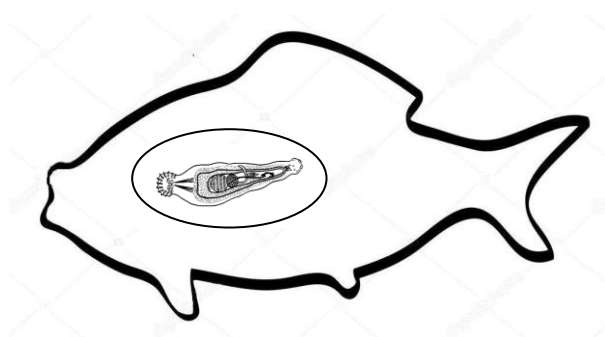


Муниципальное бюджетное учреждение дополнительного образования
Центр дополнительного образования детей «Искра»
городского округа Самара

В.П. ЯСЮК

ЭКОЛОГИЯ ДАКТИЛОГИРУСОВ



САМАРА- 2024

ЯСЮК В.П.

Экология дактилогирусов – Самара, 2024. – 42 с.

Настоящее издание посвящено описанию влияния разнообразных факторов окружающей среды на паразитов карповых рыб могогенетических сосальщиков рода *Dactylogyrus*.

© Ясюк В.П., 2024

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
СЕЗОННОСТЬ.....	6
Весна.....	7
Лето.....	10
Осень.....	14
Зима.....	15
СПЕЦИФИЧНОСТЬ.....	17
Видовое разнообразие дактилогирюсов и трофический спектр рыб- хозяев.....	17
Особенности заражения дактилогирюсами придонных и пелагических рыб в нерестовый период.....	19
Адаптивные возможности дактилогирюсов.....	22
Видовое разнообразие дактилогирюсов как отражение экологических условий водоёма.....	25
РЕГУЛЯЦИЯ ЧИСЛЕННОСТИ МИКРОПОПУЛЯЦИЙ ПАРАЗИТОВ В СИСТЕМЕ ДАКТИЛОГИРУС - РЫБА-ХОЗЯИН.....	27
Исходная плотность популяции дактилогирюсов.....	29
Доля перезимовавших яиц дактилогирюсов.....	29
Возраст рыбы.....	29
Глубинный фактор.....	29
Температура воды.....	30
Доля элиминируемых онкомирацидиев.....	31
Доля погибающих по различным причинам онкомирацидиев.....	31
Доля онкомирацидиев, способных инвазировать хозяина.....	31
Время жизни онкомирацидиев.....	31
Целенаправленный поиск онкомирацидиями рыбы-хозяина.....	32

Скученность рыбы на небольших площадях.....	32
Резистентность рыбы.....	32
Антибиоз.....	33
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	35

Посвящается
моему научному руководителю,
доктору биологических наук
Нине Алексеевне Изюмовой,
стоявшей у истоков изучения
экологии дактилогирусов

ВВЕДЕНИЕ

Идея написания настоящего издания возникла давно, ещё в 1980-х годах. Но в этот период времени не было достаточного для анализа и осмысления количества информации по экологии дактилогирусов, находившейся ещё на начальном этапе своего изучения. Да и стоявшая перед нами цель не позволяла отвлекаться от решения целого комплекса задач, обусловленных диссертационным исследованием видового состава и биологии дактилогирусов различных карповых рыб Саратовского водохранилища и некоторых других водоёмов бассейна Средней Волги. По прошествии большого отрезка времени сложившиеся условия и обстоятельства позволили осуществить давнюю идею в виде публикации под названием «Экология дактилогирусов». Конечно, это только первый шаг в обобщении уже имеющейся информации, но автор надеется, что в дальнейшем появятся другие информационные блоки в этом направлении и новым авторам будет от чего оттолкнуться на пути своих исследований.

СЕЗОННОСТЬ

Изучение сезонных изменений численности дактилогирусов карповых рыб проводилось в различных водоёмах бывшего СССР и России. Е.А. Богданова описала сезонные колебания численности дактилогирусов леща в низовьях р. Волги (1958), Н.А. Изюмова – у леща и чехони (1958), а затем плотвы (1959) и синца (1960) Рыбинского водохранилища. Изменения численности дактилогирусов у плотвы р. Днепр описаны Т.И. Комаровой (1964), у плотвы Ириклинского водохранилища – В.В. Кашковским (1966), у плотвы р. Оки – Т.Г. Марковой (1966). О.Д. Любарская изучала сезонные изменения численности дактилогирусов у леща Куйбышевского водохранилища (1968), А.С. Пашкевичуте – у леща р. Днепр (1969), Е.А. Румянцева – у плотвы оз. Куйто (1972), Ю.А. Стрелков и др. (1972) у плотвы оз. Врево, С.С. Шульман и др. (1974) у плотвы озёр Карелии. Г.Н. Доровских исследовал сезонную динамику численности дактилогирусов краснопёрки, леща и плотвы р. Вычегды (1988). С середины 1970-х годов Н.А. Изюмовой и её учениками на водохранилищах р. Волги вновь была проведена целая серия исследований сезонных изменений численности дактилогирусов у леща, плотвы, синца и чехони (Изюмова и др., 1977, 1979, 1979, 1982, 1985; Маштаков, 1980; Жарикова, 1986; Ясюк, 1990). В 1990-х годах сезонная динамика численности дактилогирусов карповых рыб Саратовского водохранилища изучалась А.В. Бурякиной (1995). В результате этих исследований был выделен целый ряд экологических факторов, оказывающих влияние на сезонную динамику инвазии дактилогирусами рыб-хозяев.

Видовое разнообразие дактилогирусов, паразитирующих у карповых рыб велико и в существующих рамках нереально предпринимать попытку анализа экологических факторов, ощутимо влияющих на сезонную динамику численности всех этих видов. Вследствие чего мы рассмотрим влияние экологических факторов на виды дактилогирусов леща, плотвы, синца и чехони, численность которых в разные сезоны года достаточна, чтобы получить достоверную инфор-

мацию. В основу анализа положены результаты наших наблюдений, проведённых в центральной части Саратовского водохранилища (Ясюк, 1990, 2006) (табл. 1).

Весна

В группе неполовозрелых рыб в течение весеннего периода наблюдается рост численности всех исследуемых видов дактилогирусов, чего нельзя сказать о рыбах половозрелых, готовящихся к нересту. Здесь имеют место две тенденции: дактилогирусы леща и плотвы наращивают, а дактилогирусы синца и чехони, наоборот, сокращают свою численность. Причины нарастания инвазии дактилогирусами леща и плотвы вполне объяснимы. К этому приводят: выход онкомирацидиев дактилогирусов из перезимовавших яиц (Мусселиус и др., 1970), инициированный нарастанием продолжительности светового дня (Изюмова и др., 1985), стимуляция репродуктивной активности дактилогирусов в связи с повышением температуры воды и в результате воздействия половых гормонов рыб-хозяев (Изюмова и др., 1978), формирование нерестовых стай и концентрация в период нереста на ограниченных площадях значительного количества рыб, а также нарастание количества иммунодефицитных особей в популяциях нерестующих рыб (Микряков и др., 1983; Микряков, 1984), что увеличивает вероятность инвазии рыб-хозяев и облегчает приживаемость онкомирацидиев дактилогирусов, осевших на жабрах. Но синец во время нереста находится, практически, в тех же условиях, что лещ и плотва, однако направленность инвазионного процесса у этого вида рыб прямо противоположна (Ясюк, 1987). И если учесть, что у неполовозрелой молоди синца, в нересте не участвующей, направленность инвазионного процесса аналогична таковой у леща и плотвы, то наличие ещё какого-то фактора, не только препятствующего новому заражению дактилогирусами, но и оказывающего в отношении этих паразитов дегельминтизирующее действие, очевидно.

Таблица 1

Сезонная динамика численности популяций дактилогирид (Саратовское водохранилище)

Виды дактилогирисов	Виды рыб	Группы рыб	Сезон																		
			Весна						Лето						Осень						
			Месяцы																		
			Апрель			Май-июнь			Июль			Август			Сентябрь			Октябрь			
И.	Э.	И.о.	И.	Э.	И.о.	И.	Э.	И.о.	И.	Э.	И.о.	И.	Э.	И.о.	И.	Э.	И.о.				
<i>D. auriculatus</i>	лещ	юв.	6.7	35.2	2.3	10.4	73.7	7.6	2.0	5.0	0.1	3.7	40.0	1.4	0	0	0	0	0	0	
		пол.	31.3	86.6	29.2	57.6	100	57.7	10.8	40.0	4.1	4.0	53.3	2.1	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. falcatus</i>	лещ	юв.	6.7	17.6	1.2	10.8	89.5	10.2	2.5	20.0	0.5	3.6	33.3	1.2	0	0	0	0	0	0	0
		пол.	26.7	73.3	19.6	23.6	100	23.6	11.4	46.6	5.3	10.0	40.0	4.0	0	0	0	2.0	6.7	0.1	
<i>D. wunderi</i>	лещ	юв.	2.0	5.8	0.1	15.7	78.9	12.4	3.4	35.0	1.2	15.1	46.6	7.1	0	0	0	2.0	6.6	0.1	
		пол.	33.1	100	33.1	71.6	100	71.7	14.6	93.3	13.6	31.0	93.3	28.9	6.3	46.6	2.9	4.7	40.0	1.8	
<i>D. zandti</i>	лещ	юв.	4.0	5.8	0.2	8.2	78.9	6.4	3.3	15.0	0.5	11.6	66.7	7.7	2.0	6.7	0.1	2.0	6.7	0.1	
		пол.	3.5	53.3	2.5	12.8	100	12.8	4.8	66.7	1.8	10.7	80.0	8.5	2.0	20.0	0.4	0	0	0	
<i>D. crucifer</i>	плотва	юв.	9.8	66.7	6.5	8.1	100	8.1	7.0	30.8	2.1	12.0	66.7	8.0	2.0	6.7	0.1	2.0	6.7	0.1	
		пол.	14.3	86.6	13.1	27.2	100	27.2	16.6	100	16.6	8.3	85.7	7.1	6.8	33.3	2.1	4.0	6.7	0.3	
<i>D. chranilowi</i>	си-нец	юв.	2.0	80	1.6	55.2	93.3	55.2	6.3	40.0	2.5	34.4	100	34.7	3.4	46.6	1.6	2.7	60.0	1.1	
		пол.	214.4	100	214.5	64.8	100	64.7	65.4	100	65.5	41.9	94.1	39.4	8.6	93.3	8.3	3.6	50.0	1.8	
<i>D. simplicimalleata</i>	че-хонь	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		пол.	53.1	100	53.1	20.8	90.0	18.8	7.4	36.8	2.7	41.0	100	82.0	14.4	100	14.4	10.6	46.7	4.9	

Примечание: юв. – ювенильные; пол. – половозрелые; И. – интенсивность инвазии (средняя в экз.) Э. – экстенсивность инвазии (в %); И.о. – индекс обилия (экз.); май-июнь – ввиду затяжной и холодной весны пробы отбирались в конце мая – начале июня, а результаты их анализа отнесены к весеннему сезону

Уточнение конкретного временного отрезка, в течение которого происходит освобождение рыб от дактилогирусов, показало, что он ограничен сроком непосредственного участия синца в икрометании и некоторым временем после него (табл. 2).

Таблица 2

Динамика заражённости дактилогирусами синца в нерестовый период

Время отбора проб	Преднерест	Нерест	Посленерест
Интенсивность (экз.)	55.5	24.0	27.0
Экстенсивность (%)	100	100	100

Снижается в период нереста уровень заражённости дактилогирусами и у чехони, хотя этот вид рыб нерестится в других условиях, нежели лещ, плотва и синец. Нерест чехони происходит в русловой части водохранилища на течении в придонных слоях воды (Мовчан, 1963). Однако по ряду признаков (пелагический образ жизни, олигофагия, узкая специфичность единственного вида дактилогирусов) мы объединяем чехонь в общую группу с синцом и считаем, что сходство инвазионных процессов у этих видов рыб в период нереста обусловлено действием единого фактора.

Если в период нереста, когда условия для инвазии синца оптимальны, нового заражения рыб не происходит, а, наоборот, численность дактилогирусов на половозрелых рыбах значительно снижается, то, следовательно, среда обитания для этих моногеней в указанный период становится в значительной степени неблагоприятной. Это с одной стороны препятствует развитию онкомирацидиев на рыбе-хозяине и приводит их к гибели, а с другой стороны способствует отмиранию части взрослых паразитов, что и приводит к снижению интенсивности инвазии дактилогирусами нерестующих рыб.

Так как у молоди синца в тот же период наблюдается увеличение численности дактилогирусов, то связь гибели паразитов с началом нереста рыбы-хозяина не вызывает сомнений.

Дактилогирусы за очень редким исключением паразиты жаберные, а, как известно, жабры рыб являются теми органами, через которые в значительной мере происходит выделение продуктов метаболизма. Так, практически, весь аммиак (до 90% и более) выводится у рыб через жабры (Vellas et al., 1974). Сравнение трофических спектров исследуемых рыб (табл. 3) позволяет заключить, что, во-первых, колебания уровня и, возможно, состава, выделяемых рыбой через жабры метаболитов у полифагов леща и плотвы гораздо более значительны, чем у олигофагов синца и чехони. Во-вторых, что дактилогирусы рыб-полифагов менее чувствительны к изменениям биохимического состава слизи, чем дактилогирусы рыб-олигофагов и, тем более, монофагов.

Таблица 3

Трофический спектр рыб-хозяев дактилогирусов

Вид рыб	Состав пищи
Синец	Зоопланктон, насекомые
Чехонь	Зоопланктон, насекомые, мелкая рыба
Лещ	Бентос, насекомые, водоросли, детрит
Плотва	Любые животные и растительные организмы

Лето

В первый летний месяц почти у всех исследованных нами видов и возрастных групп карповых рыб (исключение составили половозрелые синцы) наблюдалась тенденция к снижению численности дактилогирусов, несмотря на то, что любой вид паразитов согласно классификации В.Н. Беклемишева (1970) образует с рыбой-хозяином простые двучленные паразитарные системы. Каждая из таких систем, хотя и входит в ассоциацию, объединённую общим хозяином, является самостоятельной единицей с присущими только ей особенностями. Указанная тенденция неоднократно прослеживалась и другими исследователями, которые объясняли её приобретением рыбой постинвазионного иммунитета в результате весенней гиперинвазии дактилогирусами (Жарикова и др., 1980; Куперман и др., 1978). Однако в условиях наших наблюдений никакого сверхуров-

ня инвазии рыб-хозяев дактилогирусами не наблюдалось (табл. 1), даже, наоборот, показатели интенсивности инвазии в период пика заражения у леща, например, были довольно скромными, достигая лишь в отдельных случаях 500 дактилогирусов разных видов на одну рыбу. Но, ведь и рыба с таким количеством дактилогирусов достигала веса двух килограммов.

Экспериментальным путём Б.И. Куперман и Р.Е. Шульман (1978) показали, что в июле процесс инвазии леща Рыбинского водохранилища дактилогирусами *D. wunderi* в природных условиях и в аквариумах прямо противоположен. Если в природе происходит падение численности *D. wunderi*, то в аквариумах происходит её нарастание.

В наших наблюдениях условия, складывающиеся в июле, были, казалось бы, вполне благоприятны для процесса инвазии леща, плотвы и неполовозрелого синца дактилогирусами. После нереста эти рыбы продолжали встречаться в заливе постоянно. Температура воды в Чапаевском заливе Саратовского водохранилища, где мы проводили свои наблюдения, составляла 17,5°С и ни в коей мере не могла привести к замедлению выхода онкомирацидиев дактилогирусов из яиц. Следовательно, если условия для размножения дактилогирусов оставались достаточно благоприятными, а нового заражения не произошло, то, значит, уменьшилась вероятность контакта онкомирацидиев с рыбой-хозяином. Такое возможно по двум причинам – либо районы обитания онкомирацидиев дактилогирусов не посещались рыбой-хозяином, что в нашем случае не соответствует действительности, либо, несмотря на высокую численность яиц дактилогирусов и непродолжительное (ввиду оптимальной температуры воды) время их развития до выхода онкомирацидиев, был очень высок уровень элиминации, как яиц, так и онкомирацидиев дактилогирусов. По имеющимся данным (Волга и её жизнь, 1978) наиболее высока численность зоопланктона в волжских водохранилищах в первую половину лета, в этот же период времени значительно увеличивают свою численность и различные виды моллюсков. Экспериментальное исследование, проведённое В.Е. Судариковым, Е.М. Кармановой и О.П. Зазорно-

вой (1977) выявило роль моллюсков в элиминации яиц гельминтов (трематод), оказавшихся на дне водоёма. Экспериментальное исследование, проведённое нами (Ясюк, 1990) показало, что онкомирацидии успешно элиминируются хищными компонентами зоопланктона, в результате чего зоопланктон оказывает сдерживающее влияние на процесс заражения рыб дактилогирусами. Кроме моллюсков и хищных компонентов зоопланктона в элиминации яиц и свободно плавающих личинок гельминтов могут принимать участие круглые черви, насекомые и их личинки (Токовая, 1975; Токобаев и др., 1979; Илюшина, 1977, 1982; Сухачёва, 1962). Однако они не испытывают таких значительных, как в случае с зоопланктоном колебаний численности в июне и, по-видимому, их лимитирующее влияние на численность дактилогирусов всё же ближе к фоновому. Таким образом, июльская депрессия численности дактилогирусов у леща, плотвы и неполовозрелого синца обусловлена значительной степенью элиминации личиночных гемипопуляций этих моногеней хищными элементами зоопланктона в период его июньского максимума.

Аналогичная депрессия численности дактилогирусов у половозрелых синца и чехони обусловлена иной причиной. Эти виды рыб после нереста предпочитают держаться в толще воды в открытой части водохранилища, где питаются зоопланктоном, водными личинками насекомых, насекомыми, а также молодью рыб (Егерева, 1972; Ясюк, 1989). Здесь условия для контакта онкомирацидиев дактилогирусов с рыбой-хозяином крайне неблагоприятны, вследствие чего уровень заражённости дактилогирусами синца не повышается, а чехони значительно снижается.

В августе наблюдалась наиболее пёстрая картина динамики инвазии карповых рыб дактилогирусами. Исследование динамики дактилогирозной инвазии у молоди и половозрелых лещей, проведённое на примере наиболее распространённых видов моногеней *D. auriculatus*, *D. falcatus*, *D. wunderi*, *D. zandti* показало, что эти виды вполне можно объединить в две группы экологических двойников – *D. auriculatus*, *D. falcatus*, и *D. wunderi*, *D. zandti*. Первые два вида, имею-

щих более низкий температурный оптимум мы относим к холодолюбивым, вторые два вида, имеющих более высокий температурный оптимум – к эвритермным, т.е. к способным увеличивать свою численность в широком интервале температур (Ясюк, 1989). Если в случае с *D. auriculatus* и *D. falcatus* заражённость моногенами молоди увеличивается, а половозрелых рыб уменьшается, то в случае с *D. wunderi* и *D. zandti* как у молоди, так и у половозрелых рыб заражённость увеличивается. Дать удовлетворительное объяснение наблюдаемой в августе картине инвазии леща дактилогирусами не представляется возможным. Вероятно какая-то часть экологических факторов, участвующих в этом процессе, нами не была учтена.

Наблюдается значительное повышение уровня заражённости дактилогирусами молоди синца. В то же время уровень заражённости этими паразитами половозрелого синца по сравнению с июлем снижается. Рост численности моногеней у неполовозрелых рыб связан с заходом в заливы, где они обитают, синца старших возрастов и снижением здесь элиминирующего пресса зоопланктона в связи с июльской депрессией его численности. Синец старших возрастов продолжает нагуливаться в открытой части водохранилища и его эпизодические заходы в заливы во многом зависят от уровня режима водоёма. С повышением уровня воды в водохранилище он заходит в заливы, с понижением – покидает их. А понижения уровня воды бывают как сезонными, так еженедельными и даже суточными. Судя по картине инвазии, заходы синца старших возрастов в заливы кратковременны и дополнительного заражения рыб дактилогирусами в это время не происходит.

Аналогичная картина инвазии *D. crucifer* в августе наблюдается у разных возрастных групп плотвы. И в этом случае нарастание параметров дактилогрозной инвазии у молоди и снижение их у половозрелых рыб, по-видимому, обусловлено различиями в экологии возрастных групп рыб. Если молодь плотвы, сбиваясь в стаи, постоянно держится на неглубоких частях водоёма, то более

крупные половозрелые особи обитают на глубине и предпочитают держаться разобщённо.

Чехонь в водохранилище концентрируется в большие стаи и у неё начинается августовская кормовая миграция. Эта миграция, как отмечает Е.Н. Казанчев (1963) является более мощной, чем нерестовая. В августе чехонь вновь в значительных количествах появляется в заливах, где кормовая база значительно богаче, чем в открытой части водохранилища. Концентрация чехони в стаи и посещение этими стаями мелководных заливов – всё это создаёт благоприятные условия для контакта онкомирацидиев дактилогирусов с рыбой и приводит к усилению заражения её моногенеями.

Осень

В сентябре наблюдалось понижение температуры воды, связанное с сезонным изменением фотопериода – уменьшением продолжительности светового дня. И, несмотря на благоприятные как для холодолюбивых, так и эвритермных видов дактилогирусов температурные условия (температура воды на момент взятия проб составляла 14.9°C), у всех исследуемых нами видов карповых рыб отмечалось значительное снижение уровня паразитарной инвазии. Подобное явление могло возникнуть по следующим причинам – либо в сентябре у дактилогирусов уменьшилась яйцепродукция, что маловероятно, так как температура воды в этот период была оптимальной для размножения паразитов, либо часть яиц, отложенных дактилогирусами, перешла в состояние диапаузы. Иными словами, сезонное изменение фотопериода явилось сигналом для откладки дактилогирусами диапаузных яиц. Подобное влияние сезонных изменений фотопериода на репродуктивную функцию живого организма прослеживается у разных групп животных, как гомойотермных, так и пойкилотермных, как позвоночных, так и беспозвоночных (Hazard, Eddy, 1950; Beck, 1960; Данилевский, 1961; Farner, 1964).

В октябре на фоне понижения температуры воды (7°C на момент взятия проб) у плотвы, синца и чехони снижение численности дактилогирусов продолжилось. Среди рыб появилось значительное количество особей, свободных от этих моногеной. Отмечаемые у леща разных возрастных групп случаи регистрации отдельных видов дактилогирусов никак не сказывались на общей тенденции эпизоотического процесса, так как ввиду довольно низких показателей эти колебания находились в пределах ошибки, т.е. ниже допустимого уровня вероятности событий ($p < 0.05$). По имеющимся данным осеннее понижение температуры воды приводит к прекращению дактилогирусами откладки яиц и переходу их в состояние покоя (Жарикова, 1981).

Зима

Несмотря на то, что наши наблюдения закончились в октябре и в зимний период не проводились, за исходную точку можно принять результаты октябрьских исследований, тем более, что в зимние месяцы какое-либо значительное нарастание дактилогирозной инвазии нереально. Сопоставление октябрьских показателей заражения рыб дактилогирусами с апрельскими показателями позволяет нам предположить, что нарастание дактилогирозной инвазии началось ещё в марте, когда водохранилище покрыто льдом и рыба находится на местах зимовки. Оно было вызвано иными, чем повышение температуры воды причинами. В период апрельского взятия проб температура воды составляла всего 5°C . Она явно не соответствовала необходимому дактилогирусам оптимуму, а этап – яйцо дактилогируса – онкомираций ввиду низкой температуры воды был сильно растянут во времени. Е.П. Иешко, исследуя роль температура воды в биологии моногеной плотвы (1980) приходит к выводу, что весной наряду с прямым воздействием температурного фактора имеет место опосредованное влияние его на моногеной через организм рыбы-хозяина. О появлении молодых дактилоги-

русом на леще в марте свидетельствуют исследования Н.А. Изюмовой и Т.И. Жариковой (1985), которые считают это результатом развития перезимовавших яиц, а фактором, стимулировавшим такое развитие, предполагают не температуру, а увеличивающуюся продолжительность светового дня. Проведённое нами экспериментальное исследование показало, что дактилогирусы, изолированные от рыбы-хозяина, даже при низкой температуре воды (менее 0.5°C) реагируют на внесение в окружающую среду тестостерона откладкой сформированных яиц. Результаты эксперимента вполне согласуются с данными Н.А. Изюмовой и А.В. Маштакова (1978) о влиянии гормональной активности рыб-хозяев на численность дактилогирусов. Таким образом, формируется необходимая последовательность событий, о которых говорит Е.П. Иешко – увеличение продолжительности светового дня вызывает гормональную активность, необходимую для созревания половых продуктов рыб-хозяев, что, в свою очередь, стимулирует их паразитов – дактилогирусов к размножению.

СПЕЦИФИЧНОСТЬ

Специфичность дактилогирусов – явление хорошо известное, чего нельзя сказать о причинах, обуславливающих такое свойство паразитов. Исследователи по мере накопления фактов и появления новой информации о биологии и экологии дактилогирусов выявляли и продолжают выявлять всё новые и новые факторы, способствующие либо расширению, либо сужению круга хозяев этих паразитов (Быховский, 1957; Изюмова, 1969; Изюмова, 1970; Юнчис, 1971; Ясюк, 1989).

Видовое разнообразие дактилогирусов и трофический спектр рыб-хозяев

Видовое разнообразие дактилогирусов, инвазирующих тот или иной вид рыб-хозяев варьирует в широких пределах (Определитель ..., 1985). Наряду с видами рыб, на которых паразитирует только по 1-2 видам дактилогирусов, немало и таких видов рыб, на которых встречается по 5-8 и даже 10-12 видов этих гельминтов (Табл. 4).

Таблица 4

Видовое разнообразие дактилогирусов и трофический спектр рыб-хозяев

Вид рыб	Трофический спектр рыб	Количество видов дактилогирусов
Синец	Зоопланктон, насекомые	1
Чехонь	Зоопланктон, насекомые, мелкая рыба	1
Шемая каспийская	Зоопланктон, насекомые, мелкая рыба	1
Жерех обыкновенный	Рыба, насекомые	2
Белоглазка обыкновенная	Бентос	2
Горчак обыкновенный	Низшие водоросли	2
Гольян обыкновенный	Бентос, насекомые, водоросли	2
Линь	Бентос	2
Быстрянка	Зоопланктон, насекомые	3
Пескарь обыкновенный	Бентос, зоопланктон, икра	3
Подуст обыкновенный	Водоросли, личинки насекомых, икра	5
Елец обыкновенный	Водоросли, насекомые, бентос, икра	6

Уклея обыкновенная	Зоопланктон, насекомые, мальки, водоросли, икра	6
Краснопёрка	Водоросли, насекомые, бентос, икра	7
Сазан европейский	Бентос, моллюски, детрит, растительность, мальки	7
Язь	Насекомые, бентос, моллюски, рыба, лягушки, водоросли	8
Карась золотой	Растительность, бентос, зоопланктон, личинки насекомых	8
Густера	Личинки насекомых, бентос, зоопланктон, растительность	9
Лещ	Бентос, насекомые, водоросли, детрит	9
Голавль	Рыба, амфибии, насекомые, раки, растительность	9
Карась серебряный	Личинки насекомых, насекомые, бентос, растительность	10
Плотва обыкновенная	Любые животные и растительные организмы	12

Среди хозяев дактилогирусов встречаются рыбы не только с самой разнообразной трофической предпочитаемостью – планктофаги и бентофаги, зоофаги и фитофаги, но и с различной шириной трофического спектра – олиго- и еврифаги. Так, например, в пищевом спектре синца, чехони и шемаи каспийской, ведущих пелагический образ жизни преобладает зоопланктон (Казанчеев, 1963). В пищевом спектре густеры, леща, линя, ведущих придонный образ жизни преобладают бентические беспозвоночные (Егерова, 1972). В пищу таких рыб, как жерех, синец, чехонь входят только животные организмы, а горчак обыкновенный, являясь олигофагом, употребляет в пищу исключительно низшие водоросли (Мовчан, 1965; Васильева, 1999). В отличие от олигофага горчака обыкновенного плотву, сазана, карасей золотого и серебряного за их всеядность вполне можно отнести к еврифагам.

Сопоставление пищевой избирательности, или иначе ширины трофического спектра рыб-хозяев и видового разнообразия, инвазирующих их дактилогирусов указывает на явную взаимозависимость в паразитарной системе дактилогирус – рыба-хозяин указанных биотических факторов (Ясюк, 2002а, 2002б). У рыб олигофагов видовое разнообразие дактилогирусов меньше, чем у рыб-еврифагов.

Следовательно, видовое разнообразие дактилогирусов обусловлено широтой трофического спектра их рыб-хозяев.

В природе не так уж и редки случаи нарушения специфичности, т.е. случаи паразитирования дактилогирусов на несвойственных им рыбах-хозяевах (Иешко и др., 1982; Доровских, 1988; Ясюк, 1990; Мацаберидзе, 1990; Бурякина, 1995). При сопоставлении видового состава дактилогирусов, для которых отмечено паразитирование на несвойственных им хозяевах с видовым составом рыб-хозяев, обращает на себя внимание тот факт, что среди рыб присутствуют в основном полифаги, либо таких рыб-хозяев у дактилогирусов несколько. Паразитирование на несвойственных хозяевах дактилогирусов узкоспецифичных, инвазирующих только один вид рыбы-хозяина, являющейся либо моно-, либо олигофагом не встречается.

Трофической специализацией молоди рыб в первый год жизни обусловлено и паразитирование на ней дактилогирусов, неспецифичных для конкретных хозяев, описанное О.Н. Юнчисом (1971). Трофический спектр у молоди гораздо более однообразен, чем у взрослых рыб и представлен независимо от видовой принадлежности разными жизненными формами планктона. Единообразие питания молоди рыб обуславливает значительное сходство биохимического состава их слизи (Ясюк, 1989), приводя онкомирацидиев дактилогирусов, использующих при поиске своих хозяев хемотаксис (Изюмова, 1970) к «ошибкам», т.е. к инвазированию нехарактерных для них видов рыб.

Особенности заражения дактилогирусами придонных и пелагических рыб в нерестовый период

Анализ динамики численности дактилогирусов у придонных (леща и плотвы) и пелагических (синца и чехони) рыб в период нереста показал, что этот процесс у рыб с различными биотопическими характеристиками развивается в прямо противоположном направлении (Ясюк, 1989). Если у леща и плотвы в не-

рестовый месяц численность дактилогирусов явно возрастает, то у синца и чехони – напротив, снижается (Табл. 5). Причины нарастания инвазии дактилогирусами придонных рыб вполне объяснимы. К этому, в первую очередь, приводит скучивание в период нереста на ограниченных площадях значительного количества рыб, что, несомненно, благоприятствует процессу инвазии. Во вторую очередь, в период нереста в популяциях нерестующих рыб возрастает численность иммунодефицитных особей (Микряков и др., 1983; Микряков, 1984), что облегчает приживаемость онкомирацидиев дактилогирусов, осевших на жабры рыбы-хозяина.

Таблица 5

Динамика заражённости дактилогирусами леща и плотвы

Вид рыб	Вид дактилогирусов	Группа	Месяцы		
			Апрель	Май-июнь	Июль
Лещ	<i>D. wunderi</i>	1	0,05 / 5,8	6,2 / 7,9	0,6 / 35
		2	16,5 / 100	35,8 / 100	4,1 / 93,3
	<i>D. auriculatus</i>	1	1,8 / 35,2	3,8 / 73,7	0,05 / 15
		2	14,6 / 86,6	28,8 / 100	1,9 / 40
	<i>D. falcatus</i>	1	0,6 / 17,6	5,1 / 89,5	0,25 / 20
		2	9,8 / 73,3	11,8 / 100	2,7 / 46,6
	<i>D. zandti</i>	1	0,1 / 5,8	3,2 / 78,9	0,25 / 15
		2	1,7 / 53,3	6,4 / 100	1,6 / 66,6
Плотва	<i>D. crucifer</i>	1	3,7 / 66,6	4,1 / 100	1,1 / 30,8
		2	6,5 / 86,6	13,6 / 100	8,3 / 100

Примечание: 1 - молодь; 2 - половозрелые рыбы; в числителе - интенсивность инвазии в экз., в знаменателе - экстенсивность инвазии в %.

Но синец во время нереста находится, практически, в тех же условиях, что лещ и плотва, однако направленность инвазионного процесса у этого вида рыб прямо противоположна.

Наряду с синцом старших возрастов, участвующих в нересте, исследовалась и молодь этого вида рыб. Как оказалось, направленность инвазионного процесса в нерестовый период у молоди синца, в нересте не участвующей, аналогична таковой у леща и плотвы. Если у идущих на нерест синцов численность дактилогирусов снижается, то у молоди наоборот – растёт. Причём происходит не толь-

ко увеличение численности паразитов, но и нарастание числа заражённых рыб, т.е. экстенсивности инвазии (Табл. 6).

Таблица 6

Динамика заражённости дактилогирусами синца и чехони

Месяцы	Синец		Чехонь
	<i>D. chranilowi</i>		<i>D. simplicimalleata</i>
	молодь	половозрелые	половозрелые
Апрель	7,7 / 80	107,2 / 100	26,3 / 100
Май-июнь	27,6 / 93,3	32,4 / 100	9,4 / 90
Июль	1,7 / 40	32,7 / 100	1,3 / 37,5

Примечание: в числителе интенсивность инвазии (в экз.), в знаменателе экстенсивность инвазии (в %).

Снижается в период нереста уровень заражённости дактилогирусами и у чехони, хотя этот вид рыб нерестится в других условиях, нежели лещ, плотва и синец. Нерест чехони проходит в русловой части водохранилища на течении в придонных слоях воды (Мовчан, 1965). Однако по ряду признаков (пелагический образ жизни, олигофагия, узкая специфичность единственного вида дактилогирусов) мы объединили чехонь в общую группу с синцом, и считаем, что сходство инвазионных процессов у этих видов рыб в период нереста обусловлено действием единого фактора.

Уточнение конкретного временного отрезка, в течение которого происходит освобождение рыб от дактилогирусов, показало, что он ограничен сроком непосредственного участия синца в икрометании и некоторым временем после него (Табл. 7).

Таблица 7

Динамика заражённости дактилогирусами синца в нерестовый период

Время отбора проб	Преднерест	Нерест	Посленерест
Интенсивность (экз.)	55,5	24,0	27,0
Экстенсивность (%)	100	100	100

Таким образом, если в период нереста, когда условия для инвазии синца, участвующего в нересте оптимальны, но нового заражения рыб не происходит, а, наоборот, численность дактилогирусов на рыбах значительно снижается, то, следовательно, среда обитания для этих моногеней в указанный период становится в значительной степени неблагоприятной. Это препятствует развитию онкомирацидиев на рыбе-хозяине и приводит их к гибели. Это также вызывает отмирание части взрослых гельминтов.

Так как у молоди синца в этот же период наблюдается нарастание дактилогирозной инвазии, то связь ухудшения среды обитания дактилогирусов со вступлением рыбы-хозяина в нерест очевидна.

Дактилогирусы – паразиты (за очень редким исключением) жаберные, а, как известно, жабры рыб являются теми органами, через которые в значительной мере происходит выделение продуктов метаболизма. Так, практически весь аммиак (до 90% и более) выводится у рыб через жабры (Vellas et al. 1974). Сравнение трофических спектров синца и чехони, леща и плотвы (Табл. 1) позволяет заключить, что колебания уровня и, возможно, состава, выделяемых рыбой через жабры метаболитов у еврифагов леща и плотвы гораздо более значительны, чем у олигофагов синца и чехони.

Следовательно, во-первых, дактилогирусы рыб-еврифагов менее чувствительны к изменениям биохимического состава слизи, чем дактилогирусы рыб-олигофагов; во-вторых, специфичность дактилогирусов обусловлена биохимическим составом слизи рыбы-хозяина.

Адаптивные возможности дактилогирусов

Специфичность дактилогирусов – явление давно известное и достаточно широко освещено в научной литературе. Благодаря спискам видов дактилогирусов, приуроченных к определённым видам рыб-хозяев, опубликованным в соответствующих определителях паразитов рыб (1962; 1985), у исследователей сло-

жилося впечатление, что находки дактилогирусов на несвойственных хозяевах являются случайными попаданиями. Об том прямо сказано в последнем издании (1985) Определителя паразитов пресноводных рыб – "... сведения о паразитировании данного вида на указанном хозяине вызывают сомнение: это или случайное попадание, или ошибка в определении". Тем не менее, сомневаясь, паразитологи настойчиво указывали (Иешко и др., 1982) и продолжают указывать на случаи паразитирования дактилогирусов на несвойственных им хозяевах (Доровских, 1988; Бурякина, 1995), пытаюсь дать этим фактам соответствующее объяснение (Ясюк, 1991; Мацаберидзе, 1993).

В качестве примера нарушения специфичности рассмотрим явление паразитирования *Dactylogyrus auriculatus* – специфичного паразита леща на синце. Впервые этот факт был отмечен Б.Е. Быховским (1957), затем в 1965 году Ю.С. Донцовым и в 1984 году нами (Ясюк, 1989). Исследование синцов, на жабрах которых были обнаружены *D. auriculatus* выявило паразитирование в их кишечниках других нехарактерных для синца гельминтов – *Caryophyllaeus laticeps*. Развитие этих цестод происходит при участии олигохет в качестве промежуточных хозяев, поэтому только питание синца бентосом может вызвать его инвазию цестодами. Как известно синец, будучи пелагической рыбой, является зоопланктофагом и питание бентосом для него не характерно. В нашем случае такой переход синца на питание олигохетами был вызван происшедшим в середине лета 10-ти дневным ухудшением погоды, сопровождавшимся сильным волнением и грозовыми дождями. Часть *D. auriculatus*, обнаруженных на жабрах синца, имели в своих матках сформированные яйца.

Находка половозрелых моногеней интересна тем, что по имеющимся сведениям развитие онкомирацидиев дактилогирусов на несвойственных хозяевах у половозрелых червей не происходит (Изюмова, 1970).

Таким образом, полученные нами сведения свидетельствует о том, что находки *D. auriculatus* на синце никак нельзя отнести к категории "случайных по-

паданий". Инвазия синца *D. auriculatus* не случайна и обусловлена проявлением адаптивных возможностей этого вида дактилогирусов.

Переход синца на питание бентосом явно привёл к изменению биохимического состава его слизи. С одной стороны, онкомирацидии дактилогирусов, обладая способностью к хемотаксису, при поиске рыбы-хозяина ориентируются по её запаху (Изюмова, 1970; Ясюк, Изюмова, 1989), а с другой стороны, онкомирацидиям *D. auriculatus* для превращения в половозрелых червей необходимо ещё и полноценное питание, т.е. определённый биохимический состав слизи рыбы-хозяина.

При сопоставлении видового состава дактилогирусов, для которых отмечено паразитирование на несвойственных хозяевах с видовым составом рыб-хозяев обращает на себя внимание тот факт, что среди них присутствуют в основном еврифаги, либо таких рыб-хозяев у дактилогирусов несколько (Табл. 8).

Таблица 8

Специфичные и неспецифичные рыбы-хозяева дактилогирусов

Вид дактилогирусов	Вид специфичного хозяина	Вид неспецифичного хозяина
<i>D. auriculatus</i>	Лещ	Синец, жерех
<i>D. cornu</i>	Густера	Лещ
<i>D. cordus</i>	Елец	Язь
<i>D. crucifer</i>	Плотва	Верховка, елец
<i>D. fallax</i>	Голавль, густера, плотва, язь	Краснопёрка
<i>D. minor</i>	Быстрянка, укляя	Елец
<i>D. robustus</i>	Язь	Жерех
<i>D. romullosus</i>	Елец, плотва, язь	Жерех
<i>D. tuba</i>	Елец, жерех, язь	Плотва
<i>D. wunderi</i>	Лещ	Плотва

Паразитирование на несвойственных хозяевах дактилогирусов узкоспецифичных, инвазирующих только один вид рыбы-хозяина, являющейся олигофагом, не встречается.

Следовательно, потенциальная инвазионная способность отдельных видов дактилогирусов шире реальной.

Видовое разнообразие дактилогирусов как отражение
экологических условий водоёма

Приводимая в Определителе паразитов пресноводных рыб (1985) информация о видовом составе дактилогирусов, инвазирующих тот или иной вид рыб генерализована и, вследствие этого, не отражает реалий, присущих конкретным водоёмам, в которых обитают представители таких паразитарных систем. Сопоставление видового разнообразия дактилогирусов с рыб, обитающих в различных водоёмах России (Бурякина, 1995; Доровских, 1988; Изюмова и др., 1985; Кошева, 1961; Малахова, 1961; Маштаков, 1980; Стрелков и др., 1972; Черенкова, 1968; Шульман и др., 1974; Ясюк, 1989) показывает, что в конкретных водоёмах этот параметр никогда не совпадает с генерализованным аналогом (Табл. 9). Это и естественно – разные водоёмы предполагают разные условия существования для рыб-хозяев (в том числе и состав кормов), что, как мы видим, находит своё отражение в видовом разнообразии дактилогирусов. Т.е., всё так, как в своё время писал Б.Е. Быховский (1957) – "встречаемость паразита есть реализация его возможностей существования на данном хозяине в данных конкретных исторических условиях (которые ... обуславливают определённые экологические условия)".

Таблица 9

Видовое разнообразие дактилогирусов в отдельных водоёмах

Вид рыб	Количество видов дактилогирусов								
	Всего	Водоёмы							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Лещ	9	7	5	5	6	4	5		
Плотва	12	8	4	6	6			4	9
Густера	9	3	4	2	6				
Краснопёрка	7	3	1	1					
Язь	8	3	2	5					
Уклея	6	5	4	4					
Жерех	2	3	1						
Линь	2	2	1						
Карась серебряный	10	4	3						
Елец	6	1		7					

Примечание: 1 – Саратовское водохр., 2 – Куйбышевское водохр., 3 – р. Вычегда, 4 – Рыбинское водохр., 5 – Горьковское водохр., 6 – оз. Салонъярви, 7 – оз. Кончезеро, 8 – оз. Врево

Следовательно, видовое разнообразие дактилогирусов, инвазирующих определённый вид рыбы-хозяина в конкретном водоёме относится не к видовой, а к популяционной характеристике этого вида.

РЕГУЛЯЦИЯ ЧИСЛЕННОСТИ МИКРОПОПУЛЯЦИЙ ПАРАЗИТОВ В СИСТЕМЕ ДАКТИЛОГИРУС – РЫБА-ХОЗЯИН

Кризисные звенья жизненного цикла дактилогирусов паразитологам известны давно. Модель регуляции численности микропопуляций паразитов в системе дактилогирис – рыба-хозяин позволяет наглядно обосновать интуитивное знание слабых звеньев жизненного цикла дактилогирусов (Ясюк, 2019).

Предлагаемая Модель содержит 26 блоков, но специальное описание потребовалось только для 13 из них.

Исходная плотность популяции дактилогирусов

Исходная плотность популяции играет важную роль в размножении многих представителей животного мира. Здесь наблюдается обратная зависимость – с увеличением плотности популяции уменьшается продукция яиц на одну особь (самку). В случае с дактилогирисами этот фактор может иметь большое значение (Кашковский, 1982).

Так как после зимы численность дактилогирусов, а, следовательно, и плотность их популяции мала, то действие этого фактора будет направлено в сторону увеличения продукции яиц у каждого перезимовавшего гельминта.

В начале лета численность дактилогирусов значительно возрастает, увеличивается и плотность популяции, что приводит к снижению яйцепродукции.

Сигналом к размножению после зимы служит постепенное повышение температуры воды, которому предшествовали длительные стабильные низкие температуры воды. Повышение температуры воды приводит к усилению гормональной активности рыбы, что, в свою очередь, является сигналом к размножению дактилогирусов.

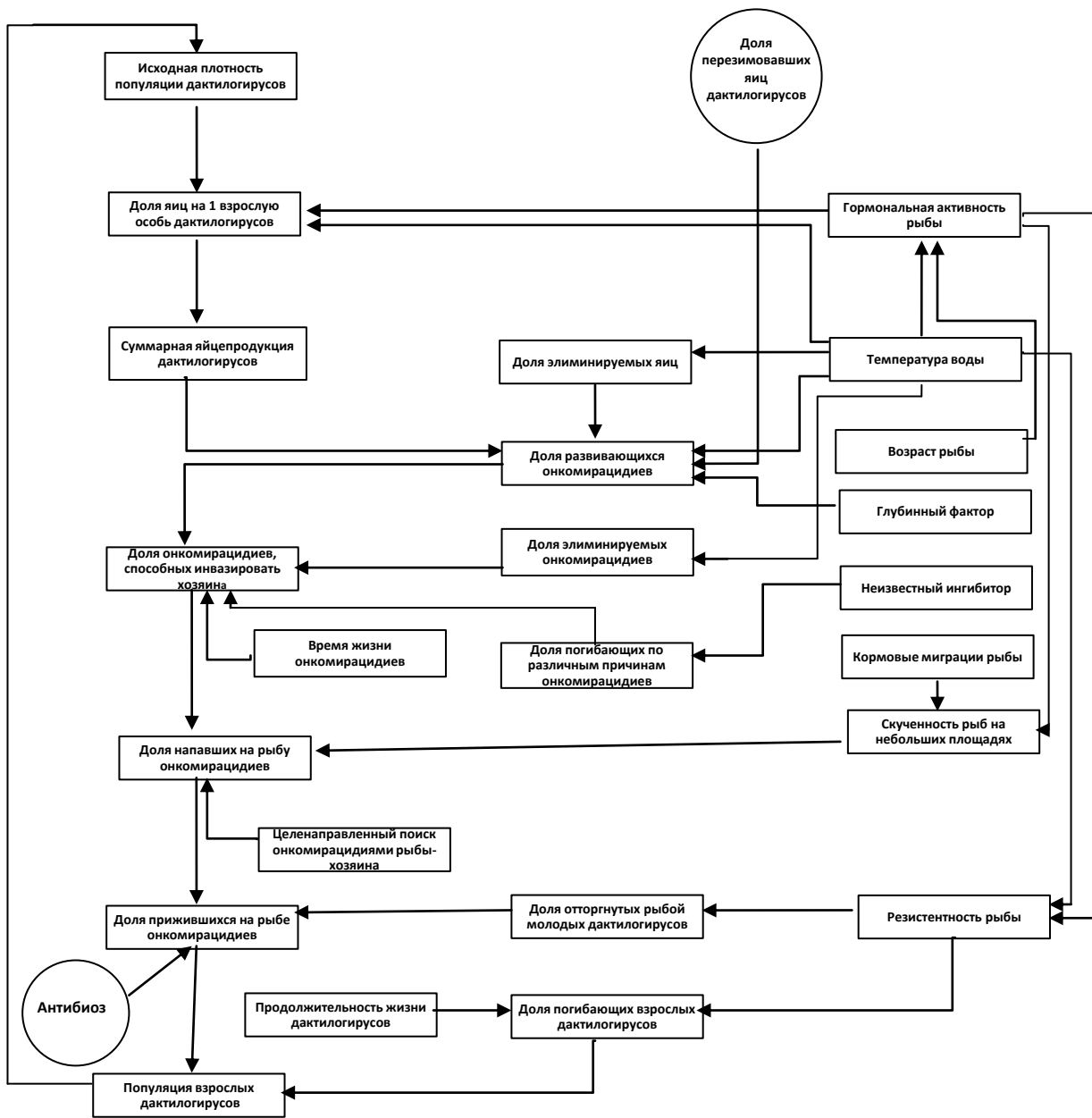


Рис. Модель регуляции численности паразитов в системе дактилогирус - рыба-хозяин

Доля перезимовавших яиц дактилогирусов

Известно, что часть яиц дактилогирусов перезимовывает на дне водоёмов. Весеннее повышение температуры воды приводит к выходу из перезимовавших яиц онкомирацидиев, которые в какой-то мере в первое время увеличивают численность и плотность личиночной гемипопуляции дактилогирусов, что совместно с фактором нерестового скопления рыбы повышает вероятность её инвазирования.

Фактор перезимовавших яиц дактилогирусов является временным и сезонным, поэтому в Модели входит лишь косвенно.

Возраст рыбы

Известно, что численность дактилогирусов выше на рыбе старших возрастов. По данным наших наблюдений эта тенденция прослеживается хорошо, хотя индекс обилия связан не непосредственно с возрастом рыб-хозяев, а со степенью их полового созревания, которое является прямым следствием возраста рыбы. Поэтому в Модели показано, что возраст рыбы влияет на популяцию паразита не непосредственно, а через фактор гормональной активности рыб.

Глубинный фактор

Заражение разных возрастных групп рыб-хозяев разными видами дактилогирусов связано с тем, что рыба молодь предпочитает держаться на мелководье, где условия благоприятны для выклева из яиц одних видов дактилогирусов. Старшие возрастные группы рыб держатся на более глубоких местах, где условия благоприятны для выклева из яиц других видов дактилогирусов. И, если по каким-либо причинам молодь рыб вынуждена проводить время на глубине, то у неё регистрируются виды дактилогирусов, более характерные для рыб старших

возрастов (Юнчис, 1977). Поэтому в Модели глубинный фактор влияет только на долю развивающихся онкомирацидиев.

Температура воды

Влияние этого абиотического фактора на популяции дактилогирусов многогранно. В зимний период низкие стабильные температуры воды, удерживают дактилогирусов в анабиотическом состоянии (Жарикова, 1986).

Весеннее повышение температуры воды приводит к выходу дактилогирусов из анабиотического состояния и к началу яйцепродукции. Повышение температуры воды также приводит к повышению гормональной активности у рыб, что, в свою очередь, тоже инициирует увеличение яйцепродукции дактилогирусов.

В летний период стабильная высокая температура воды благоприятно сказывается на репродуктивной функции многих видов дактилогирусов, однако среди них имеется и ряд видов, численность которых летом резко снижается. Это происходит потому, что, как видно из Модели, температура воды является не единственным фактором, определяющим яйцепродукцию у дактилогирусов.

Осенью температура воды начинает снижаться, что после стабильных длительных высоких летних температур является сигналом к биохимической перестройке в организме гельминтов, приводящей их к анабиотическому состоянию, а также к откладке ими диапаузных яиц, из которых онкомирацидий может выйти только после воздействия длительных стабильных низких зимних температур. Эти яйца осенью не участвуют в поддержании плотности популяции дактилогирусов, приводя к её снижению.

Низкие температуры воды отрицательно влияют на выклев онкомирацидиев из яиц, поэтому в Модели указано, что температура влияет на долю развивающихся онкомирацидиев.

Доля элиминируемых онкомирацидиев

Онкомирацидии являются составной частью зоопланктона и, естественно, элиминируются различными водными организмами. Интенсивность элиминации зависит от температуры воды. Например, интенсивность элиминации церкарий трематод падает с понижением температуры воды (Судариков и др., 1977). Поэтому весной и в середине осени, когда температуры воды низкие влияние этого фактора будет значительно меньше, чем летом.

Доля погибающих по различным причинам онкомирацидиев

Кроме элиминирующих организмов на численность онкомирацидиев оказывают влияние и другие ингибиторы, которые могут оставаться неизвестными. Поэтому этот фактор введён в Модель, но интенсивность его влияния оценить не представляется возможным.

Доля онкомирацидиев, способных инвазировать хозяина

Это количество онкомирацидиев, которое осталось после выклева из яиц и воздействия на них ингибирующих факторов, указанных в Модели.

Время жизни онкомирацидиев

Время жизни онкомирацидиев около суток, а инвазионными они вообще бывают в течение нескольких часов, поэтому наряду с долей онкомирацидиев, способных инвазировать хозяина этот фактор оказывает существенное влияние на долю попавших на рыбу онкомирацидиев, значительно сокращая её.

Целенаправленный поиск онкомирацидиями рыбы-хозяина

Так как продолжительность жизни дактилогирусов невелика – всего несколько месяцев и невелика также яйцепродукция одной особи дактилогирусов в сутки – до 10-15 яиц, то наиболее эффективным средством, позволяющим поддерживать численность популяции дактилогирусов, является целенаправленный поиск онкомирацидиями рыбы-хозяина с помощью хемотаксиса (Изюмова, 1969; Ясюк, 1989; Ясюк и др., 1989). Именно этот фактор повышает вероятность контакта онкомирацидия с рыбой-хозяином.

Скученность рыбы на небольших площадях

Такие скопления образуются весной в период нереста, летом - как кормовые (связанные с кормлением) скопления и осенью - как миграционные скопления. Весной и летом этот фактор играет важную роль в повышении уровня инвазии рыб дактилогирусами и в поддержании высокой плотности онкомирацидиев в посещаемых рыбой местах.

Резистентность рыбы

Иммунологические показатели организма снижаются в зависимости от созревания половых продуктов рыб, что сказывается на степени заражённости рыб паразитами (Микряков и др., 1983). В связи с нерестом у рыб значительно снижается уровень бактериостатического действия сыворотки крови, что приводит к понижению резистентности и увеличению количества молодых дактилогирусов, приживающихся на рыбе. Наиболее высока доля иммунодефицитных рыб в начале лета, в первое время после нереста. В дальнейшем иммунологические показатели рыб повышаются и к середине лета иммунодефицитные особи в популяции уже не встречаются. Это приводит к увеличению количества молодых

дактилогирусов, отторгнутых рыбой-хозяином и к сокращению продолжительности жизни взрослых гельминтов. Так как плотность популяции дактилогирусов после весеннего максимума инвазии достаточно высока, то ей соответствует и иммунный ответ рыбы-хозяина на новую инвазию дактилогирусами.

К концу нагульного периода уровень активности бактериостатического действия сыворотки крови рыб, а значит и резистентность повышаются и в течение зимы существенно не меняются.

Высокий уровень резистентности рыбы-хозяина осенью является одним из факторов, снижающих степень инвазии рыб дактилогирусами.

В Модели показано, что резистентность рыбы-хозяина связана с его гормональной активностью и оказывает воздействие на доли отторгнутых рыбой как молодых, так и взрослых дактилогирусов.

Антибиоз

Поток паразитов через всех особей, составляющих популяцию рыбы-хозяина неодинаков. Это явление вызывается различными причинами и служит препятствием к равномерному инвазированию популяции хозяев. Такими причинами могут быть климатические и экологические факторы, оказывающие влияние на вероятность контакта между хозяином и паразитом и наблюдающаяся среди хозяев изменчивость в отношении восприимчивости и смертности паразитов в процессе инвазии хозяина. Всё это приводит к перерасеянному распределению паразитов в популяции хозяина и сводит к минимуму влияние массового заражения, так как при этом основная масса паразитов сосредоточена в немногих особях хозяина и влияние паразитов на популяцию хозяина в целом оказывается менее значительным.

Скопление на отдельных особях рыб больших количеств дактилогирусов приводит к обострению межвидовых конкурентных взаимоотношений и, хотя это явление регистрируется на уровне микропопуляций, однако имеет отрица-

тельное значение для всей популяции в целом. Взаимодействие между представителями разных видов дактилогирусов, по всей вероятности, носит характер антибиоза. И, поскольку действие этого фактора дискретно, то в Модели он показан как действующий временно.

Анализ Модели убедительно показывает, что наиболее уязвимыми являются две стадии жизненного цикла дактилогирусов – развивающиеся онкомирацидии и онкомирацидии, способные инвазировать рыбу-хозяина.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Беклемишев В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. - М.: Наука, 1970. - 502 с.
2. Богданова Е.А. Сезонные изменения паразитофауны щуки и леща р. Волги // В кн. «Работы по гельминтологии». - М.-Л.: Наука, 1958. - С. 212-225.
3. Бурякина А.В. Паразитофауна рыб Саратовского водохранилища. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - СПб, 1995. - 22 с.
4. Быховский Б.Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. - М.-Л., 1957. - 502 с.
5. Васильева Е.Д. Природа России: жизнь животных. Рыбы. - М., 1989. - 640 с.
6. Волга и её жизнь / ИБВВ АН СССР; Гл. ред. Н.В. Буторин. - Л.: Наука, 1978. - 350 с.
7. Данилевский А.С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. - Л., 1961. - 243 с.
8. Доровских Г.Н. Паразиты рыб бассейна среднего течения реки Вычегды (фауна, экология, зоогеография). Автореф. дисс. ..., канд. биол. наук. - Л., 1988. - 21 с.
9. Егерова И.В. Распределение кормового бентоса и спектры питания рыб // Прилож. к кн.: Распределение и численность промысловых рыб Куйбышевского водохранилища и обуславливающие их факторы. // Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ, 1972. - Вып. XII. - Л. 8.
10. Жарикова Т.И., Силкина Н.И., Степанова М.А. Зависимость численности *Dactylogyrus spp.* (Dactylogyridae, Monogenea) от иммунофизиологического состояния хозяина *Carassius auratus* (L.) // Докл. АН СССР, 1980. - Т. 253. - № 2. - С. 161-166.

11. Жарикова Т.И. Влияние некоторых экологических и антропогенных факторов на биологию дактилогирид карповых рыб. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - М., 1981. - 18 с.

12. Жарикова Т.И. Экологический анализ дактилогирид леща Горьковского водохранилища. Деп. В ВИННИТИ 14/ХП 1986. № 7197-86 деп. ИБВВ АН СССР, 1986.

13. Иешко Е.П. Роль температуры в биологии моногеней (на примере *Dactylogyrus crucifer*) // В кн.: X конф. Укр. паразитол. общ-ва. Киев, 1980. Ч. 2. – С. 73-75.

14. Иешко Е.П., Малахова Р.П., Голицина Н.В. Экологические особенности формирования фауны паразитов озёр р. Каменной // В кн.: Экология паразитич. Организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск, 1982. С. 5-25.

15. Изюмова Н.А. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (лещ, чехонь, судак, окунь) // Тр. биол. ст. «Борок», 1958. Вып. 3.

16. Изюмова Н.А. Сезонная паразитофауна рыб Рыбинского водохранилища (плотва, ёрш) // Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959. - Вып 1 (4). – С.26-34.

17. Изюмова Н.А. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (щука, синец, густера) // Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1960. - Вып. 3 (6). – С. 18- 23.

18. Изюмова Н.А. О биологии и специфичности *Dactylogyrus chranilowi* Vuchowsky, 1931 // Паразитол. сб., 1969. - Т. 24. - С. 128-134.

19. Изюмова Н.А. О специфичности некоторых представителей рода *Dactylogyrus* Diesing, 1850 // Паразитология, 1970. - Т. 4. - Вып. 5. - С. 466-471.

20. Изюмова Н.А., Маштаков А.В., Жарикова Т.И. К вопросу о биологии дактилогирид леща // Болезни рыб и меры борьбы с ними: Мат. 2-й регион. научн.-произв. конф. по паразитам и болезням рыб и мерам борьбы с ними в Казахстане и реках Средней Азии. - Алма-Ата, 1977. – С. 66-68.

21. Изюмова Н.А., Маштаков А.В., Степанова М.А. Сезонность заражения рыб дактилогиридами в связи с физиологическим состоянием хозяев // 7 Всес. совещ. по паразитам и болезням рыб. Тез. докл. - Л., 1979. С. 72-73.
22. Изюмова Н.А., Маштаков А.В. Сезонная встречаемость дактилогиридов у леща, плотвы и синца Рыбинского водохранилища // Физиология и паразитология пресноводных животных // Тр. ИБВВ АН СССР. - Л., 1979. - Вып. 38 (41). – С. 34-45.
23. Изюмова Н.А., Жарикова Т.И. О некоторых особенностях распределения *Dactylogyrus anchoratus* и *D. chranilowi* [Monogenoidea (Beneden) Vuchowsky, 1937; Dactylogyridea Vuchowsky, 1937] на жабрах карася, карпа и синца // Гидробиологич. характеристики водохр. Волжского бассейна // Тр. ИБВВ АН СССР. - Л., 1982. - Вып. 46 (49). – С. 49-53.
24. Изюмова Н.А., Жарикова Т.И. О возрастной структуре популяций дактилогирид леща Волжского плёса Рыбинского водохранилища // Теоретич. и практич. проблемы изуч. гельминтов: Мат научн. конф. ВОГ. - М., 1985. - Вып. 35. – С. 66-68.
25. Илюшина Т.Л. Экспериментальное изучение роли водных насекомых как элиминатора личиночных стадий трематод // Тр. ГЕЛАН. 1977. - Т. 27. – С. 72-76.
26. Илюшина Т.Л. Церкарии трематод – кормовые объекты ручейников // Гельминты в пресноводных биоценозах. - М., 1982. – С. 27-39.
27. Казанчеев Е.Н. Рыбы Каспийского моря. - М., 1963. -168 с.
28. Кашковский В.В. Паразиты и болезни рыб Ириклинского водохранилища. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - Л., 1966. – 24 с.
29. Кашковский В.В. Сезонные изменения возрастной структуры популяции *Dactylogyrus amphibothrium* (Monogenea, Dactylogyridae). Паразитология, 1982. - Т. 16. - Вып. 1. - С. 35-40.
30. Комарова Т.И. Сезонная динамика некоторых видов рыб дельты Днепра // Тр. Укр. научн. общ-ва паразитологов, 1964. - Т. 3. – С. 74-90.

31. Кошева А.Ф. Паразитофауна Куйбышевского водохранилища в первый год существования // Тр. Куйбыш. мед. ин-та. Куйбышев, 1961. - Т. XVI. - Вып. 3. - С. 79-97.
32. Куперман Б.И., Шульман Р.Е. Опыт экспериментального изучения факторов, влияющих на размножение и численность дактилогирисов леща // Паразитология. 1978. - Т. 12. - С. 84-89.
33. Любарская О.Д. Эколого-паразитологические исследования паразитофауны рыб Волжского отрога Куйбышевского водохранилища. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - Казань, 1968. - 26 с.
34. Малахова Р.П. Сезонные изменения паразитофауны некоторых пресноводных рыб озёр Карелии (Кончезера). // Тр. Карельск. фил. АН СССР. - Петрозаводск, 1961. - Т. 30. - С. 55-78.
35. Мацаберидзе К.Г. Фауна моногеней пресноводных рыб Грузии. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. С.Пб., 1993. - 26 с.
36. Маркова Т.Г. Сезонные изменения паразитофауны плотвы р. Оки // Уч. зап. Рязанск. пед. ин-та. - 1966. - Т. 47. - С. 33-40.
37. Маштаков А.В. Гельминты промысловых рыб Горьковского водохранилища и сезонная динамика численности дактилогирид. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - М., 1980. - 21 с.
38. Микряков В.Р., Силкин Н.Ф., Силкина Н.И. Сезонные изменения иммуно-физиологических показателей синца // Теоретич. осн. аквакультуры. I Всесоюзн. симп. - М., 1983. - С. 18-26.
39. Микряков В.Р. Закономерности функционирования иммунной системы пресноводных рыб. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. - М., 1984. - 34 с.
40. Мовчан В.А. Жизнь рыб и их разведение. - М., 1966. - 349 с.
41. Мусселиус В.А., Птащук С.В. О развитии и специфичности *Dactylogyrus lamellatus* (Monogenoidea, Dactylogyridae) // Паразитология. 1970. - Т. IV. - Вып. 2. - С. 272-274.
42. Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. - М.-Л., 1962. - 776 с.

43. Определитель паразитов пресноводных рыб. - Л., 1985. - Т. 2. - 425 с.
44. Пашкевичуте А.С. Сезонные изменения фауны моногенетических сосальщиков леща и щуки // Проблемы паразитологии. - Киев, 1969. - Ч. II. – 212-220.
45. Румянцева Е.А. О годичных изменениях численности некоторых моногеней рода *Dactylogyrus* // Паразитология. 1972. - Т. 6. - Вып. 5. – С. 275-280.
46. Стрелков Ю.А., Лопухина А. М., Юнчис О.Н. Закономерности изменения фауны моногеней в зависимости от возраста хозяина и сезона года на примере дактилогирид плотвы // Природная очаговость болезней\ и вопросы паразитологии животных. - Ташкент, 1972. - Вып. 6. - Ч. 2. – С. 91-99.
47. Судариков В.Е., Карманова Е.М., Зазорнова О.П. Экспериментальное изучение моллюсков как элиминаторов церкарий трематод // Цестоды и трематоды (морфология, систематика, экология) // Тр. ГЕЛАН. 1977. - Т. 27. – С. 77-80.
48. Сухачёва Е.И. К вопросу о роли личинок насекомых в процессе естественного очищения среды от яиц гельминтов // Тез. докл. научн. конф. ВОГ. - М., 1961. - Ч. 1. – С. 16-18.
49. Токобаев М.М., Кутикова Л.А., Чибиченко Н.Т. Хищная коловратка *Eosiphora ehrenbergi* – биоэлиминатор церкарий в озере Иссык-Куль // Тр. ГЕЛАН. 1979. - Т. 29. – С. 105-107.
50. Токовая И.И. Влияние личинок хирономид на процесс очищения среды от яиц аскарид // Проблемы паразитологии. - М., 1975. - Ч. II. – С. 116-122.
51. Черенкова В.А. Паразитофауна малоценных и сорных рыб Свяжского залива Куйбышевского водохранилища // Вопросы паразитологии. Уч. зап. Казанского ун-та. - Казань, 1968. - Т. 126. - Кн. 3. - С. 112-133.
52. Шульман С.С., Малахова Р.П., Рыбак В.Ф. Сравнительно-экологический анализ паразитов рыб озёр Карелии. - Л., 1974. – 108 с.
53. Юнчис О.Н. Изменения паразитофауны плотвы, язя, уклей в первый год жизни (на примере оз. Врево). Автореф дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1971. 16 с.

54. Юнчис О.Н. Некоторые экологические факторы, определяющие возможность заражения плотвы моногенами. Сб.: Исслед. моногеней в СССР. – Л., 1977. – С. 65-71.

55. Ясюк В.П. Особенности распределения дактилогирусов в разных возрастных группах синца // Популяц. биол. гельминтов: Тез. докл. симп. ВОГ. - Черноголовка, 1987. – С.16-17.

56. Ясюк В.П. Влияние некоторых абиотических и биотических факторов на численность и структуру популяций дактилогирид карповых рыб Саратовского водохранилища. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1990. - 16 с.

57. Ясюк В.П. Некоторые аспекты создания новых методов регуляции численности дактилогирусов у карповых рыб // Экология и рациональное использование ихтиофауны внутренних водоёмов. Межвуз. сб. научн. тр. - Ульяновск, 1989. - С. 142-148.

58. Ясюк В.П. К созданию биологического метода борьбы с дактилогирозами // Экспр. инф. ЦНИТЭИРХ. Сер. Рыбохоз. исп. внутр. вод, 1989. - Вып. 5. - С. 14-17.

59. Ясюк В.П. Трофическая специализация рыб-хозяев как экологическая основа специфичности дактилогирид // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: Мат. I межрегион. научн. конф., посв. памяти проф. А.А.Мозгового. - Новосибирск: Изд. комп. Лада, 2002а. – С. 225-226.

60. Ясюк В.П. Экологические основы специфичности дактилогирид // Исследования в области биологии и методики ее преподавания. Межкафедральный сборник научных трудов. - Самара, 2002б. - С. 192-204.

61. Ясюк В.П. Экологический анализ сезонной численности популяций дактилогирид // Методология и методы научных исследований в области естествознания: Мат. Всерос. научн.-практ. конф. – Самара: СГПУ, 2006. – С. 175- 187.

62. Ясюк В.П. Модель регуляции численности популяций паразитов в системе дактилогирус – рыба-хозяин // [https://www.samara-iskra.ru/project/ecoscool/Статья Модель регуляции.pdf](https://www.samara-iskra.ru/project/ecoscool/Статья%20Модель%20регуляции.pdf). 2019.

63. Ясюк В.П., Изюмова Н.А. К вопросу о хемотаксисе у личинок дактилогирюсов // Гельминтология сегодня: проблемы и перспективы. Тез. докл. научн. конф. - М., 1989. - Т. 2. - С. 204.

64. Beck S.D. Insects and the length of the day // *Sciens. Amer.* 1960/ 202 (2).

65. Farner D.S. The photoperiodic control of reproductive cycles in birds // *Amer. Sci.* 1964.

66. Hasard N.P., Eddi R.E. Modification of the sexual cycle in the brook trout (*Salvelinus fontinalis*) by control of light // *Frans. Amer. Fish. Soc.* 1950.

67. Vellas F., Serfaty A. L'ammoniaque et l'uree in Teleosteen d'eau douce: la Carpe (*Cyprinus carpio* L.) // *J. de Physiologie.* 1974. 68.

ЯСЮК Валентин Петрович

**ЭКОЛОГИЯ
ДАКТИЛОГИРУСОВ**