

ПЕРВЫЕ ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ ХОЗЯЕВА ЛЕНТОЧНЫХ
ЧЕРВЕЙ РОДА *TRIAENOPHORUS* (PSEUDOPHYLLIDEA)

Б. И. Куперман и А. В. Монаков

Институт биологии внутренних вод АН СССР, Борок

Экспериментально исследован круг первых промежуточных хозяев *Triaenophorus nodulosus*, *Tr. crassus*, *Tr. amurensis* и *Tr. orientalis* из разных водоемов СССР. Всего в опытах было обследовано около 30 видов подотрядов *Calanoida* и *Cyclopoida*. Оценена роль экспериментально зараженных видов копепод как первых промежуточных хозяев *Triaenophorus* в природе на основании особенностей экологии, биологии, питания каждого из видов копепод с учетом степени и интенсивности их заражения в опытах.

Жизненный цикл ленточных червей рода *Triaenophorus* сложный и протекает со сменой двух промежуточных и окончательного хозяина. В кишечнике окончательного хозяина — щуки виды рода *Triaenophorus* достигают половой зрелости. Весной половозрелые черви, наполненные яйцами, покидают кишечник щуки, обычно в прибрежной зоне водоема. Вылупившиеся из яиц корацидии достигают 45—50 мк, в течение 2—3 дней размеры их увеличиваются в 2—3 раза. Заражение копепод — первых промежуточных хозяев *Triaenophorus* — происходит при поедании ими плавающих в воде корацидиев. Заглоченные корацидии освобождаются от эмбриональной оболочки, и в кишечник веслоногих попадают онкосферы, полностью лишенные наружных оболочек. Активно проникая через стенку кишечника, онкосферы уже через несколько минут после заражения локализуются в полости тела хозяина, где происходит их рост и развитие, заканчивающееся формированием первой паразитической личинки — процеркоида.

Изучение этого этапа жизненного цикла *Pseudophyllidea* было начато Яницким (Janicki, 1918) и Розеном (Rosen, 1918), которые экспериментальным путем показали, что заражению рыб должна предшествовать еще одна фаза развития паразитов в веслоногих ракообразных — фаза процеркоида.

В качестве первых промежуточных хозяев *T. nodulosus* ими были отмечены следующие копеподы из водоемов Швейцарии: представитель группы *Cyclops strenuus*, *Eudiaptomus gracilis*, *Paracyclops fimbriatus*.

В дальнейшем были экспериментально получены относительно полные сведения о первых промежуточных хозяевах *T. nodulosus* из водоемов Польши (Michajlew, 1932, 1953, 1962), и *T. nodulosus*, и *T. crassus* из водоемов Канады (Watson and Price, 1960). Недавно в Норвегии были заражены несколько видов циклопов корацидиями *T. nodulosus* (Halvorsen, 1968).

Естественное заражение циклопов процеркоидами *Triaenophorus* удалось впервые обнаружить канадским исследователям в результате семилетнего изучения сборов планктона из озера Геминг (Watson and Lawler, 1965). Наиболее зараженным оказался один вид циклопов — *Cyclops bicuspidatus* v. *thomasi*, который и рассматривается ими в качестве основного первого промежуточного хозяина *T. nodulosus* и *T. crassus* в водоемах

Северной Америки, что вполне согласуется с данными экспериментального заражения, полученными ранее (Miller, 1943; Watson and Price, 1960). Роль основного промежуточного хозяина *T. nodulosus* и *T. crassus* в Европе отводится некоторым представителям семейства *Cyclopinae* (*C. strenuus*, *C. vicinus*) (Michajlow, 1962).

Однако проблема первых промежуточных хозяев *Triaenophorus* еще весьма далека от разрешения, ибо исследованиями такого рода охвачены лишь немногие, отдаленные друг от друга зоны ареала изучаемых паразитов (Польша, Канада и отчасти Норвегия).

Как справедливо отмечает В. Михайлов (Michajlow, 1962), проблема первых промежуточных хозяев *Triaenophorus* не может быть полностью решена без проведения сравнимых исследований на большей части ареала этих цестод — в Европе (кроме Польши) и Азии, где до сих пор такие работы не проводились. Тем более, что видовой состав рода *Triaenophorus* расширился и в последнее время описаны 3 новых вида этого рода (Куперман, 1968).

Цель настоящей работы — выявить в эксперименте потенциальных первых промежуточных хозяев видов рода *Triaenophorus* из разных водоемов Советского Союза, с последующей оценкой их роли как хозяев этих цестод в природных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Веслоногие ракообразные для опытов отлавливались в Рыбинском водохранилище, оз. Большой Харбей Большеземельской тундры, бассейне Амура, Курильском озере на Камчатке. Основной объем экспериментов выполнен на материале из Рыбинского водохранилища.

Веслоногие рачки были разделены и классифицированы в отдельные группы по следующим признакам: видовой состав, пол, возраст и стадия развития. В результате были получены чистые культуры копепод определенного вида. В работе мы следуем системам копепод, предложенным Рыловым (1948) для *Cyclopoidea* и Дюссаром (Dussart, 1967) для *Calanoida*.

Исходным материалом для заражения рачков послужили яйца *T. nodulosus*, *T. crassus*, *T. amurensis* и *T. orientalis*, полученные из половозрелых червей, обитающих в кишечнике щук (*Esox lucius* и *E. reicherti*), в период с января по июль. Многократно промытые яйца помещали в мелкие кристаллизаторы с водопроводной или колодезной водой при температуре 18—20°, вода периодически менялась. Вылупившиеся из яиц корацидии использовались для заражения первых промежуточных хозяев *Triaenophorus*.

Заражение веслоногих рачков производилось в стаканчиках или кристаллизаторах объемом до 200 мл с природной водой, профильтрованной через газ № 67. К циклопам, отсаженным в сосуд в количестве до 50 экз., добавляли пипеткой большое число корацидиев, поедая которых они могли заразиться. В течение месяца и более циклопов из каждой пробы регулярно просматривали под малым увеличением микроскопа. Таким путем устанавливали наличие или отсутствие заражения, степень заражения, количество процеркоидов в циклопе, срок и стадию их развития, размеры и локализацию процеркоидов в каждом циклопе.¹ При отрицательном результате заражения опыты повторялись.

Методика экспериментов и учет результатов специально проводились нами по схеме, близкой к той, которая использована Михайловым (1953) и Уотсоном и Прайсом (1960), для получения сравнимых результатов по заражению копепод корацидиями *Triaenophorus* из водоемов Польши, Канады и СССР.

¹ Данные по развитию процеркоидов *Triaenophorus* в полости тела копепод и взаимоотношению паразита и хозяина на этой фазе жизненного цикла будут изложены в отдельной статье.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Экспериментальному заражению корацидиями *T. nodulosus* и *T. crassus* подвергались 24 вида копепод из Рыбинского водохранилища: 8 *Calanoida* и 16 *Cyclopoida*. Результаты проведенных опытов отражены в табл. 1, 2.

Корацидиями *T. nodulosus* заразились 4 из 8 видов *Calanoida* и все 15 видов циклопов, использованных в опытах (табл. 1). Корацидиями другого вида — *T. crassus* заразились 3 из 7 видов *Calanoida* и 13 из 16 видов циклопов (табл. 2).

Чтобы оценить роль экспериментально зараженных копепод (как первых промежуточных хозяев *Trianaephorus* в природе), необходимо дать краткую характеристику образа жизни, экологии, питания каждого вида веслоногих с учетом степени и интенсивности их заражения в опытах. Анализ экологии и биологии большинства видов копепод Рыбинского водохранилища и данные экспериментов по заражению позволяет наметить 5 групп веслоногих как первых промежуточных хозяев *Trianaephorus*.

В I группу входят основные первые промежуточные хозяева — веслоногие рачки наиболее сильно и с высокой интенсивностью заразившиеся корацидиями *Trianaephorus* в эксперименте и массово представленные в прибрежье в весенне-летний период: *Cyclops strenuus*, *C. vicinus*, *C. insignis*, *Microcyclops varicans*, *M. bicolor*, *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*.

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

Microcyclops varicans и *M. bicolor*, хотя и значительно меньше по величине представителей рода *Cyclops* (длина 0.3—0.5 мм), способны, однако, заглатывать частицы, равные размерам корацидия, и сильно заражаться обоими видами паразитов при весьма высокой интенсивности. Оба рачка наиболее массовы в прибрежье среди зарослей растительности ранней весной и летом. По характеру питания — полифаги, использующие в пищу помимо водорослей, простейших, мелких коловраток и скопления детрита. Высокая степень заражения наблюдается у представителей *Cyclops* и *Microcyclops* разных стадий развития и пола: копеподиты 4—5 стадий, взрослые самцы и самки. В некоторых циклопах интенсивность заражения достигала 30 процеркоидов в одном рачке (*C. vicinus*).

Eudiaptomus gracilis и *E. graciloides* сильно заражаются обоими видами *Trianaephorus*. Однако, важно подчеркнуть, что самцы и их копеподитные стадии *E. graciloides* не заразились корацидиями *T. nodulosus* и *T. crassus* в эксперименте, тогда как самки этого вида оказались зараженными весьма сильно. Эти копеподы ведут планктонный образ жизни, массовы в прибрежье, по характеру питания грубые фильтраторы, которые отдают предпочтение крупным оформленным пищевым частицам, взвешенным в воде, размером от 10 до 75 мк, в отличие от *Cladocera*, питающихся преимущественно бактериями и мелким детритом.

Принимая во внимание высокую степень зараженности в эксперименте и особенности образа жизни и питания, перечисленных копепод I группы можно считать основными и наиболее важными первыми промежуточными хозяевами *Trianaephorus* в Рыбинском водохранилище.

Во II группу отнесены веслоногие рачки, способные к заражению корацидиями *T. nodulosus* и *T. crassus* в разной степени, но играющие по тем или иным причинам менее существенную роль как промежуточные хозяева этих цестод: *Cyclops kolensis*, *Macrocyclops fuscus*, *M. albidus*, *Eudiaptomus coeruleus*, *Mesocyclops oithonoides*, *Acanthocyclops bicuspidatus*, *A. viridis*, *Acanthocyclops vernalis* (для *T. nodulosus*), *Eucyclops macrurus* (для *T. nodulosus*) и *Acanthodiaptomus denticornis* (для *T. nodulosus*) (табл. 1, 2).

Таблица 1

Результаты экспериментального заражения копепоид Рыбинского водохранилища корацидиями *Triaenophorus nodulosus*

Группы	Вид копепоид	Пол, стадия	Число в опыте	Число заразившихся	Процент заражения	Среднее число процеркоидов в 1 рачке	
I	<i>Cyclops strenuus</i>	♀, ♂, V	82	82	100	3.6	
	<i>C. insignis</i>	♀+♂	30	30	100	5.8	
	<i>C. vicinus</i>	♀+♂	28	26	93	7.0	
	<i>Microcyclops varicans</i>	♀, V	36	36	100	5.7	
	<i>M. bicolor</i>	♀+♂	30	30	100	3.5	
	<i>Eudiaptomus graciloides</i>	♀+♂	23	23	100	2.7	
	» <i>E. gracilis</i>	♀+♂	46 36	0 24	0 66	0 2.9	
II	<i>Cyclops kolensis</i>	♀, ♂, V	37	37	100	10.5	
	<i>Mesocyclops oithonoides</i>	♀+♂	30	26	86	2.3	
	<i>Macrocyclops fuscus</i>	♀+♂	27	27	100	8.6	
	» <i>Eudiaptomus coeruleus</i>	♀+♂	26 20	6 19	23 95	2.0 3.1	
	<i>Acanthocyclops bicuspidatus</i>	♀+♂	25	20	80	3.3	
	<i>Acanthodiptomus denticornis</i>	♀+♂	26	20	77	2.4	
	<i>Eucyclops macrurus</i>	♀+♂	28	16	57	1.0	
	<i>Acanthocyclops viridis</i>	IV, V	49	0	0	0	
	» <i>A. vernalis</i>	♀+♂	25 23	5 1	20 4.3	6.0 2.0	
	III	<i>Mesocyclops leuckarti</i>	♀+♂	37	35	94.6	7
		<i>Eucyclops serrulatus</i>	♀+♂	40	32	80	4.3
IV	<i>Hemidiaptomus amblyodon</i>	♀, ♂	25	0	0	0	
	<i>Diptomus mirus</i>	♀+♂	37	0	0	0	
V	<i>Hetercope appendiculata</i>	♀+♂	25	0	0	0	
	<i>Eurytemora velox</i>	♀+♂	25	0	0	0	

Таблица 2

Результаты экспериментального заражения копепоид Рыбинского водохранилища корацидиями *Triaenophorus crassus*

Группы	Вид копепоид	Пол, стадия	Число в опыте	Число заразившихся	Процент заражения	Среднее число процеркоидов в 1 рачке	
I	<i>Cyclops strenuus</i>	♀, ♂	37	35	92.5	4.5	
	» <i>C. vicinus</i>	IV, V	34	34	100	4.0	
	<i>C. insignis</i>	♀+♂	28	24	85.7	4.3	
	<i>Microcyclops varicans</i>	IV, V	32	20	62.5	2.6	
	<i>M. bicolor</i>	♀+♂	30	26	86.6	6.4	
	<i>Eudiaptomus graciloides</i>	♀+♂	30	24	80	4.0	
	» <i>E. gracilis</i>	♀+♂	22 44	22 0	100 0	1.3 0	
	» <i>E. gracilis</i>	♀+♂	28	18	64	1.8	
	II	<i>Cyclops kolensis</i>	V, ♀, ♂	32	32	100	4.0
		<i>Macrocyclops albidus</i>	IV, V	20	20	100	—
» <i>M. fuscus</i>		♀+♂	31	0	0	0	
» <i>M. fuscus</i>		♂	25	15	60	1.3	
» <i>Acanthocyclops bicuspidatus</i>		♀+♂	25	0	0	0	
<i>A. viridis</i>		♀+♂	20	10	50	5.0	
» <i>Mesocyclops oithonoides</i>		IV, V	25 30	4 0	16 0	1.8 0	
<i>Eudiaptomus coeruleus</i>		♀+♂	20	3	15	1.3	
III	<i>Mesocyclops leuckarti</i>	♀+♂	32	4	12.5	4.5	
	<i>Eucyclops serrulatus</i>	♀+♂	70	55	78.5	6.2	
IV	<i>Hemidiaptomus amblyodon</i>	♀+♂	38	5	13	2.0	
	<i>Diptomus mirus</i>	♀, ♂	25	0	0	0	
V	<i>Hemidiaptomus amblyodon</i>	♀, ♂	25	0	0	0	
	<i>Diptomus mirus</i>	♀, V	25	0	0	0	

Таблица 2 (продолжение)

Группы	Вид копепоид	Пол, стадия	Число в опыте	Число заразившихся	Процент заражения	Среднее число проперкоидов в 1 рачке
V	<i>Acanthocyclops vernalis</i>	♀	25	0	0	0
	<i>A. gigas</i>	♀	25	0	0	0
	<i>Eucyclops macrurus</i>	♀	28	0	0	0
	<i>Acanthodiptomus denticornis</i>	♀	30	0	0	0
	<i>Heteroscope appendiculata</i>	♀	25	0	0	0

Перечисленных копепоид можно разделить по степени заражения одним или обоими видами *Triaenophorus* на сильно заразившихся в эксперименте — *Cyclops kolensis*, *Macrocyclus fuscus*, *M. albidus*, *Eudiptomus coeruleus*, *Mesocyclops oithonoides*, *Acanthocyclops bicuspidatus*, *Acanthodiptomus denticornis*, *Eucyclops macrurus* и слабо заразившихся — *Acanthocyclops viridis* и *A. vernalis*.

Cyclops kolensis, хотя и заражается на 100% с высокой интенсивностью корацидиями *T. nodulosus* и *T. crassus*, все же не может быть отнесен к основным хозяевам этих цестод, поскольку встречается в планктоне пелагиали и лишь в холодное время года (ранняя весна, поздняя осень и зима), т. е. в той зоне водоема и в тот период, когда основная масса корацидиев отсутствует.

Eudiptomus coeruleus и *Acanthodiptomus denticornis* в значительной степени заражаются *T. nodulosus*. Первый слабо заразился и *T. crassus*, а последний вовсе не заразился им. Роль этих копепоид в жизненном цикле *Triaenophorus* в водохранилище невелика, так как они обитают обычно во временных водоемах и прудах.

Mesocyclops oithonoides интенсивно заражается корацидиями *T. nodulosus* и заметно слабее — *T. crassus*. Это массовая форма летнего планктона водохранилища, постоянно встречающаяся и в прибрежной зоне. По всей вероятности, роль этого вида циклопов в жизненном цикле *T. nodulosus* весьма значительна, несмотря на то что массовое развитие их происходит не в весенний, а только в летний период.

Acanthocyclops bicuspidatus сильно инвазируется обоими видами паразитов. Однако он весьма малочислен, хотя постоянно и встречается в прибрежье. *Eucyclops macrurus* в значительной степени заражается только *T. nodulosus*. Роль его как промежуточного хозяина этого паразита в природе, вероятно, не существенна, поскольку численность этого вида невелика и массовое развитие его имеет место лишь в летний период. *A. vernalis* слабо заразился в эксперименте корацидиями *T. nodulosus* и вовсе не заразился *T. crassus*. Этот вид также малочислен.

Подробнее следует остановиться на особенностях заражения *A. viridis* на разных стадиях его развития. Так, перезимовавшие копепоиды IV—V стадии, отловленные вскоре после вскрытия водоема (начало мая) не заразились в эксперименте корацидиями *T. nodulosus* и *T. crassus*. Одновременно поставленные опыты, в которых копепоидам этого вида предлагались различные виды пищи (водоросли, простейшие, мелкие беспозвоночные), меченные радиоактивным углеродом, показали, что подопытные животные практически не питались, а существовали за счет жировых накоплений, сохранившихся с зимнего периода. Взрослые же самки *A. viridis*, которые подвергались заражению одновременно с копепоидами, заразились обоими видами паразитов, хотя и в невысокой степени.

Опыты по заражению *Macrocyclus fuscus* показали, что самки этого вида корацидиями *T. crassus* не заразились, а корацидиями *T. nodulosus* заразились в слабой степени при двух повторностях опыта. В то же время самцы этого вида сильно инвазировались *Triaenophorus*.

Самки другого вида этого рода — *M. albidus* в мае—июне не заразились в эксперименте корацидиями *T. crassus*, но в феврале—марте копепоиды

этого вида сильно заразились этим паразитом. Все виды *Acanthocyclops* и *Macrocyclops* — активные хищники, пищу которых составляют простейшие и мелкие беспозвоночные. Организмы до 70 мк они заглатывают целиком. Характер их питания и способ приема пищи сходен с таковым у видов рода *Cyclops* (Дзюбан, 1937; Монаков, 1959).

Виды рода *Macrocyclops* и *A. viridis* многочисленны и широко распространены в водохранилище как в прибрежье, так и в открытых частях. Несмотря на это, роль их как промежуточных хозяев *Triaenophorus* в водохранилище не очень велика, так как они обитают в придонных слоях воды, где могут использовать в пищу лишь погибающих корацидиев.

Оценивая копепод II группы как первых промежуточных хозяев *Triaenophorus*, следует отметить, что, хотя они и способны заражаться в разной степени корацидиями, однако роль их в жизненном цикле этих паразитов в водохранилище менее важна, чем копепод, включенных в I группу, поскольку одни из них малочисленны в водоеме (*A. bicuspidatus*, *E. macrurus*, *A. vernalis*), а другие обитают в придонных слоях воды, где они могут заглатывать лишь погибающих корацидиев (*A. viridis*, *M. fuscus*, *M. albidus*), или в планктоне пелагиали (*C. kolensis*), где корацидии встречаются чрезвычайно редко и, наконец, *A. denticornis* и *E. coeruleus* преобладают во временных водоемах.

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

III группу составляют циклопы *Mesocyclops leuckarti* и *Eucyclops serpulatus*, которые охотно поедают и легко заражаются корацидиями *T. nodulosus* и *T. crassus* (табл. 1 и 2). Однако развитие процеркоидов в полости их тела приостанавливается через несколько дней после заражения, прекращается их рост, что связано, вероятно, с особенностями физиологии и биохимии этих циклопов, условия в которых не отвечают требованиям, необходимым для полного формирования процеркоида. Сходную картину наблюдали у *T. nodulosus* и других цестод отряда *Pseudophyllidea* (*Bothriocephalus claviceps*, представителей семейства *Ligulidae*) (Michajlow, 1932; Jarecka, 1959; Дубинина, 1966; Halvorsen, 1968).

В IV группу входят веслоногие, не заразившиеся в эксперименте обоими видами *Triaenophorus*: *Hemidiaptomus amblyodon* и *Diaptomus mirus* (табл. 1 и 2). Это типичные обитатели временных водоемов. *H. amblyodon* способен заглатывать корацидиев, но в кишечнике его они полностью погибают и перевариваются. Там можно наблюдать большое число крючьев переваренных онкосфер. Аналогичные данные относительно *H. amblyodon* получены ранее Михайловым (1932). Копеподы, включенные в III и IV группу, не могут служить первыми промежуточными хозяевами *Triaenophorus nodulosus* и *T. crassus*.

В V группу включены условно копеподы, которых не удалось пока по неясным для нас причинам заразить корацидиями *T. nodulosus* (*Heteroscope appendiculata*, *Eurytemora velox*) или корацидиями *T. crassus* (*Heteroscope appendiculata*, *Acanthocyclops gigas*, *A. vernalis*, *Eucyclops macrurus* и *Acanthodiaptomus denticornis*) (табл. 1 и 2). Важно подчеркнуть, что круг хозяев этой группы для *T. crassus* гораздо шире, чем для *T. nodulosus*. Сюда входят три вида копепод (*A. vernalis*, *E. macrurus* и *A. denticornis*), которые для *T. nodulosus* отнесены во II группу. Даже если в ходе дальнейших экспериментов нам удастся заразить этих рачков корацидиями *T. crassus*, мы уже сейчас можем отметить большую специализацию последнего к первым промежуточным хозяевам, что проявляется и на других фазах его жизненного цикла. Так, *T. crassus* имеет также более узкий круг и вторых промежуточных хозяев, чем *T. nodulosus*.

Наряду с многочисленными опытами по заражению копепод из Рыбинского водохранилища мы произвели заражение некоторых видов веслоногих из озер Больнеземельской тундры, бассейна Амура и оз. Курильского на Камчатке с целью сравнительного изучения возможных первых промежуточных хозяев *Triaenophorus* из разных водоемов СССР.

В озерах Харбейской системы Большеземельской тундры ведущей формой среди копепод, отловленных в июле 1969 г., оказались *Acanthocyclops viridis*. Самки этого вида подвергались заражению корацидиями *T. nodulosus* из того же водоема. Все циклопы, использованные в эксперименте, заразились на 100% с интенсивностью заражения от 3 до 10 процеркоидов в рачке.

В бассейне Амура эксперименты по заражению проводились с копеподами, отловленными весной и летом в прибрежной зоне оз. Болонь и его протоков, соединяющихся с Амуром. Среди отловленных циклопов постоянно преобладали виды *Acanthocyclops languidoides*, *A. vernalis*, *Mesocyclops asiaticus*, *M. oithonoides* и *M. leuckarti*. Из перечисленных циклопов наиболее интенсивному заражению корацидиями *Triaenophorus amurensis* и *T. orientalis* подверглись, встречающийся в значительном количестве — *A. languidoides*. Среди других копепод оказались зараженными *M. oithonoides* и *M. leuckarti*. В последнем развитие процеркоидов *T. amurensis* и *T. orientalis* приостанавливалось и не заканчивалось их окончательным формированием, как и у *T. nodulosus* и *T. crassus* (Куперман, 1967). Наряду с этим корацидиями амурских видов *Triaenophorus* легко инвазировались при перекрестном заражении *Cyclops strenuus* и *Acanthodiptomus denticornis* из Рыбинского водохранилища.

В оз. Курильском на Камчатке единственным видом веслоногих ракообразных был *Cyclops scutifer* (Носова, 1968). Это массовая форма, встречающаяся повсеместно и круглогодично и являющаяся основным кормовым объектом молоди нерки. Опыты по заражению *C. scutifer* из этого озера корацидиями *T. nodulosus* и *T. crassus* из Рыбинского водохранилища, проведенные нами в 1970 г., дали положительные результаты. Циклопы заразились на 92% корацидиями *T. nodulosus* и на 80% — *T. crassus* с интенсивностью заражения 1—3 процеркоида в циклопе.

По данным Коновалова (1967), красная (*Oncorhynchus nerka*) в оз. Курильском значительно заражена цестодами *Diphyllobothrium* sp. и *Eubothrium*, жизненный цикл которых протекает с участием копепод как промежуточных хозяев. Следовательно, *C. scutifer* должен служить основным и часто единственным первым промежуточным хозяином некоторых представителей *Pseudophyllidea* в оз. Курильском, как и в некоторых других озерах Камчатки.

Приведенные материалы дают основание сделать вывод, что определенные виды копепод нельзя считать универсальными первыми промежуточными хозяевами цестод для больших географических зон. Так, из 24 видов копепод Рыбинского водохранилища, использованных нами в опытах, к основным промежуточным хозяевам *Triaenophorus* в этом водоеме можно отнести 7 видов: *C. strenuus*, *C. vicinus*, *C. insignis*, *M. varicans*, *M. bicolor*, *E. graciloides* и *E. gracilis*. Однако эти виды не универсальны для других водоемов.

Как свидетельствуют эксперименты с *Acanthocyclops viridis* в озерах тундры, это, по всей вероятности, один из основных источников заражения рыб *Triaenophorus*, тогда как в Рыбинском водохранилище его можно отнести к менее важным хозяевам этих паразитов. В бассейне Амура одним из наиболее существенных хозяев *T. amurensis* и *T. orientalis* является, по видимому, *A. languidoides*, в озерах Камчатки — *Cyclops scutifer*.

По данным Михайлова (1962), из 14 видов копепод, водоемов Польши, использованных им в опытах с *T. nodulosus*, и 3 видов копепод — с *T. crassus*, основными промежуточными хозяевами для этих паразитов служат 2 вида циклопов: *Cyclops strenuus*, *C. vicinus*.

Эксперименты по заражению 19 видов копепод и выявление естественного заражения в водоемах Канады позволили считать основным промежуточным хозяином *Triaenophorus* в Северной Америке один вид циклопов — *Cyclops bicuspidatus* v. *thomasi* (Watson and Price, 1960; Watson and Lawler, 1965). Эти данные подтверждают факт широкого распространения феномена паразитологического викарирования, состоящего в замене одного вида хозяина паразита другим в разных географических обла-

стях (Guttowa, 1961; Michajlow, 1962). Таким образом, для одного и того же вида паразита в разных водоемах промежуточными хозяевами могут быть различные виды веслоногих, что определяется как видовым составом копепод, так и особенностями их биологии.

Проведенные эксперименты позволили уточнить некоторые причины, обуславливающие заражение корацидиями и развитие процеркоидов цестод отряда *Pseudophyllidea* в той или иной группе ракообразных.

1. Весьма существенным, на наш взгляд, для заражения ракообразных является прежде всего способ приема пищи. Мы разделяем мнение тех исследователей, которые считают этот фактор важным (Watson and Price, 1960; Шульман и Рыбак, 1964), и не согласны с Михайловым (1962), не придающим ему должного значения.

Действительно, *Cladocera*, широко используемые рыбами в пище, не служат первыми промежуточными хозяевами *Pseudophyllidea*. *Cladocera*, будучи тонкими фильтраторами и питающиеся бактериями, мелкими водорослями и дрожжевыми грибами, не могут проглотить сравнительно крупных корацидиев *Pseudophyllidea* и поэтому не могут служить их промежуточными хозяевами. Хищные *Cladocera* также не могут заразиться корацидиями, так как они измельчают и высасывают жертву (Шульман и Рыбак, 1964).

Веслоногие рачки — *Cyclopoida* широко используются паразитами как первые промежуточные хозяева, так как большинство из них по способу питания — активные хищники, схватывающие добычу в различных слоях водной массы (Рылов, 1948). По способу захвата пищи циклопы — типичные хвататели, поедающие турбеллярий, олигохет, молодь ракообразных, коловраток и простейших, которые по величине и форме близки к корацидиям. Более крупную жертву они разрывают и затем заглатывают. Даже встречающиеся среди копепод фильтраторы (представители сем. *Diaptomidae*), способные отфильтровывать частицы до 75 мк, равные по размерам корацидиям, могут быть первыми промежуточными хозяевами цестод.

2. Наряду со способом приема пищи весьма важное значение для заражения ракообразных имеют экологические, фенологические факторы и физиологическое состояние копепод в момент заражения, на что справедливо указывали ранее многие авторы (Michajlow, 1932; Kieselevska, 1959; Watson and Price, 1960). Приведенные выше примеры из наших опытов свидетельствуют о тесной зависимости заражения многих видов копепод от пола (только самки *E. graciloides* и самцы *M. fuscus* заразились *Triaenophorus*), возраста (самки *A. viridis* заразились, а их копеподитные стадии нет), сезона (*M. albidus* заразились зимой и не заразились летом). Показано влияние физиологического состояния (период размножения, линька, копуляция) копепод на их заражение *Triaenophorus* (Watson and Price, 1960).

Заражение копепод зависит во многом от того, питаются они в весенний период (май—июнь) или нет, что играет весьма важную роль для их участия в жизненном цикле цестод не только в эксперименте, но и в природе.

3. Наконец, заражение хозяина и развитие в нем процеркоидов определяется также особенностями физиологии копепод. Как указывалось выше, в некоторых рачках корацидии полностью погибают в кишечнике под действием пищеварительных соков, не сумев преодолеть этот барьер (*Hemidiaptomus amblyodon*) (Michajlow, 1962). В другом случае циклопы *M. leuckarti* и *E. serrulatus* хотя и заражаются довольно легко видами *Triaenophorus*, но развитие процеркоидов в них до инвазионной стадии не доходит. В полости тела этих циклопов процеркоиды могут развиваться лишь на начальных стадиях и не получают, вероятно, необходимых условий для их развития в период активного органогенеза и морфологической перестройки личинки.

Литература

- Дзюбан Н. А. 1937. О питании некоторых Cyclopoidea (ракообразные). ДАН СССР, 17 (6) : 315—318.
- Дубинина М. Н. 1966. Ремнецы Cestoda: Ligulidae фауны СССР. Изд. «Наука», М.—Л. : 1—261.
- Коновалов С. М. 1967. Дифференциация локальных стад красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) по паразитам — индикаторам и особенностям строения чешуи. Автореф. канд. дисс., Л. : 1—17.
- Куперман Б. И. 1967. Особенности морфологии и биологии ленточных червей рода *Triaenophorus* Rud. бассейна реки Амура. Зоол. журн., 46 (4) : 486—494.
- Куперман Б. И. 1968. Новые виды рода *Triaenophorus* Rud. (Cestoda, Pseudophyllidea). Паразитол., 2 (6) : 495—501.
- Монаков А. В. 1959. Хищное питание *Acanthocyclops viridis*. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 2 (5) : 117—127.
- Носова И. А. 1968. Вертикальное распределение зоопланктона Курильского озера. Изв. Тихоок. н.-иссл. инст. рыбн. хоз. и океаногр., 64 : 151—167.
- Рылов В. М. 1948. Cyclopoidea пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные, 3 (3) : 1—318.
- Шульман С. С. и Рыбак В. Ф. 1964. Итоги эколого-паразитологического исследования рыб пресноводных водоемов Карелии. В сб.: К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии. Изд. «Наука» : 3—20.
- Dusart B. 1967. Les Copepodes des eaux continentales d'Europe occidentale. Tome I: Calanoïdes et Harpacticoïdes. Ed. Boubée et Cie, Paris : 1—500.
- Guttowa A. 1961. Experimental investigations on the systems «procercoïds of *Diphyllobothrium latum* (L.) — Copepoda». Acta parasitol. Polon., 9, 371—408.
- Halvorsen O. 1968. Studies of the helminth fauna of Norway. X. *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1760) (Cestoda) in Bogstad Lake. I. Nytt. mag. Zool., 15 : 124—129.
- Janiczki C. 1918. Neue Studien über postembryonale Entwicklung und Wirtswechsel bei *Bothriocephalen*. I. *Triaenophorus nodulosus* (Pallas). Corr. Bl. Schweizer Ärzte, 48 (40) : 1343—1349.
- Jarecka L. 1959. On the life-cycle of *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782). Acta parasitol. Polon., 7 (27) : 527—532.
- Kisielewska K. 1959. Types of Copepoda and *Drepanidotaenia lanceolata* (Bloch) host — parasite systems established experimentally. Acta Parasitol. Polon., 7 (17) : 371—392.
- Michajlow W. 1932. Les adaptations graduelles des copepodes comme premiers hotes intermediaires de *Triaenophorus nodulosus* Pall. Ann. Parasitol. Hum. Comp., 10 (4) : 334—344.
- Michajlow W. 1953. O stosunkach wewnatrzcgatunkowych populacjach procerkoidow *Triaenophorus lucii* (Müll.). Acta Parasitol. Polon., 1 (1) : 1—28.
- Michajlow W. 1962. Species of the genus *Triaenophorus* (Cestoda) and their hosts in various geographical regions. Acta Parasitol. Polon., 10 (1) : 1—36.
- Miller R. 1943. The eggs, coracidia and life in the first intermediate host of *Triaenophorus crassus* and *T. nodulosus*. Canad. J. Res. Sect. D, 21 : 67—72.
- Rosen F. 1918. Recherches sur le developpement des cestodes. 1. Le cycle evolutif des *Bothriocephales*. Bull. Sci. Neuchatel, Sc. nat., 43 : 241—300.
- Watson N. H. F. a. Lawler G. H. 1965. Natural Infections of Cyclopoid Copepods with Procercoïds of *Triaenophorus* spp. J. Fish. Res. Bd. Canada, 22 (6) : 1335—1343.
- Watson N. H. F. and Price J. L. 1960. Experimental infections of Cyclopoid Copepods with *Triaenophorus crassus* Forel and *T. nodulosus* (Pallas). Canad. J. Zool., 38 (2) : 345—356.

FIRST INTERMEDIATE HOSTS OF CESTODES OF THE GENUS TRIAENOPHORUS (PSEUDOPHYLLIDEA)

B. I. Kuperman and A. V. Monakov

SUMMARY

The paper presents results of experimental studies of the first intermediate hosts of *T. nodulosus*, *T. crassus*, *T. amurensis*, *T. orientalis* from various waters of the USSR (the Rybinsk water reservoir, lakes of Bolshaya Zemlja tundra, the Amur river basin, the Kurilskoye Lake of Kamchatka). In all, 30 species of the suborders *Calanoida* and *Cyclopoidea* were examined.

A role of experimentally infected copepods as the first intermediate hosts of *Triaenophorus* in nature was evaluated on the basis of the detailed characteristics of their ecology, biology and feeding habits of each species with regard to the intensity of infection in experiments.