927, 1947; Павловский, 1934) должны отразиться на характере паразитофауны и видовом составе, экстенсивности и интенсивности инвазии. Далеко не случайно, что В. А. Догель (1948), обсуждая итоги и перспективы паразитологических исследований, на первое место среди общих закономерностей экологической паразитологии ставит зависимость паразитофауны от возраста хозяина.

Тесная связь возрастных изменений паразитофауны с биологией хозяина делает изучение чрезвычайно интересным в теоретическом отношении. Этим и объясняется большое внимание советских паразитологов к познанию зависимости паразитофауны от возраста хозяина у самых различных групп животных.

Особенно много в этой области сделано В. А. Догелем. Уже с 30-х годов под его руководством начались планомерные исследования возрастных изменений паразитофауны самых различных животных. В 1933 и 1935 годах им были опубликованы две программные статьи, в которых сформулированы основные установки и задачи экологической паразитологии, в частности и по вопросу о влиянии возраста хозяина на его паразитофауну. В статьях Догеля и Петрушевского (1939) о паразитофауне лосося (семги) и Догеля (1936) о паразитофауне угря, наряду с изучением влияния миграций этих рыб на их паразитофауну, рассматриваются и возрастные изменения последней.

В 1936 году ученики и сотрудники Догеля опубликовали ряд статей, посвященных возрастным изменениям паразитофауны различных рыб: Горбунова — плотвы и щуки, Дубинин — хариуса, Столяров — карпа, карася и линя, Петрушевский — культурной форели.

В 1937 году появилась статья Догеля и Маркова о возрастных изменениях паразитофауны новоземельского гольца, в 1940 году — Быховской-Павловской об окуне. В 1946 году Ляйман дал подробный очерк о зависимости паразитофауны карпа от его возраста. Агапова (1948) описала паразитов молоди карпа и сазана из алма-атинского рыбобитомника, Малевицкая (1952) — паразитов молоди карпа рыбхозов восточных областей УССР. Ивасик (1953) анализировал возрастные изменения паразитофауны карпа из рыбхозов западных областей УССР. Дубинин (1954) посвятил статью паразитам молоди осетровых.

Исследования влияния возраста хозяина на его паразитофауну не ограничивались только изучением рыб. По амфибиям в этом плане работали Дубинина (1950), Мазурмович (1951), Марков и Рогоза (1953); по рептилиям — Дубинина (1949); по птицам — Догель и Новцевич (1936), Догель и Каролинская (1936), Дубинина (1937), Дубинин (1938), Марков (1938), Победоносцев (1940), Олигер (1940), Зехнов (1949); по млекопитающим — Киршенблат (1938, 1949).

Все эти исследования показали, что в паразитофауне каждого животного можно различить 3 основных группы паразитов: 1) паразиты, характерные для молоди; 2) паразиты, характерные для взрослых; 3) паразиты, встречающиеся примерно с одинаковой частотой как у молодых, так и у взрослых.

Богатый материал, собранный в результате всех перечисленных выше работ, позволил выяснить так же ряд общих закономерностей в изменении паразитофауны в зависимости от возраста. В 1938 году В. А. Догелем были впервые сформулированы основные закономерности возрастных изменений паразитофауны. В 1948 году им же дана более расширенная и уточненная формулировка этих закономерностей. В основном они сводятся к следующим положениям:

I. „Экстенсивность и интенсивность заражения и его разнообразие в общем увеличиваются с возрастом хозяина“.

Причиной этого явления, как указывает Догель (1948), является увеличение площади обитания для паразитов, увеличение с возрастом количества потребляемой пищи, как источника заражения и, наконец, накопление паразитов в организме более взрослых особей вследствие переживания паразитов от более ранних инвазий. Эту закономерность нельзя принимать буквально по отношению ко всем возрастам хозяина. Как Догель (1940, 1947, 1948), так и другие авторы (Горбунова, 1936; Киршенблат, 1938; Быховская, 1940; Ляйман, 1946) указывают, что в некоторых случаях имеет место некоторое ослабление инвазии у самых старших возрастов, что, по всей вероятности, связано с увеличением их резистентности по отношению к ряду паразитов, а возможно и с несколько более однообразным составом пищи.

II. „Качественный состав паразитофауны меняется с возрастом тем сильнее, чем резче изменяется параллельно с этим экология животного-хозяина“.

Это явление обусловлено тем, что при перемене образа жизни (среды и состава пищи в зависимости от миграции, от увеличения размеров и т. п.) прежние паразиты отмирают, и на смену им приходят новые виды. В тех случаях, когда происходит резкое изменение условий жизни хозяина (миграция рыбы из реки в море, птицы — с севера на юг, метаморфоз лягушки и выход ее на сушу и т. п.), происходит и полная смена его паразитофауны. В тех же случаях, когда столь резких изменений в образе жизни нет, а имеет место лишь связанное с ростом и развитием количественное увеличение и качественное изменение состава пищи, то с возрастом происходит лишь добавление новых видов парази-

тов к уже сложившейся паразитофауне. При этом может происходить и выпадение отдельных видов, примером чему служат паразиты фабрициевой сумки птиц, присутствующие лишь у птенцов и молодых птиц.

III. „Раньше всего животное заражается большей частью такими паразитами, которые не требуют для своего развития промежуточных хозяев“.

Причиной этого явления, согласно Догелю, является более или менее значительная величина промежуточных хозяев, не позволяющая им быть заглоченными молодью животного.

Необходимо, однако, отметить, что приведенная выше формулировка последнего правила Догеля не является достаточно полной. Если препятствием для заражения молоди паразитами со сложными циклами являются размеры промежуточных хозяев, то это очевидно не должно относиться к тем случаям, когда личиночная форма проникает в хозяина активно (например, активное внедрение церкарий). Поэтому, согласно смыслу приведенного выше правила, заражение паразитами молоди должно охватывать как виды развивающиеся без промежуточных хозяев (все эктопаразиты, инфузории, споровики), так и те виды паразитов со сложными циклами и сменой хозяев, которые сами активно проникают в молодь.

Однако приведенные выше общие правила возрастной динамики паразитофауны (особенно третье) намечают только общие тенденции и закономерности этого явления.

Несмотря на довольно значительную по количеству названий литературу, приведенную выше, приходится констатировать, что в целом вопрос о возрастных изменениях паразитофауны изучен еще совершенно недостаточно. В особенности это относится к рыбам. Морские рыбы почти совсем не затронуты изучением. Что же касается пресноводных рыб, то имеющиеся в литературе фактические данные страдают тем общим недостатком, что паразитологические наблюдения недостаточно полно охватывают самые ранние стадии постэмбрионального развития рыб. В большинстве случаев дело ограничивается изучением паразитофауны сеголетков, годовиков и более старших возрастов. Динамика же заражения паразитами в течение первого года жизни остается не изученной. Между тем, именно в этот период жизни еще не окрепший организм рыбы наиболее уязвим со стороны паразитов. Кроме того, этот период жизни рыб представляет наибольший интерес, так как сопровождается существенными изменениями экологии хозяина и главным образом характера его питания.

Особенно интересно с точки зрения экологической паразитологии сравнить возрастную динамику паразитофауны у видов рыб, у которых мальки не имеют контакта со старшими возрастными (например, у трески и сайды, проходящих литоральную стадию), с такими видами рыб, у которых подобный контакт в большей или меньшей мере осуществляется (большинство пресноводных карповых рыб, колюшки и др.).

В течение последних 5 лет авторы настоящей статьи проводили исследования по паразитологии рыб в морских и пресноводных водоемах различного типа. Ю. И. Полянским изучалась паразитофауна рыб Баренцова моря; С. С. Шульман (совместно с Р. Е. Шульман) исследовал паразитов рыб Белого моря (1953), а в настоящее время изучает паразитофауну рыб внутренних пресноводных водоемов южной части Карело-Финской ССР.

В результате этих исследований накопился довольно обширный материал, позволяющий более подробно, чем это было сделано до сих пор, осветить вопрос о возрастных изменениях паразитофауны ряда

видов как морских, так и пресноводных костистых рыб. Авторы решили объединить в совместной работе накопленный ими материал, так как это позволит гораздо полнее осветить некоторые общие закономерности возрастной динамики паразитофауны рыб, чем это возможно было бы осуществить при раздельной публикации имеющихся в их распоряжении данных.

Начнем с рассмотрения возрастной динамики паразитофауны некоторых морских рыб.

Особенный интерес в этом отношении представляют баренцово-морские тресковые — треска (*Gadus morhua morhua*) и сайда (*Pollachius virens*). Эти виды характеризуются резкими различиями в экологии мальков и взрослой рыбы. После икрометания в марте — апреле у северных берегов Норвегии пелагическая икра и личинки нордкапским течением подносятся к берегам западного и восточного Мурмана. В конце июня — начале июля мальки сайды и трески массами заходят в губы и заливы мурманского побережья, где проходят так называемую литоральную стадию. В это время они держатся в самой прибрежной зоне и во время прилива питаются на литорали.¹ Нами исследовалась паразитофауна мальков трески и сайды, проходящих литоральную стадию как в течение второй половины лета (возраст мальков 4—5 месяцев), так и в зимние месяцы (возраст — 10—11 месяцев). Для сравнения мы взяли также годовиков, живущих в прибрежной сублиторальной зоне. Результаты исследования сведены в таблицы 1 и 2. Прежде чем обратиться к анализу этих таблиц отметим, что в период своего пассивного дрейфа из Атлантики личинки трески и сайды вероятно совсем или почти совсем не заражены паразитами, и инвазирование их начинается с момента подхода к берегам и начала активного питания. Об этом мы судим на основании вскрытия и тщательного изучения 60 экземпляров мальков сайды, взятых в самый момент их подхода к берегам восточного Мурмана. Все 60 мальков оказались совершенно лишенными паразитов. Но уже через 2—3 дня после начала прохождения литоральной стадии мальки оказываются инвазированными несколькими видами паразитов. В отношении динамики паразитофауны в течение первого года жизни мальки трески и сайды, ведущие весьма сходный образ жизни, во многом схожи между собой (табл. 1 и 2).

В возрасте 4—5 месяцев (то есть через 1—3 месяца после перехода к берегам) число видов их паразитов довольно значительно. Однако это почти исключительно паразиты, развивающиеся с промежуточными хозяевами и попавшие в мальков через промежуточных хозяев. Таким образом, получается нечто на первый взгляд прямо противоположное тому правилу (III), которое было сформулировано Догелем и приведено нами выше. Среди паразитов мальков трески и сайды *Podocotyle atomon* приобретен от литоральных Gammaridae, в которых паразитируют метацеркарии, другие же паразиты (*Hemiurus levinseni*, *Derogenes varicus*, *Lecithaster* sp., *Scolex polymorphus*, *Anisakis*, *Contracoecum*) в основном — от Copepoda, которые в это время составляют основу пищи мальков. У сайды к этим эндопаразитам со сложным циклом присоединяется лишь *Caligus curtus* — случайный эктопаразит, легко переплывающий с любого вида рыб. У трески — единичные находки слизистого споровика *Muxidium bergense* (мало специфичного и встречающегося не только у тресковых, но и у камбаловых) и один случай нахождения микроспоридии *Plistophora*. Таким образом, у трески и сайды заражение паразитами

¹ Нужно иметь в виду, что не все популяции мальков трески и сайды проходят литоральную стадию. Часть мальков остается, повидному, в открытом море.

Таблица 1

Изменение паразитофауны баренцово-морской сайды в зависимости от возраста

Название паразита	Орган	Возраст 4—5 месяцев			Возраст 10—11 месяцев			Возраст 1+		
		вскрыто 40 экз.			вскрыто 8 экз.			вскрыто 24 экз.		
		% заражения	интенсивность заражения		% заражения	интенсивность заражения		% заражения	интенсивность заражения	
			мин. макс.	сред-няя		мин. макс.	сред-няя		мин. макс.	сред-няя
<i>Trichodina</i> sp.	жабры, плавники	—	—	—	12,5	немного	—	8,3	немного	—
<i>Myxidium bergense</i>	желчный пузырь	—	—	—	12,5	немного	—	33,3	различная степень инвазии	—
<i>Myxidium gadi</i>	"	—	—	—	4,1	немного	—	—	—	—
<i>Gyrodactylus pterygialis</i>	плавники	—	—	—	12,5	4	—	25,0	1—5	3,0
<i>Podocotyle atomon</i>	кишечник	17,5 ¹	2—32	10,8	50,0	1—7	2,8	20,8	1—9	3,4
<i>Hemiurus levinseni</i>	желудок	2,5	—	—	—	—	—	8,3	1—4	2,0
<i>Lecithaster gibbosus</i>	кишечник	—	—	—	12,5	1	—	—	—	—
<i>Derogenes varicus</i>	желудок	27,5	1—2	1,1	25,0	1—2	1,5	4,1	5	5,0
<i>Scolex polymorphus</i>	кишечник	7,5	единичн.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Contracoecum aduncum</i>	брыжжейка, печень, кишечник	2,5	1	1	100,0	4—47	21,7	100,0	1—76	40,7
<i>Anisakis</i> sp. larvae	брыжжейка, печень	—	—	—	50,0	2—28	11,3	50,0	1—73	7,3
<i>Echinorhynchus gadi</i>	кишечник	—	—	—	37,5	6—14	9,3	—	—	—
<i>Caligus curtus</i>	поверхность тела	2,5	—	—	—	—	—	8,3	1	—

¹ Только неполовозрелые.

Изменение паразитофауны баренцовоморской трески в зависимости от возраста

Таблица 2

Название паразита	Орган	Возраст 4—5 месяцев			Возраст 10—11 месяцев			Возраст 1+		
		вскрыто 39 экз.			вскрыто 29 экз.			вскрыто 50 экз.		
		% зараже- ния	интенсивность заражения		% зараже- ния	интенсивность заражения		% зараже- ния	интенсивность заражения	
			мин. макс.	сред- няя		мин. макс.	средняя		мин. макс.	средняя
<i>Trichodina</i> sp.	жабры, плавники	—	—	—	10,3	—	мало	—	—	—
<i>Myxidium bergense</i>	желчный пузырь	2,6	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Plistophora</i> sp.	мышцы	2,6	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gyrodactylus marinus</i>	жабры	—	—	—	3,4	4	4,0	—	—	—
<i>Podocotyle atomon</i>	кишечник	23,1	1—28	6,4	34,8	1—15	5,6	40,0	1—18	1,7
<i>Podocotyle reflexa</i>	"	—	—	—	20,7	1—6	3,0	—	—	—
<i>Lepidapedon gadi</i>	"	—	—	—	62,1	1—450	50,5	16,0	4—88	34,2
<i>Hemiurus levinseni</i>	желудок	7,7	1	1,0	3,4	2	—	16,0	1—4	2,1
<i>Derogenes varicus</i>	"	18,0	1—2	1,2	3,4	2	2,0	10,0	1—6	3,0
<i>Lecithaster</i> sp.	кишечник	2,6	1	1,0	—	—	—	—	—	—
<i>Scolex polymorphus</i>	"	28,2	30—100	—	6,8	20	20,0	46,0	—	100,0
<i>Abothrium gadi</i>	"	—	—	—	—	—	—	2,0	2	2,0
<i>Pseudophyllidae</i> gen. sp. larvae	мезентерии	2,6	3	3,0	—	—	—	2,0	1	1,0
<i>Contracoecum aduncum</i> juv.	кишечник, печень, брыжжейка	28,2	1—9	2,0	79,3	1—23	3,6	92,0	1—21	3,8
<i>Anisakis</i> sp. larvae	мезентерии, печень	2,6	1	1,0	6,8	1	1,0	10,0	1—15	6,2
<i>Echinorhynchus gadi</i>	кишечник	—	—	—	10,3	1—3	1,6	42,0	1—15	2,9
<i>Caligus curtus</i>	поверхность тела	2,6	1	1,0	—	—	—	4,0	1	1,0
<i>Lernaocera branchialis</i>	жабры	—	—	—	3,4	1	1,0	—	—	—
<i>Clavella uncinata</i>	"	—	—	—	3,4	1	1,0	10,0	1—4	1,8

начинается через поедание промежуточных хозяев. Позднее (возраст 10—11 месяцев) к этому начинают присоединяться виды, не имеющие промежуточных хозяев, и эктопаразиты — моногенетические сосальщики, триходины, миксоспоридии (табл. 1 и 2). Процесс нарастания числа видов паразитов, экстенсивности и интенсивности заражения продолжается и у годовиков, а также и у старших возрастов (последнего случая в настоящей статье мы не рассматриваем).

Интересно отметить, что некоторые паразиты трески и сайды, появляющиеся у них в течение первого года жизни, носят ясно выраженный „детский“ характер. Это, во-первых, *Podocotyle atomon* и, во-вторых, *Lepidapedon gadi*. Первый характерен для литоральных рыб (заражение через литоральных *Amphipoda*), у взрослой трески он не встречается. Вторым треска заражается при поедании червей *Nereis pelagica* (в них паразитирует метацеркария), живущих в литоральной и сублиторальной зонах. Отходя от берегов, треска теряет и этого паразита.

Изучение баренцовоморских мальков морского окуня (*Sebastes marinus*) весом от 1,5 до 3,5 г (вскрыто 8 экземпляров) показало, что их паразиты относятся исключительно к видам, заражение которыми осуществляется путем поедания промежуточных хозяев. Нами были обнаружены *Anisakis* sp., *Contracoecum* sp. и *Podocotyle reflexa*. Всеми этими видами мальки заражаются через пелагических *Copepoda* и *Decapoda*. Беломорская сельдь (*Clupea harengus maris-albi*) по характеру возрастных изменений паразитофауны приближается к треске и сайде. Для исследования были взяты личинки и мальки различных размеров сельди в возрасте 1+, 2+, 3+ и выше. Все эти возрасты были примерно из одного района (Онежский залив Белого моря). Как видно из таблицы 3 личинки размером до 10 мм вообще свободны от паразитов. Первые паразиты появляются у личинок размером от 10 до 30 мм. Далее (с возрастом) идет увеличение числа видов, которое в общих чертах сопровождается увеличением экстенсивности и интенсивности заражения. Исключение в этом отношении представляет *Lecithaster confusus*, который, по всей вероятности, является преимущественно личиночным паразитом. Поэтому зараженность им с возрастом сходит на нет.¹

Бросается в глаза, что у личинок и мальков практически не встречаются паразиты с прямым циклом развития или формы, активно внедряющиеся в хозяина. Если не принимать во внимание случайное единичное заражение одного малька слизистым споровиком *Ceratomyxa orientalis*, то окажется, что заражение всеми остальными видами (*Lecithaster confusus*, *Brachyphallus crenatus*, *Eubothrium* sp. larva, *Scolex polymorphus*, *Contracoecum aduncum* larva) связано с поеданием промежуточных хозяев. У сельдей в возрасте 1+ наряду с увеличением степени зараженности такого рода паразитами появляется в сравнительно большом количестве *Sphaerospora orientalis*, заражение которым связано с заглатыванием спор. У сельди в возрасте 2+ число видов с прямым циклом возрастает. Добавляется *Ceratomyxa orientalis* и *Eimeria sardinae* (кокцидия, паразитирующая в семенниках). Именно в возрасте двух с половиной лет основная масса сельди, становясь половозрелой, вливается в общие косяки сельди, что облегчает передачу спор этих паразитов от взрослых сельдей к более молодым.

Как уже упоминалось, один из паразитов с прямым циклом — *Sphaerospora orientalis* — заражает сельдей на один год раньше, чем два других вида. По всей вероятности это связано с тем, что в отличие от

¹ У мурманской сельди из Баренцова моря *Lecithaster* встречается изредка и у особей в возрасте 3+ и 4+.

Изменение паразитофауны беломорской

Название паразита	Орган	0+								
		личинки				мальки				
		от 5 до 10 мм	от 10 до 30 мм			от 30 до 50 мм				
		вскрыто 32 экз.	вскрыто 43 экз.						вскрыто 50 экз.	
			% заражения	% заражения	интенсивность заражения		% заражения	интенсивность заражения		
мин. макс.	средняя	мин. макс.			средняя					
<i>Eimeria sardinae</i>	семенники	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Ceratomyxa orientalis</i> . . .	желчный пузырь	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Sphaerospora orientalis</i>	мочевой пузырь	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Lecithaster confusus</i> . . .	кишечник	—	16,3	1—5	1,6	2,0	1	1,0		
<i>Brachyphallus crenatus</i>	пищевод, желудок	—	—	—	—	4,0	1	1,0		
<i>Derogenes varicus</i>	кишечник	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Eubothrium sp. larva</i>	кишечник, стенка кишечника	—	—	—	—	4,0	1	1,0		
<i>Scolex polymorphus</i>	кишечник	—	2,3	1	1,0	—	—	—		
<i>Corynosoma semerme</i>	полость тела	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Corynosoma strumosum</i>	" "	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Anisakis sp.</i>	" "	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Terranova decipiens</i>	" "	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Contracoecum aduncum larva</i>	" "	—	—	—	—	2,0	1	1,0		

них *S. orientalis* паразитирует не только у сельди, но и у наваги (Шульман и Шульман-Альбова, 1953), в связи с чем заражение этим видом могло произойти не от взрослых сельдей, контакта с которыми у годовиков еще нет, а от наваги.

Обратимся к анализу возрастных изменений паразитофауны беломорской корюшки (*Osmerus eperlanus dentex patio dvinensis*), взятой также из Онежского залива (Шульман, 1955). Эта рыба является проходной. Ее личинки, выклюнувшиеся в реке, довольно быстро скатываются в предустьевые пространства, где можно встретить уже личинок, достигших 15 мм длины. Поэтому в отличие от семги корюшка в молодом возрасте не успевает заразиться большим количеством пресноводных паразитов. Из 117 личинок корюшки длиной до 60 мм только 1 экземпляр был заражен одной головкой *Proteocephalus longicollis*. У корюшек в возрасте 1+ встречаются уже пять видов паразитов, четыре из которых являются морскими.

В возрасте 2+ и выше число видов паразитов продолжает увеличиваться, одновременно растут интенсивность и экстенсивность заражения. Как на молодых, так и на взрослых формах беломорской корюшки

Таблица 3

сельди в зависимости от возраста

0+			1+			2+			3+ и выше		
мальки			вскрыто 28 экз.			вскрыт 41 экз.			вскрыто 13 экз.		
от 50 до 80 мм											
вскрыто 39 экз.											
% зараже- ния	интенсив- ность зара- жения		% зараже- ния	интенсив- ность зара- жения		% зараже- ния	интенсив- ность зара- жения		% зараже- ния	интенсив- ность зара- жения	
	мин. макс	сред- няя		мин. макс.	сред- няя		мин. макс.	сред- няя		мин. макс.	сред- няя
—	—	—	—	—	—	9,7	—	—	7,7	—	—
2,5	—	—	—	—	—	21,9	—	—	7,7	—	—
—	—	—	21,5	—	—	21,9	—	—	15,4	—	—
—	—	—	3,6	1	1,0	—	—	—	—	—	—
30,0	1—7	2,3	38,6	1—27	9,3	26,8	1—11	3—4	54,6	1—15	6,9
—	—	—	3,6	2	2,0	—	—	—	—	—	—
5,0	1—2	1,5	25,0	1—8	2,8	9,7	1—6	2,7	15,4	1—3	2,0
—	—	—	3,6	4	4,0	4,9	1	1,0	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,7	1	1,0
—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,7	1	1,0
—	—	—	7,1	1	1,0	4,9	1	1,0	—	—	—
—	—	—	3,6	1	1,0	—	—	—	—	—	—
5,0	1	1,0	38,6	1—5	2,6	24,0	1—6	1,8	46,1	1—2	1,4

почти не встречаются паразиты, имеющие прямой цикл или активно проникающие в хозяина. Исключение составляет лишь случайное заражение взрослой корюшки одной личинкой (копеподитная стадия) паразитического веслоногого рачка *Leptaeocera branchialis*. Каждый год корюшка заходит в реки, но на непродолжительное время. Поэтому удельный вес пресноводных паразитов по сравнению с морскими очень невелик.

У речной камбалы из Онежского залива, по данным Глуховой (1956), в возрасте 0+ происходит заражение только одним пресноводным скребнем *Neoechinorhynchus rutili*. Заражение этим паразитом связано с поеданием пресноводных рачков, которые входят в состав пищи сеголетков речной камбалы во время пребывания их в предустьевых пространствах и в нижних участках рек. Этот же паразит встречается и у речных камбал в возрасте 1+ наряду с личинками круглого червя *Contracoecum aduncum* и дигенетическим сосальщиком *Podocotyle atomum*. В дальнейшем, с возрастом, пресноводный *Neoechinorhynchus rutili* исчезает, а число видов морских паразитов, равно как и экстенсивность и интенсивность заражения ими увеличиваются.

Весьма существенно, что речная камбала уже в возрасте 1+ заражается паразитом с прямым циклом (слизистый споровик *Mухobilátus platessae*), что указывает на территориальную близость этих молодых камбал к взрослым формам. Однако и у речной камбалы раньше всего появляются паразиты, заражение которыми связано с поеданием промежуточных хозяев (*N. rutili* у сеголетков), да и в дальнейшем число такого рода паразитов преобладает.

У полярной камбалы (по данным Глуховой, 1956) мы также встречаемся с преобладанием паразитов, попадающих в основного хозяина вместе с промежуточным (у сеголетков такого рода паразитов — три вида). Однако уже у тех же сеголетков в сравнительно большом количестве появляется паразит, активно проникающий в хозяина, — дигенетический сосальщик *Tocotrema* sp. larva. В данном случае зараженность этим паразитом связана не с близостью взрослых форм полярной камбалы, а с близостью первого промежуточного хозяина этого паразита — моллюска.

Паразиты с прямым циклом (*Glugea stephani* и *Mухobilátus platessae*), которых полярная камбала может получить от более взрослых камбал, появляются только в возрасте 2+ и 3+, то есть с момента установления контакта между молодой и взрослыми особями.

Изучение возрастных изменений паразитофауны наваги представляет большой интерес вследствие двух особенностей ее биологии. Во-первых, ее молодь не так удалена от взрослых особей, как это имело место у вышерассмотренных видов; во-вторых, навага отличается исключительно интенсивным питанием и связанным с этим быстрым темпом роста, что не может не отразиться на ее паразитофауне.

К сожалению, данные по возрастной изменчивости паразитофауны наваги нельзя считать полными, так как в нашем респоржении было всего 3 экземпляра сравнительно крупных сеголетков. Однако даже из этого небольшого числа вскрытий видно (Шульман, 1956), что навага уже на первом году жизни сравнительно сильно заражается паразитами, связанными с поеданием рачков (*Podocotyle reflexa*, *Contracoecum aduncum* larvae и *Eubothrium* sp. larvae), и, кроме того, уже на первом году жизни происходит заражение паразитом с прямым циклом — слизистым споровиком *Sphaerospora orientalis*. Все же паразиты, заражение которыми связано с поеданием промежуточных хозяев, явно преобладают. У наваги в возрасте 1+ имеется полный набор всех присущих взрослой наваге паразитов, в число которых входят как виды с прямым циклом (*Sphaerospora orientalis*, *Trichodina elegini*, *Gyrodactylus gerdi*), так и развивающиеся со сменой хозяев. Наличие первых связано с тем, что наваги этого возраста уже находятся в контакте с более взрослыми навагами; наличие полного набора вторых является следствием интенсивного и разнообразного питания.

С возрастной динамикой паразитофауны наваги интересно сравнить динамику паразитофауны баренцовоморского бычка *Муохосерphalus scorpius* (табл. 4). У этой рыбы как мальки, так и старшие возрасты (вплоть до половозрелых) встречаются в литоральной и верхней сублиторальной зонах. Интенсивность питания значительна и набор пищевых объектов разнообразен. Как видно из таблицы, мальки 0+ являются зараженными шестью видами паразитов, причем заражение пятью из них связано с поеданием промежуточных хозяев. Один паразит (*Trichodina cottidarum*) — с прямым циклом развития; заражение им возможно лишь путем прямого контакта. У годовиков увеличивается общая экстенсивность и интенсивность заражения и увеличивается число видов с прямым циклом развития: к *Trichodina cottidarum* добавляется *Ceratomyxa longispina* и *Gyrodactylus grönlandicus*.

Таблица 4

Изменение паразитофауны баренцовоморских бычков
в зависимости от возраста

Название паразита	Орган	Мальки 0+			Годовики 1+		
		вскрыто 24 экз.			вскрыто 9 экз.		
		% зараже- ния	интенсивность заражения		% зараже- ния	интенсивность заражения	
мин. макс.	сред- няя		мин. макс.	сред- няя			
<i>Trichodina cottidarum</i>	жабры	8,3	немного	—	55,5	от единичн. до массов. инвазии	—
<i>Ceratomyxa longispina</i>	желчный пузырь	—	—	—	11,1	немного	—
<i>Gyrodactylus grönlandi- cus</i>	плавники	—	—	—	33,3	1—11	5,0
<i>Podocotyle atomon</i>	кишечник	58,3	1—28 ¹	6,1	66,7	1—152	28,8
<i>Neophasis oculatus</i>	"	8,3	1—2	1,5	11,1	1	1,0
<i>Derogenes varicus</i>	желудок	12,5	1—5	3,6	22,2	2—17	9,5
<i>Scolex polymorphus</i>	кишечник	4,2	единичн.	—	—	—	—
<i>Contracoecum aduncum</i>	брыжжейка, кишечник	16,6	1—4	2,0	33,3	1—2	1,3
<i>Anisakis sp. larva</i>	кишечник	—	—	—	11,1	1	1,0
<i>Terranova decipiens lar- va</i>	брыжжейка, мускулатура	—	—	—	33,3	1—2	1,3

Таким образом, у бычка паразиты с прямым циклом появляются очень рано, но количественно все же значительно преобладают виды паразитов со сложными циклами, заражение которыми осуществляется через промежуточных хозяев.

С нашими наблюдениями над возрастными изменениями паразитофауны морских рыб согласуются данные Решетниковой (1954), изложенные ею в диссертации „Паразитофауна некоторых промысловых рыб Черного моря“. По наблюдениям Решетниковой ряд кефалей — сингиль (*Mugil auratus*), лобан (*M. serhalus*) и остронос (*M. saliens*), в первую очередь в возрасте от 1 до 8 месяцев, инвазируются паразитами, заражение которыми связано с поеданием пелагических веслоногих ракообразных (молодые формы *Hemiuroidae*, личинки *Contracoecum aduncum* и *Scolex polymorphus*). Паразиты с прямым циклом (слизистые споровики *Muxobolus mülleri*, *M. exigius*, моногенетические сосальщики *Ancystoccephalus vanbenedeni* и *Microcotyle mugile*, паразитический рачок *Ergasilus papus*) появляются позднее, при наличии контакта с более взрослыми особями (у лобана и сингиля в возрасте 1—2 года, у остроноса — 11—12 месяцев). То же самое отмечает Решетникова и для других рыб. Султанка (*Mullus barbatus*) в первую очередь заражается молодыми формами *Hemiuroidae*, затем еще тремя видами кишечных паразитов (*Proctotrema bacilliovatum*, *Contracoecum mullii*, *Tetrarhynchobothrium larva*). Только

¹ Почти все не половозрелые.

в более взрослом возрасте у нее появляется паразит с прямым циклом (*Glugea anomala*). Черноморская хамса (*Engraulis encrasicolus*), в первую очередь в возрасте от 1 до 3 месяцев, заражается молодыми *Hemiuridae* и дигенетическим сосальщиком *Aponurus stossichi*.

Паразиты, заражение которыми не связано с поеданием пищи, появляются позднее (*Cyathoa punctata* в возрасте 3—4 месяца, *Mitraspora caudata* — у взрослых). Для калкана (*Rhombus tauricus*) Решетникова отмечает подобный же порядок заражения: паразит с прямым циклом — *Trichodina* sp. появляется лишь у взрослых форм. У всех рыб от 5 месяцев до 4 лет встречались только паразиты, заражение которыми связано с поеданием пищи. У молоди и взрослых особей черноморской ставриды (*Trachurus trachurus*) Решетникова вообще не обнаружила паразитов с прямым циклом.

Наибольший контакт взрослых и молодых особей среди исследованных нами рыб Баренцова и Белого морей имеет место у трехиглых колюшек (*Gasterosteus aculeatus*). Здесь мы сталкиваемся с совершенно иным характером возрастной динамики паразитофауны. Правда, даже уже у молодых колюшек из Гридинской губы (Белое море) и литорали Баренцова моря на восточном Мурмане встречается дигенетический сосальщик *Podocotyle atomon* (табл. 5 и 6), заражение которым связано с поеданием бокоплавов *Gammarus locusta* и *G. marinus*. Однако число видов паразитов с прямым циклом (*Trichodina latispina*, *Gyrodactylus arcuatus*, *G. bychowskii* и другие) является значительным. Самые молодые мальки колюшки, взятые из Сумской губы Белого моря, по сообщению Л. С. Исакова заражены только паразитами с прямым циклом (*Trichodina latispina*, *Glugea anomala*, *Gyrodactylus arcuatus*, *G. bychowskii*, *Muxobilatus gasterostei*).

Таблица 5

Изменение паразитофауны баренцовоморских трехиглых колюшек в зависимости от возраста

Название паразита	Орган	Мальки 150—200 мгр. (возраст 2—3 месяца)			Взрослые рыбки		
		вскрыто 30 экз.			вскрыто 15 экз.		
		% заражения	интенсивность заражения		% заражения	интенсивность заражения	
мин. макс.	средняя		мин. макс.	средняя			
<i>Trichodina</i>	поверхность тела, жабры	6,6	немного	—	20,0	немного	—
<i>Gyrodactylus arcuatus</i> .	поверхность тела, жабры	16,6	1—20	5,6	66,6	1—20	7,3
<i>Gyrodactylus bychowskii</i>	жабры	—	—	—	40,0	1—10	4,0
<i>Podocotyle atomon</i> . . .	кишечник	13,3	1—3	1,8	60,0	1—135	18,0
<i>Podocotyle reflexa</i> . . .	"	—	—	—	6,6	1	1,0
<i>Lecithaster gibbosus</i> . .	"	—	—	—	6,6	1	1,0
<i>Derogenes varicus</i> . . .	желудок	—	—	—	6,6	1	1,0
<i>Scolex polymorphus</i> . .	кишечник	—	—	—	6,6	35	35,0
<i>Contracoecum aduncum</i> larvae	брыжейка, полость тела	—	—	—	2,7	1—4	2,0
<i>Echinorhynchus gadi</i> . .	кишечник	—	—	—	6,6	1	1,0

Таблица 6

Паразитофауна мальков беломорских
трехиглых колюшек

Название паразита	Орган	% зараже- ния	Интенсивность заражения	
			мин. макс.	средняя
Trichodina latispina	жабры	6,6	1	1,0
	плавники	26,6	1	1,0
Gyrodactylus arcuatus	жабры	26,6	1	1,0
Gyrodactylus rarus				
Gyrodactylus arcuatus	плавники	13,4	1	1,0
Gyrodactylus rarus				
Podocotyle atomon	кишечник	40,0	1—5	2,3
Pseudophyllidea sp. larva 1	"	6,6	1	1,0

Таким образом, характер возрастной изменчивости паразитофауны у колюшки резко отличается от характера изменения паразитофауны у всех других рассмотренных нами морских рыб.

Обратимся теперь к пресноводным рыбам, где почти во всех случаях имеет место, если не непосредственный контакт, то во всяком случае значительная территориальная близость взрослых и молодых особей.

Хотя все основные работы по изучению возрастной изменчивости паразитофауны проводились именно на пресноводных рыбах, однако, как уже упоминалось выше, большинство из них нельзя считать достаточно полными, поскольку они не охватывали или, во всяком случае, не дифференцировали самые молодые возрасты рыб. В нашем исследовании в основном обращалось внимание именно на самые ранние стадии — от личиночного возраста до одного года. Большинство исследований велось над рыбами из Миккельского озера и лишь в некоторых случаях мы брали дополнительный материал из Пертозера (КФССР).

Начнем с анализа возрастных изменений паразитофауны леща (*Abramis brama*) (табл. 7). Уже в возрасте 3 дней происходит заражение личинок паразитом с прямым циклом — инфузорией *Trichodina megamicro-nucleata*. У леща в возрасте 2 месяцев мы триходин не встретили. Однако это нельзя считать возрастным изменением, так как триходины вообще встречаются преимущественно весной, а лещ достигает 2-месячного возраста в августе. У 2-месячных лещей встречается восемь видов паразитов, из которых все или имеют прямой цикл развития, или, если они развиваются со сменой хозяев, проникают в рыбу активно. Примером паразита, активно проникающего в хозяина, в данном случае является *Diplostomulum spathaceum*, церкарии которого внедряются в тело хозяина и затем током крови заносятся в хрусталик глаза, где и локализируются. У лещей в возрасте 1+, вскрытых в конце мая, обнаружено двенадцать видов паразитов с прямым циклом развития. Поскольку исследование годовиков происходило в конце весны и начале лета, то в сравнительно большом количестве встречается *Trichodina megamicro-nucleata*.

Таблица 7

Изменение паразитофауны леща в зависимости от возраста
(Миккельское озеро)

Название паразита	Орган	3 дня			2 месяца			1 год		
		вскрыто 25 экз.			вскрыто 15 экз.			вскрыто 15 экз.		
		% заражения	интенсивность заражения		% заражения	интенсивность заражения		% заражения	интенсивность заражения	
			мин. макс.	средняя		мин. макс.	средняя		мин. макс.	средняя
<i>Muxobilatus</i> sp.	мочевой пузырь	—	—	—	20,0	—	—	53,3	—	—
<i>Sphaerospora</i> sp.	почки	—	—	—	—	—	—	26,6	—	—
<i>Chloromyxum feuiatilis</i>	желчный пузырь	—	—	—	—	—	—	13,3	—	—
<i>Muxidium pfeifferi</i>	почки	—	—	—	40,0	—	—	26,6	—	—
<i>Muxobolus bramae</i>	жабры, почки	—	—	—	40,0	—	—	6,6	—	—
<i>Muxobolus dispar</i>	жабры	—	—	—	6,6	—	—	6,6	—	—
<i>Muxobolus pseudo-dispar</i>	жабры, почки	—	—	—	6,6	—	—	6,6	—	—
<i>Eimeria</i> sp.	почки	—	—	—	—	—	—	13,3	—	—
<i>Trichodina megamicronucleata</i>	жабры, поверхность тела	4,0	1	1,0	—	—	—	26,6	—	—
<i>Dactylogyrus urinderi</i> и <i>D. cornu</i>	жабры	—	—	—	20,0	1	1,0	6,6	1	1,0
<i>Diplostomulum spathaceum</i>	хрусталик	—	—	—	20,0	1	1,0	6,6	1	1,0
<i>Ergasilus sieboldi</i>	жабры	—	—	—	6,6	1	1,0	6,6	1	1,0

Паразиты, заражение которыми связано с поеданием промежуточных хозяев, появляются только у лещей в возрасте 2+ и выше, которые в таблице не приводятся.

Характер возрастных изменений паразитофауны у молоди плотвы (*Rutilus rutilus*) на Миккельском озере примерно тот же (табл. 8). На 3-й день после выклеывания на жабрах личинки появляются *Trichodina megamicronucleata*. Через 2 месяца триходина исчезает, но появляются три вида с прямым циклом (*Muxidium pfeifferi*, *Muxobolus bramae* и *Dactylogyrus sphyrna*) и один вид, активно проникающий в хозяина — *Tetracotyle variegata*. У годовиков мы встретили одиннадцать видов паразитов с прямым циклом и один вид (*Diplostomulum spathaceum*), активно проникающий в хозяина. Паразиты, заражение которыми связано с поеданием животной пищи, были обнаружены лишь у плотвы более старших возрастов. Несколько иначе протекают возрастные изменения паразитофауны у молоди плотвы из Пертозера (табл. 9).

Так же как и на Миккельском озере молодые, недавно выклюнувшиеся личинки, были в незначительной степени заражены триходинами.

Таблица 8

Изменение паразитофауны плотвы в зависимости от возраста (Миккельское озеро)

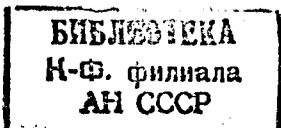
Название паразита	Орган	3 дня			2 месяца			1 год		
		вскрыто 25 экз.			вскрыто 14 экз.			вскрыто 15 экз.		
		% зараже- ния	интенсив- ность зара- жения		% зараже- ния	интенсив- ность зара- жения		% зараже- ния	интенсив- ность зара- жения	
			мин. макс.	сред- няя		мин. макс.	сред- няя		мин. макс.	сред- няя
Мухобилатус sp.	мочевой пузырь	—	—	—	—	—	—	13,3	—	—
Chloromyxum fluviatilis	желчный пузырь	—	—	—	—	—	—	20,0	—	—
Мухидиум пфайфери	почки	—	—	—	21,4	—	—	53,3	—	—
Zschokkella nova	желчный пузырь	—	—	—	—	—	—	6,6	—	—
Мухоболус брамае	жабры	—	—	—	14,3	—	—	40,0	—	—
Мухоболус диспар	стенка мочевого пузыря	—	—	—	—	—	—	13,3	—	—
Мухоболус псевдодиспар	жабры, почки	—	—	—	—	—	—	33,3	—	—
Eimeria rutili	почки	—	—	—	—	—	—	13,3	—	—
Trichodina megamicronucleata	жабры	4,0	1	1,0	—	—	—	—	—	—
Dactylogyrus crucifer	"	—	—	—	28,5	1—3	1,7	66,6	1—6	2,5
Gyrodactylus sp.	"	—	—	—	—	—	—	6,6	3	3,0
Diplozoon paradoxum	"	—	—	—	—	—	—	6,6	1	1,0
Diplostomulum spathaceum	хрусталик	—	—	—	—	—	—	1,0	3	3,0
Tetracotyle variegata	почки	—	—	—	7,1	1,1	—	—	—	—

3057

Таблица 9

Изменение паразитофауны плотвы в зависимости от возраста (Пертозеро)

Название паразита	Орган	7 дней			2 месяца		
		вскрыто 30 экз.			вскрыто 18 экз.		
		% зараже- ния	интенсив- ность зара- жения		% зара- жения	интенсив- ность зара- жения	
			мин. макс.	сред- няя		мин. макс.	сред- няя
Sphaerospora	почки	—	—	—	16,6	—	—
Мухоболус брамае	жабры	—	—	—	5,6	—	—
Eimeria rutili	почки	—	—	—	5,5	—	—
Trichodina megamicronucleata	жабры	3,3	3	3,0	77,7	—	—



Название паразита	Орган	7 дней			2 месяца		
		вскрыто 30 экз.			вскрыто 18 экз.		
		% зараже- ния	интенсив- ность заражения		% зараже- ния	интенсив- ность заражения	
мин. макс.	сред- няя		мин. макс.	сред- няя			
<i>Dactylogyrus crucifer</i>	жабры	—	—	—	16,6	1	1,0
<i>Gyrodactylus</i> sp.	—	—	—	27,7	1—2	1,6
<i>Vucephalus polymorphus</i>	—	—	—	11,1	1	1,0
<i>Allocreadium isoporum</i>	кишечник	—	—	—	5,5	1	1,0
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	—	—	—	22,2	1	1,0

Однако заражение этими паразитами через 2 месяца не сходило на нет, как это имело место на Миккельском озере, но наоборот, достигало 77,7%. У 2-месячных мальков плотвы кроме триходин встретилось еще пять паразитов с прямым циклом и один паразит, активно проникающий в хозяина (*Vucephalus polymorphus*). Кроме того, в отличие от плотвы Миккельского озера, у нее уже и на этой стадии обнаружены (по одному экземпляру) два вида паразитов, заражение которыми связано с поеданием животной пищи. Это дигенетический сосальщик *Allocreadium isoporum* и ленточный червь *Caryophyllaeides fennica*.

Данные по паразитофауне молоди уклей (*Alburnus alburnus*) нельзя считать достаточно полными. В Миккельском озере мы на 15 исследованных уклейках в возрасте 1 месяца обнаружили только одну триходину. У полуторамесячных мальков из Пертозера (табл. 10) мы обнаружили два вида *Dactylogyrus* (*D. parvus* и *D. nanus*) два вида *Gyrodactylus* (на поверхности тела, на плавниках и на жабрах) и *Trichodina megamicronucleata*. Все пять видов паразитов, обнаруженных нами на молоди уклей, развиваются без смены хозяев.

Таблица 10

Паразитофауна молоди уклей (Пертозеро)

Название паразита	Орган	1,5 месяца		
		вскрыто 15 экз.		
		% зараже- ния	интенсив- ность заражения	
мин. макс.	сред- няя			
<i>Trichodina megamicronucleata</i>	жабры	13,3	—	—
<i>Dactylogyrus parvus</i>	26,6	1—2	1,7
<i>Dactylogyrus nanus</i>	жабры, поверх- ность тела	66,6	1—14	4,2
<i>Gyrodactylus</i> sp.	плавники, жабры	13,3	1—3	2,0

Весьма своеобразно протекает изменение паразитофауны у молоди щуки (*Esox lucius*) (табл. 11). Уже 20% 7—10-дневных личинок щук были заражены триходинной (*T. megamicronucleata*). Это лишний раз

Таблица 11

Изменение паразитофауны щуки в зависимости от возраста

Название паразита	Орган	Возраст 7—10 дней			Возраст 2 недели—1 месяц			Возраст 2,5 месяца			Возраст 1 год		
		вскрыто 15 экз.			вскрыто 11 экз.			вскрыто 2 экз.			вскрыто 10 экз.		
		% зара- жения	интенсив- ность зара- жения		% зараже- ния	интенсив- ность зара- жения		% зара- жения	интенсив- ность зара- жения		% зара- жения	интенсив- ность зара- жения	
мин. макс.	сред- няя		мин. макс.	сред- няя		мин. макс.	сред- няя		мин. макс.	сред- няя			
<i>Chloromyxum esocinum</i> . . .	желчный пузырь	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30,0	—	—
<i>Myxidium lieberkühni</i>	мочевой пузырь	—	—	—	—	—	—	2,0	—	—	90,0	—	—
<i>Myxosoma dujardini</i>	жабры	—	—	—	—	—	—	1,0	—	—	40,0	—	—
<i>Henneguya psorospermica</i> . .	"	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20,0	—	—
<i>Trichodina percarum</i>	"	—	—	—	18,2	—	—	—	—	—	10,0	—	—
<i>Trichodina megamicronucleata</i>	жабры, плавники	20	—	—	72,7	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tetraonchus monentoron</i> . . .	жабры	—	—	—	9,1	2	2,0	—	—	—	20,0	1—12	11,0
<i>Azygia lucii</i>	кишечник	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40,0	2—3	2,5
<i>Diplostomulum spathaceum</i> . .	хрусталик	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Diplostomulum clavatum</i> . . .	стекловид- ное тело	—	—	—	—	—	—	1,0	11	11,0	40,0	2—8	4,0
<i>Diphyllobothrium latum</i> . . .	стенка ки- шечника	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10,0	1	1,0
<i>Proteocephalus sp.</i>	кишечник	—	—	—	8,2	1—3	2,0	—	—	—	20,0	2—40	21,0
<i>Acanthocephalus lucii</i>	"	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10,0	2	2,0
<i>Camallanus lacustris</i>	"	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10,0	1	1,0
<i>Ergasilus sieboldi</i>	жабры	—	—	—	—	—	—	1,0	6	6,0	80,0	3—59	17,4

подтверждает, что у пресноводных рыб раньше всего наступает заражение паразитами с прямым циклом развития.

У щулят в возрасте от 2 недель до 1 месяца к триходинам прибавляется еще два вида паразитов с прямым циклом (*Trichodina perca-gium* и *Tetraonchus monentogon*). Однако уже в этом возрасте появляются первые кишечные паразиты. Это ленточный червь из рода *Proteocephalus*, промежуточным хозяином которого являются планктонные рачки. Столь раннее заражение щуки этим паразитом связано с исключительно интенсивным питанием мальков щуки этого возраста планктоном. Данные о сеголетках щуки в возрасте 2,5 месяца очень неполные — вскрыто всего 2 экземпляра. Однако даже по этим двум вскрытиям можно увидеть, что в этом возрасте появляются специфичные для щуки слизистые споровики *Muxidium lieberkühni* и *Muxosoma dujardini*. Паразитофауна щуки в возрасте 1 года качественно почти ничем не отличается от паразитофауны взрослой щуки. Единственным существенным отличием является присутствие в кишечнике годовиков щуки ленточных червей из рода *Proteocephalus*. Эти черви, которыми щука заразилась в первые месяцы жизни, достигают к данному времени половой зрелости. В дальнейшем они уже в кишечнике у более взрослых щук не встречаются, так как последние перестают питаться планктоном, переходя целиком на животную пищу.

По окуню (*Perca fluviatilis*) в нашем распоряжении имелся довольно богатый материал по возрастной изменчивости паразитофауны этой

Таблица 12

Изменение паразитофауны окуня в зависимости от возраста

Название паразита	Орган	Возраст 1—1,5 месяца			Возраст 2—2,5 месяца			Возраст 1+		
		вскрыто 24 экз.			вскрыто 15 экз.			вскрыто 14 экз.		
		% заражения	интенсивность заражения		% заражения	интенсивность заражения		% заражения	интенсивность заражения	
	мин. макс.	средняя		мин. макс.	средняя		мин. макс.	средняя		
<i>Zschokkella nova</i>	желчный пузырь	4,2	—	—	—	—	—	7,1	—	—
<i>Muxobolus pseudo-dispar</i>	почки	—	—	—	6,6	—	—	—	—	—
<i>Henneguya psorospermica</i>	жабры	—	—	—	6,6	—	—	—	—	—
<i>Trichodina perca-gium</i>	жабры, плавники	70,8	—	—	46,6	—	—	92,8	—	—
<i>Trichodina megamicro-nucleata</i>	жабры, плавники	37,5	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Trichodina urinaria</i>	мочевой пузырь	4,2	—	—	—	—	—	28,5	—	—
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>	жабры	—	—	—	—	—	—	21,4	1	1,0
<i>Diplostomulum spathaceum</i>	хрусталик	—	—	—	—	—	—	42,8	1—9	3,7
<i>Diplostomulum clavatum</i>	стекловидное тело	—	—	—	6,6	5	5,0	—	—	—

Название паразита	Орган	Возраст 1—1,5 месяца			Возраст 2—2,5 месяца			Возраст 1 +		
		вскрыто 24 экз.			вскрыто 15 экз.			вскрыто 14 экз.		
		% зараже- ния	интенсив- ность зара- жения		% зараже- ния	интенсив- ность зара- жения		% зараже- ния	интенсив- ность зара- жения	
			мин. макс.	сред- няя		мин. макс.	сред- няя		мин. макс.	сред- няя
<i>Tetracotyle percae</i>	почки	—	—	—	—	—	—	7,1	1	1,0
<i>Tetracotyle variegata</i>	ткани внутрен- них ор- ганов	8,3	1—2	1,5	26,6	1—4	2,2	14,3	1—2	1,5
<i>Bunodera luciopercae</i>	кишеч- ник	—	—	—	26,6	1—5	2,2	—	—	—
<i>Triacnophorus podulosus</i> 1.	печень	—	—	—	20,0	1—2	1,3	7,1	1	1,0
<i>Proteocephalus percae</i>	кишеч- ник	4,2	1	1,0	—	—	—	28,5	1—3	1,5
<i>Glochidium</i>	жабры	—	—	—	—	—	—	7,1	1	1,0

рыбы (табл. 12). К сожалению выпали самые ранние ее личиночные стадии. Наиболее молодые исследованные нами окуни имели возраст от 1 до 1,5 месяца. Они были сильно заражены двумя видами триходин (*Trichodina megamicronucleata* и *T. percarum*). Кроме этих паразитов, обнаружены еще два вида с прямым циклом (*Trichodina urinaria* и *Zschokkella pova*) и один вид, активно проникающий в хозяина (*Tetracotyle variegata*). Наконец, у одного окуня был обнаружен 1 экземпляр *Proteocephalus*, которого он получил при поедании планктонных рачков. У окуней в возрасте 2—2,5 месяца зараженность триходинами заметно уменьшается (*Trichodina urinaria* и *T. megamicronucleata* исчезают вовсе). Появляются еще два вида паразитов с прямым циклом: *Muxobolus pseudodispar* и *Henneguya psorospermica* и один вид, активно проникающий в хозяина — *Diplostomulum clavatum*. Сравнительно большой процент заражения дают у окуня этого возраста два вида паразитов, заражение которыми связано с поеданием промежуточных хозяев. Это личинка ленточных червей *Triacnophorus podulosus* и дигенетический сосальщик *Bunodera luciopercae*.

Паразитофауна годовиков окуня в общих чертах уже приближается к паразитофауне взрослых рыб, отличаясь только отсутствием паразитов характерных для хищных рыб и, по всей вероятности, случайным отсутствием *Sammallanus lacustris*, который вообще в Миккельском озере сравнительно редок. Отсутствие *Bunodera luciopercae* объясняется тем, что исследование годовиков происходило в конце июня, когда этот паразит в кишечнике рыб не встречается.

Примерно тот же характер носят возрастные изменения паразитофауны ерша (*Acerina ceppus*) (табл. 13). Но у ершей в возрасте 1—1,5 месяца процент заражения кишечным паразитом *Proteocephalus ceppus* оказался выше (21%), чем у окуней того же возраста (4,2%). Это косвенным образом свидетельствует о том, что первое заражение этим паразитом наступило несколько раньше. Однако общее преобладание паразитов с прямым циклом (*Trichodina percarum*, *T. megamicronucleata*, *Gyrodactylus*, *Muxosporidia* gen. sp. и *Ergasilus* sp.) и высокий процент

Таблица 13

Изменение паразитофауны ерша в зависимости от возраста

Название паразита	Орган	Возраст 1—1,5 месяца			Возраст 2—2,5 месяца			Возраст 1+		
		вскрыто 19 экз.			вскрыто 16 экз.			вскрыто 15 экз.		
		% заражения	интенсивность заражения		% заражения	интенсивность заражения		% заражения	интенсивность заражения	
мин. макс.	средняя		мин. макс.	средняя		мин. макс.	средняя			
<i>Myxidium preifferi</i> .	почки	—	—	—	6,2	—	—	—	—	—
<i>Myxosporidia</i> gen. sp. (плазмодии)	желчный пузырь	10,5	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Trichodina percarum</i>	жабры, плавники	94,4	—	—	93,7	—	—	86,6	—	—
<i>Trichodina megamicronucleata</i>	жабры, плавники	88,8	—	—	—	—	—	13,3	—	—
<i>Dactylogyrus macracanthus</i>	жабры	—	—	—	12,5	1	1,0	40,0	1—10	4,0
<i>Gyrodactylus</i> sp.	"	15,7	1	1,0	37,5	1—9	4,5	—	—	—
<i>Bunodera lucio-percae</i>	кишечник	—	—	—	12,5	1—13	7,0	—	—	—
<i>Diplostomulum spathaceum</i>	хрусталик глаза	—	—	—	12,5	2—8	5,0	6,6	1	1,0
<i>Diplostomulum clavatum</i>	стекловидное тело	—	—	—	—	—	—	6,6	1	1,0
<i>Tetracotyle variegata</i>	полость тела, ткани внутренних органов	—	—	—	68,7	3—30	14,7	33,3	2—7	4,6
<i>Proteocephalus cernuae</i>	кишечник	21,0	1—2	1,5	18,7	1	1,0	26,6	1	1,0
<i>Ergasilus sieboldi</i>	жабры	5,2	1	1,0	—	—	—	—	—	—

заражения некоторыми из них (триходины 94,4% и 88,8%) неоспоримо свидетельствуют о том, что и у ерша раньше всего наступило заражение именно паразитами с прямым циклом, не имеющими промежуточных хозяев.

У ерша в возрасте 2—2,5 месяца *Trichodina megamicronucleata* исчезла, но зато появились еще два вида паразитов с прямым циклом (*Myxidium pfeifferi* и *Dactylogyrus macracanthus*) и два вида, активно проникающих в хозяина (*Diplostomulum spathaceum* и *Tetracotyle variegata*). К кишечным паразитам прибавилась *Bunodera lucio-percae*. Паразитофауна годовика почти ничем не отличается от паразитофауны взрослых ершей. Отсутствие *Bunodera lucio-percae* связано с сезоном исследования.

Из 15 налимов в возрасте 7—10 дней 60% были заражены триходиной (*T. megamicronucleata*). Таким образом, и у этого вида рыбы

раньше всего происходит заражение паразитами с прямым циклом развития.

Изложенный выше материал показывает, что у всех изученных нами пресноводных рыб из озер Карелии наблюдается одна и та же закономерность возрастных изменений паразитофауны. Раньше всего происходит заражение паразитами с прямым циклом или активно проникающими в хозяина.

На такого же рода закономерности указывают Столяров (1936) для карпа, карася и линя из ропшинского рыбопитомника (Ленинградская область), Ляйман (1946) — для карпа из рыбхозов Московской области, Агапова (1948) — для карпа и сазана алма-атинского карпового питомника, Малевницкая (1952) — для карпа из рыбхозов восточных областей Украины, Ивасик (1954) — для карпа из рыбхозов западных областей Украины и, наконец, Гецевичюте (1954) — для леща, плотвы, красноперки, густеры, уклей, сырты, язя и щиповки из залива Куршю-Марес (Куршес-гафф).

Подведем итоги рассмотренного материала по возрастным изменениям паразитофауны рыб.

Сформулированное Догелем правило, согласно которому животные раньше всего заражаются паразитами, которые не требуют для своего развития промежуточных хозяев или же активно проникают в хозяина, справедливо для всех исследованных нами пресноводных и некоторых морских рыб (колюшка). Экологическими причинами, обуславливающими указанную закономерность, являются: а) большая вероятность заражения теми паразитами, которые сами активно отыскивают своего хозяина; б) меньшая величина спор паразитических простейших и яиц геогельминтов по сравнению с беспозвоночными, являющимися промежуточными хозяевами биогельминтов. Это способствует более раннему проникновению первых в самых молодых и небольших по размеру хозяев. Поедание же беспозвоночных — промежуточных хозяев — становится возможным лишь по достижении рыбой определенных размеров.

Необходимым экологическим условием для осуществления этой закономерности является наличие или прямого контакта между молодью и старшими возрастами хозяина, или же, по крайней мере, их пространственная близость. Это условие обычно имеет место у большинства пресноводных рыб и у некоторых морских прибрежных рыб (например, колюшки).

Однако в ряде случаев конкретная экологическая обстановка препятствует непосредственному заражению молоди рыб паразитами с прямым циклом развития. В этих случаях указанная выше последовательность формирования паразитофауны в постэмбриональном онтогенезе рыбы частично или полностью нарушается. Основным фактором является при этом отсутствие контакта между молодью и взрослыми рыбами. В таких случаях более благоприятные условия для инвазирования имеют те паразиты, которые могут использовать для перехода на молодь рыбы других животных — промежуточных хозяев, являющихся как бы передатчиками паразитов с одной рыбы на другую. Для такого рода паразитов уже не обязательно одновременное пребывание взрослых рыб и их молоди в одном и том же районе. Поэтому подобные отношения чаще всего наблюдаются у морских рыб, где между старшими возрастами и мальками имеет место значительная пространственная изоляция (треска, сайда, сельдь и др.). При этом мальки в первую очередь заражаются паразитами путем поедания промежуточных хозяев. Пространственная изоляция от взрослых рыб и особые, свойственные молоди, экологические условия (например, прохождение литоральной

стадии тресковыми) приводят в ряде случаев к тому, что у мальков появляется особая „личиночная паразитофауна“, полностью или частично исчезающая у старших возрастов.

Итак, среди рыб можно различить два основных типа возрастных изменений паразитофауны: „пресноводный“, когда в первую очередь происходит заражение паразитами с прямым циклом развития или активно инвазирующих хозяина, и „морской“, когда прежде всего появляются паразиты, заражение которыми связано с поеданием промежуточных хозяев.

В отношении проходных рыб можно считать, что у основной массы их (лососевые, корюшка, осетровые) возрастные изменения паразитофауны, благодаря отсутствию контакта между взрослыми особями и молодью, идут по тому же типу, что и у подавляющего большинства морских рыб. Правда у лосося и кумжи нашего Севера такой характерной картины возрастной динамики паразитофауны, как у морских рыб, или, например, у корюшки, являющейся так же проходной рыбой, нет. Их молодь во время пребывания в реках может получить некоторых характерных для всего семейства паразитов с прямым циклом развития (*Discocotyle sagittata*, *Tetraonchus borealis* и др.) от других видов пресноводных лососевых, живущих в этих водоемах. Однако и в данном случае у молодки лосося и кумжи имеет место преобладание паразитов, заражение которыми связано с пищей.

С иными закономерностями мы сталкиваемся у угря (Догель, 1936), личинки которого, хотя территориально и оторваны от взрослых, но в это время не питаются и поэтому также лишены возможности заражаться паразитами, связанными с пищей. Когда же угорь начинает питаться сравнительно крупными беспозвоночными, имеет место территориальная близость и контакт с более взрослыми особями, от которых молодь и получает в первую очередь паразитов с прямым циклом (*Myxidium giardi*, *Gyrodactylus* sp. и др.). Таким образом, у угря, в отличие от других проходных рыб, изменение паразитофауны идет по типу пресноводных рыб.

Какие же факторы прежде всего способствуют более раннему или более позднему заражению молодки рыб теми или иными паразитами?

Мы уже не раз упоминали, что для заражения молодки паразитами с прямым циклом развития требуется контакт молодки с взрослыми рыбами или территориальная близость к ним.

Для заражения паразитами, активно инвазирующими хозяина, необходима территориальная близость молодки уже не к взрослым рыбам, а к первым промежуточным хозяевам этих паразитов.

Наконец, для заражения молодки рыб паразитами, связанными с пищей, необходимы не только близость промежуточных хозяев, но и некоторые другие факторы. Это в первую очередь достаточно крупные размеры рыбы, создающие возможность поедания промежуточных хозяев, и большое количество последних в пище рыбы, увеличивающее возможность заражения рыбы этими паразитами. И тот и другой фактор в большой степени связаны с интенсивностью питания молодки рыбы.

Поэтому заражение паразитами, связанными с поеданием пищи, происходит на самых ранних стадиях именно у тех рыб, молодь которых интенсивно питается. Мы уже обращали внимание на сильное заражение сеголетков наваги и бычка. Среди пресноводных рыб заметно выделяется щука, которая уже в возрасте 2-х недель заражается ленточным червем из рода *Proteocephalus*. Первое заражение окуня представителем этого рода происходит в возрасте 1—1,5 месяца, а ерша — несколько раньше, так как последний в этом возрасте заражен уже на 21%. Если мы срав-

ним интенсивность питания этих рыб, то окажется, что на 1 кг веса тела у мальков щуки в мае месяце приходится в желудке 175 г зоопланктона, у мальков ерша в августе — 17,6 г зоопланктона, а у мальков окуня в этом же месяце — 12,3 г зоопланктона. Этот пример наглядно иллюстрирует тот факт, что чем интенсивнее питание у молоди, тем раньше наступает заражение ее паразитами, связанными с пищей.

Сравнительный анализ возрастных изменений паразитофауны рыб позволяет, таким образом, утверждать, что ведущую роль в этом процессе играют экологические факторы.

ЛИТЕРАТУРА

- Агапова А. И. К вопросу изучения паразитарных заболеваний молоди рыб алма-атинского карпового питомника. Изв. АН Казахск. ССР; серия биолог., вып. 6, 1948.
- Быховская-Павловская И. Е. Влияние возраста на изменение паразитофауны у окуня. Паразитол. сборн. Зоолог. ин-та, 8, 1940.
- Гецевичюте С. И. Паразитофауна рыб залива Куршю-Марес. Автореферат диссертации. Ин-т биолог. АН Литовск. ССР, Вильнюс.
- Глухова В. М. Паразитофауна камбаловых рыб Белого моря. (Печатается в настоящем выпуске.)
- Горбунова М. Н. Возрастные изменения паразитофауны щуки и плотвы. Уч. зап. ЛГУ, № 7, серия биолог., вып. 3, 1936.
- Догель В. А. Зависимость распространения паразитов от образа жизни животных-хозяев. Сборн. в честь проф. Н. М. Книповича, (1885—1925), М., 1927.
- Догель В. А. Проблемы исследования паразитофауны рыб. Тр. Ленингр. об-ва естествоисп., т. 62, вып. 3, 1933.
- Догель В. А. Очередные задачи экологической паразитологии. Тр. Петергоф. биолог. ин-та, № 15, вып. 2, 1935.
- Догель В. А. Возрастные изменения паразитофауны угря в связи с вопросом о его миграциях. Уч. зап. ЛГУ, № 7, серия биолог., вып. 3, 1936.
- Догель В. А. Некоторые итоги работ в области паразитологии. Зоолог. журн., т. XVII, вып. 4, 1938.
- Догель В. А. Курс общей паразитологии. 2 изд. Учпедгиз, 1947.
- Догель В. А. Итоги и перспективы паразитологических исследований в Ленинградском университете. Вестн. ЛГУ, № 3, 1948.
- Догель В. А. и Каролинская К. Паразитофауна стрижа (*Arus arus*). Уч. зап. ЛГУ, № 7, серия биолог., вып. 3, 1936.
- Догель В. А. и Марков Г. С. Возрастные изменения паразитофауны новоземельского голца (*Salvelinus alpinus*). Тр. Ленингр. об-ва естествоисп., т. 66, вып. 3, 1937.
- Догель В. А. и Навцевич Н. Паразитофауна городской ласточки. Уч. зап. ЛГУ, № 7, серия биолог., вып. 3, 1936.
- Догель В. А. и Петрушевский Г. К. Опыт экологического исследования паразитофауны беломорской семги. Вопросы экологии и биоценологии, 2, 1939.
- Дубинин В. Б. Исследование паразитарной фауны хариуса в различные периоды его жизни. Уч. зап. ЛГУ, № 7, серия биолог., вып. 3, 1936.
- Дубинин В. Б. Изменения паразитофауны каравайки (*Plegadis falcinellus*), вызываемое возрастом и миграцией хозяина. Тр. Астраханск. гос. заповедн., вып. 2, 1938.
- Дубинин В. Б. Паразитофауна молоди осетровых рыб Нижней Волги. Уч. зап. ЛГУ, № 141, серия биолог., вып. 28, 1952.
- Дубинина (Горбунова) М. Н. Паразитофауна кваквы (*Nuisticorax nuisticorax*) и ее изменения в связи с миграцией хозяина. Зоолог. журн., т. 16, вып. 3, 1937.
- Дубинина М. Н. Экологическое исследование паразитофауны степной черепахи (*Testudo horsfieldi* Gray.) Таджикистана. Паразитол. сборн. Зоолог. ин-та АН СССР, 11, 1949.
- Дубинина М. Н. Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки дельты Волги. Паразитол. сборн. Зоолог. ин-та АН СССР, 12, 1950.
- Зехнов М. И. Динамика паразитофауны галки. Уч. зап. Вологодск. пед. ин-та, 1949.
- Ивасик В. М. Паразиты карпа в рыбхозах западных областей УССР и болезни, ими вызываемые. Тр. Научно-исслед. ин-та прудов. и озерно-речн. рыби. хоз., № 9, 1953.
- Киршенблат Я. Д. Закономерности динамики паразитофауны мышевидных грызунов. Изд. ЛГУ, 1938.
- Киршенблат Я. Д. К гельминтофауне закавказского хомяка (*Mesocricetus auratus brandti* Nehr.). Уч. зап. ЛГУ, серия биолог., вып. 19, 1949.

- Ляйман Э. М. Влияние возраста карпа на зараженность его паразитами. Гельминт. сборн. посв. К. И. Скрябину, 1946.
- Мазурович. Паразитические черви амфибий и их взаимоотношения с хозяевами и внешней средой. Изд. Киевск. гос. унив-та, 1951.
- Малевицкая М. А. Паразитарные заболевания молоди карпа в рыбхозах восточных областей Украинской ССР. Тр. научно-исслед. ин-та прудов. и озерно-речн. рыбн. хоз., № 8, 1952.
- Марков Г. С. Возрастные изменения паразитофауны новоземельской кайры. Тр. Ленингр. об-ва естествоисп., т. 66, вып. 3, 1937.
- Марков Г. С. Динамика паразитофауны скворца. Уч. зап. ЛГУ, № 11, серия биолог., вып. 11, 1939.
- Марков Г. С. и Рогоза М. Л. Микрзональные различия в паразитофауне травяной лягушки. Докл. АН СССР, 91 (1).
- Олигер И. М. Паразитофауна рябчика на севере Горьковской области. Уч. зап. ЛГУ, № 59, серия биолог., вып. 3, 1940.
- Павловский Е. Н. Организм как среда обитания. „Природа“, № 1, 1934.
- Петрушевский Г. К. Паразиты форели. Тр. Пед. ин-та им. Герцена, 1936.
- Победоносцев А. П. Сезонные и возрастные изменения паразитофауны домового воробья (*Passer domesticus*). Уч. зап. Пед. ин-та им. Герцена, т. 30.
- Решетникова А. В. Паразитофауна некоторых промысловых рыб Черного моря. Автореферат диссертаций. Л., 1954.
- Столяров В. П. Паразитарная фауна карповых рыб ропшинского рыбопитомника и ее хозяйственное значение. Тр. Ленингр. об-ва естествоисп., т. 63, вып. 3.
- Шульман С. С. Паразитофауна сельди, корюшки и наваги Белого моря. (Печатается в настоящем выпуске.)
- Шульман С. С. и Шульман-Альбова Р. Е. Паразиты рыб Белого моря. Изд. АН СССР, 1953.