

УДК 576.576.595.121

О ЦЕСТОДАХ РОДА *PROTEOCEPHALUS* — ПАРАЗИТАХ РЫБ  
ОЗЕРА БАЙКАЛ

О. Т. Русинек

Для трех видов протеоцефалид (*Proteocephalus perca*, *P. exiguus*, *P. thymalli*) из рыб оз. Байкал установлены морфологические и биологические особенности, в том числе и экспериментально. Выявлена роль эндемичного бычка-желтокрылки (*Cottocomephorus grewingki*) в качестве резервуарного хозяина в жизненном цикле *Proteocephalus exiguus*.

Изучение протеоцефалид рыб Байкала начиналось с описания Анненковой-Хлопиной в 1923 г. *Proteocephalus thymalli* из хариуса Чивыркуйского залива Байкала и Телецкого озера. Ляйман (1933) отмечает у омуля, сига, хариуса и эндемичного бычка-желтокрылки *Proteocephalus longicollis*. Догель и другие (1949) также указывают *P. longicollis* для этих видов рыб, но уже в 1957 г. Догель и Боголепова, учитывая описание Бауером (1948) *P. exiguus* от енисейских сегов, допускают наличие в этом водоеме наряду с *P. longicollis* и *P. exiguus*. Однако Дубинина (1962) и Фрезе (1965) считают *P. longicollis* типичным паразитом корюшек (сем. *Osmeridae*), поэтому находки данного вида у других рыб представляются проблематичными, а в Байкале — ошибкой в определении. Дубинина (1952), проводя ревизию протеоцефалид в пределах СССР, указывает на неразработанность систематики сем. *Proteocephalidae* в связи с отсутствием единого подхода к выбору систематических критериев. Говоря о систематическом положении *P. thymalli*, Дубинина считает, что необходимо продолжить исследования близких видов этого рода из оз. Байкал для того, чтобы подтвердить их самостоятельность.

В настоящее время в Байкале отмечается 4 вида протеоцефалид: *P. exiguus* — у омуля, сига и 14 видов эндемичных бычков (*Cottoidei*); *P. thymalli* — у хариуса; *P. percae* — у окуня и *P. torulosus* — у ельца и плотвы (Заика, 1965).

При изучении биологии *Proteocephalus thymalli* — паразита сибирского хариуса оз. Байкал встал вопрос о необходимости дифференциации трех видов протеоцефалюсов: *P. percae*, *P. thymalli*, *P. exiguus*, которые имеют апикальную присоску. *P. torulosus* имеет апикальный орган.

Исследование протеоцефалид рыб осуществлялось в Чивыркуйском заливе оз. Байкал в 1984—1985 гг. Паразитологическому анализу были подвергнуты омуль (*Coregonus autumnalis migratorius* Georgi), хариус (*Thymallus arcticus* Pallas), окунь (*Perca fluviatilis* L.). Гельминтов фиксировали 70 %-ным этанолом. Затем их окрашивали квасцовым кармином по общепринятой методике. Из половозрелых гельминтов были составлены серии препаратов по 15 экз. каждого вида (*P. percae*, *P. exiguus*, *P. thymalli*). В каждой стробиле были промерены признаки у 5 половозрелых и 5 зрелых члеников, а также 50 семенников и 50 яиц.

Сравнение наших материалов с данными первоописаний по каждому виду показало, что все анализируемые виды протеоцефалид из рыб Байкала в целом соответствуют первоописаниям с наличием определенного своеобразия по некоторым признакам. Например, *P. exiguus* из омуля оз. Байкал довольно бли-

зок *P. exiguus* из сигов оз. Мичиган (La Rue, 1914) — по длине стробилы, количеству и диаметру семенников. Некоторые отличия касаются размеров половозрелых члеников, длины сумки цирруса — эти показатели у байкальских цестод несколько меньше, чем в первоописании.

Сравнение трех видов протеоцефалид от рыб оз. Байкал между собой выявило существенные отличия (табл. 1). Так, длина стробилы *P. exiguus* в среднем

Т а б л и ц а 1  
Размерные характеристики протеоцефалид оз. Байкал

Признаки	<i>Proteocephalus exiguus</i>	C <sub>v</sub>	<i>Proteocephalus thymalli</i>	C <sub>v</sub>	<i>Proteocephalus percae</i>	C <sub>v</sub>
Количество члеников	13—50 (34)	39.8	102—276 (146)	29.3	115—212 (160)	19.7
Длина стробилы, мм	12.0—38.0 (26.0)	32.5	42.0—94.0 (58.0)	22.6	46.0—140.0 (82.0)	29.9
Диаметр присосок, мм боковых	0.04—0.0538× ×0.04—0.0616 (0.0443×0.0473)	11.3	0.084—0.188× ×0.093—0.198 (0.1193×0.1301)	27.8	0.056—0.0886× ×0.0568—0.0913 (0.06×0.0646)	31.7
апикальной	0.0092—0.0192× ×0.011—0.023 (0.0123—0.0163)	21.1	0.0248—0.0528× ×0.055—0.070 (0.0581)	28.5	0.014—0.0172× ×0.02—0.0304 (0.0317)	13.1
Длина сколекса, мм	0.0832—0.1584 (0.1280)	17.96	0.1528—0.4660 (0.2578)	34.4	0.1272—0.3080 (0.1933)	21.8
Ширина сколекса, мм	0.0812—0.1454	17.34	0.1440—0.5380	34.8	0.1736—0.2444	13.9
Длина шейки, мм	3—10 (6.4)	30.7	2—6.6 (3.7)	36.7	1.8—4.6 (2.9)	30.8
Отношение длины к ширине половозрелого членика	1 : 0.6—1 : 1.5 (1 : 0.95)	24.3	1 : 1—1 : 4.7 (1 : 2.2)	36.6	1 : 1.8—1 : 2.8 (1 : 2.12)	17.2
Отношение длины сумки цирруса к ширине членика	1 : 1.8—1 : 1.3 (1 : 2)	9.3	1 : 2—1 : 3.5 (1 : 3)	14.5	1 : 2.6—1 : 3.9 (1 : 3)	13.2
Число семенников	26—48 (32.3)	15.6	46—76 (58.6)	10.6	43—106 (61)	23.1
Диаметр семенников, мм	(0.0523×0.0575)	6.9	(0.064×0.0687)	14.8	(0.047×0.0513)	13.8
Диаметр яиц, мм	(0.01945×0.01997)	5.8	(0.02406×0.02417)	11.2	(0.01875×0.01917)	10.4

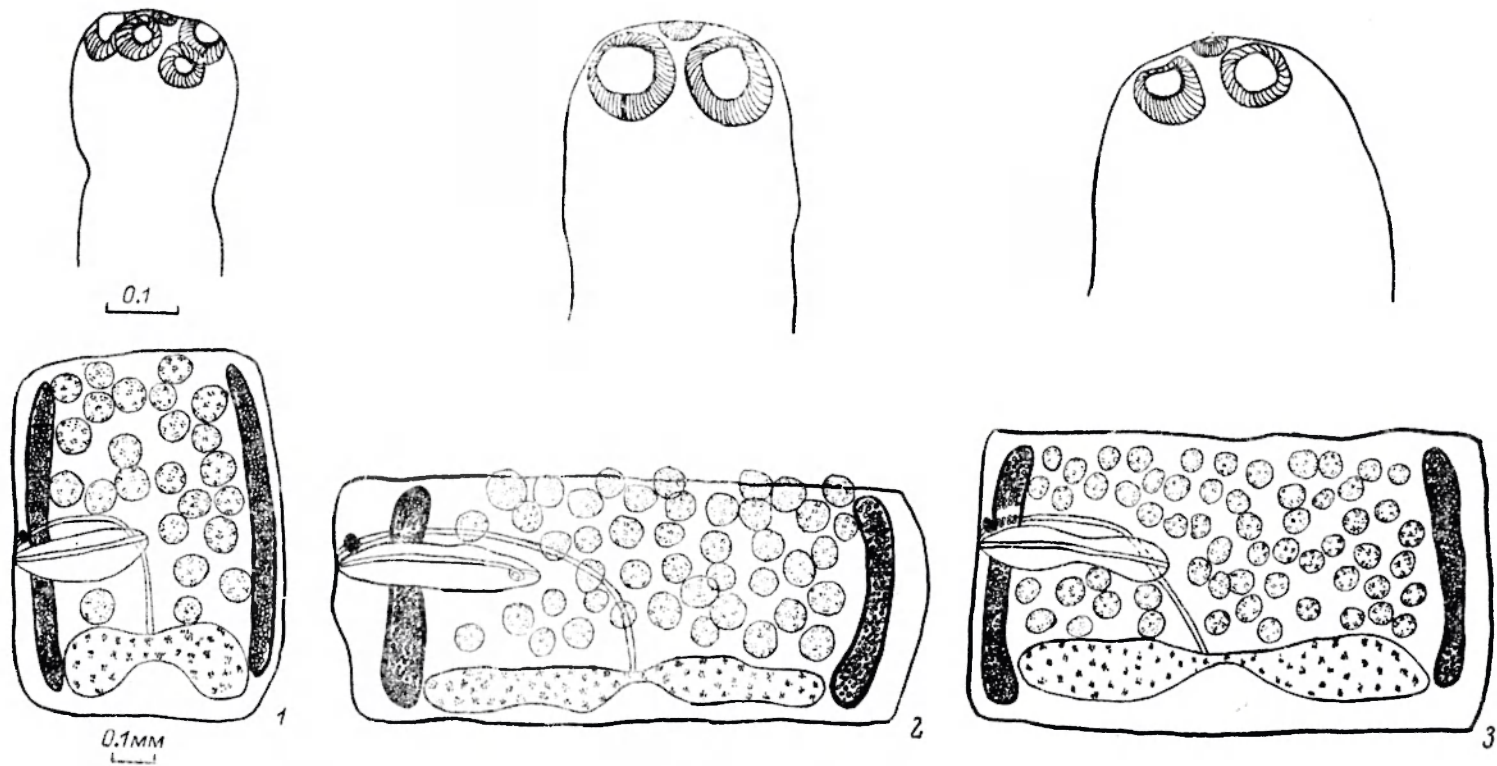
Примечание. В скобках даны средние значения признаков. C<sub>v</sub> — коэффициент вариации.

в 2 раза короче, чем у *P. thymalli*, и в 3 раза — чем у *P. percae*. По количеству члеников *P. exiguus* также явно отличается их меньшим числом от двух других видов, в то время как у *P. thymalli* и *P. percae* этот показатель довольно близок. Размер прикрепительного аппарата у трех этих видов имеет явные отличия (см. рисунок); в частности, апикальная присоска *P. exiguus* составляет  $\frac{1}{3}$  диаметра боковой. Диаметр апикальной присоски *P. thymalli* и *P. percae* в среднем составляет  $\frac{1}{2}$  диаметра боковой присоски. И по другим признакам *P. exiguus* также существенно отличается от двух других видов. В целом *P. exiguus* морфологически наиболее обособленный вид.

*P. thymalli* и *P. percae* обнаруживают близость по ряду признаков (среднее количество члеников в стробиле, отношение длины к ширине половозрелого членика). Мы сравнили эти и другие показатели, применив критерий Фишера (Плохинский, 1978) (табл. 2).

Оказалось, что по количеству члеников в стробиле, отношению длины к ширине половозрелого членика, длине сумки цирруса, отношению длины сумки цирруса к ширине членика выявлены недостоверные различия. Это позволяет нам заключить, что использовать данные признаки при определении видов нужно с большой осторожностью.

Такие показатели, как размер присосок, среднее число семенников, диаметр яиц выявили для *P. percae* и *P. thymalli* достаточно высокий уровень достоверности различий.



Сколексы и половозрелые членики *Proteocephalus exiguus* (1), *P. thymalli* (2), *P. percae* (3).

Изучение протеоцефалид из байкальских рыб позволило выяснить некоторые стороны их биологии. В частности, было установлено, что массовое созревание *P. percae* происходит в мае, *P. exiguus* — в июне, *P. thymalli* — в июле. Динамика зараженности рыб по материалам 1984—1985 гг. показывает падение уровня зараженности к июлю у омуля и сига, к августу — у хариуса. В дальнейшем, а именно в августе—сентябре, мы отмечали повторное нарастание зараженности рыб, что связано с новым процессом заражения. Как было экспериментально установлено, время развития *P. thymalli* в одном промежуточном хозяине при температуре 10—12° составляет 18—21 сут. По литературным данным (Альбетова, 1976; Аникиева, 1982), для *P. exiguus* требуется приблизительно такое же время для завершения развития в ракообразных. Все эти материалы находятся в полном соответствии со сроками появления первых плероцеркоидов *P. thymalli* и *P. exiguus* у рыб в Байкале.

Т а б л и ц а 2  
Оценка достоверности различий между *Protoccephalus thymalli* и *P. percae* по критерию Фишера

Показатели	F <sub>d</sub>	F <sub>st</sub>		
		P 0.95	0.99	0.999
Диаметр присосок боковых	26.57	2.5	3.7	5.9
апикальной	15.88	2.5	3.7	5.9
Число члеников в стробиле	1.029	4.2	7.7	13.6
Отношение длины к ширине половозрелого членика	4.83	4.2	7.7	13.5
Длина сумки цирруса	4.0	4.2	7.7	13.6
Отношение длины сумки цирруса к ширине членика	4.69	4.2	7.7	13.6
Среднее число семенников	5.08	2.4	3.5	5.5
Диаметр яиц	28.13	4.3	7.9	14.4

П р и м е ч а н и е. F<sub>d</sub> — эмпирическое значение критерия; F<sub>st</sub> — стандартное значение критерия; P — уровень вероятности.

Интересно, что в сентябре—октябре у омуля, а в октябре и у хариуса в разных районах Байкала были обнаружены зрелые черви, выделяющие яйца. Так, в октябре 1985 г. в Чивыркуйском заливе соотношение молодых, половозрелых и зрелых червей у рыб было неодинаково: у хариуса преобладали молодые (87.6 %), у омуля — половозрелые и зрелые стадии (55.0 %).

Преобладание половозрелых и зрелых червей у омуля по сравнению с молодыми стадиями указывает на наличие второй генерации этого паразита. Для хариуса обнаружение небольшого количества половозрелых и зрелых червей осенью, на наш взгляд, связано с более поздним созреванием отдельных экземпляров, например, из-за более позднего попадания их в хариуса, задержки созревания и роста вследствие высокой плотности гемипопуляции паразита и других причин.

Другим этапом исследования протеоцефалид оз. Байкал было уточнение жизненного цикла *P. exiguus*. В частности, нас заинтересовали данные о зараженности *Epischura baicalensis* Sars (1 промежуточный хозяин) личинками протеоцефалид, которая в Байкале, по данным Заики (1965), составляет 0.02 %, а также о высоком уровне зараженности омуля в течение года (Афанасьев и др., 1981). Наши материалы также свидетельствуют о том, что омуль в значительной степени заражен этим паразитом (в 1984 г. зараженность омуля в Чивыркуйском заливе составляла 68.0—97.5 % с интенсивностью от 1 до 400 экз.). Эти данные потребовали особого внимания к анализу биологии хозяина.

Омуль в оз. Байкал представлен тремя морфоэкологическими группами: прибрежной, пелагической, придонно-глубоководной. Обитает на глубинах до 300 м, питается зоопланктоном, а также донными гаммаридами, пелагическим гаммарусом — *Macrohectopus branizkii* Dyb., молодь бычковых рыб, большая

часть которой приходится на бычка-желтокрылку (Кожов, 1954; Талиев, 1955; Мишарин, 1958; Топорков, 1979; Афанасьев и др., 1981; Волерман, 1983, и др.). Омуль, начиная с 3-летнего возраста, питается молодью желтокрылки и чем старше рыба, тем больше доля бычков в ее рационе по отношению к ракообразным.

Желтокрылый бычок — *Cottocomephorus grewingki* Dybowski, 1894 (Cottidae, Cottocomephorinae) — эндемик Байкала с прибрежно-пелагическим образом жизни. Так же, как и омуль, он населяет глубины до 300 м. Это небольшие рыбки; обычно самцы имеют длину 12—12.5 см, самки — 10—10.5 см. Предельный возраст их 4—5 лет, половой зрелости достигают в 2—3 года. Питаются бычки в основном планктоном (эпизурой и циклопом). По данным ряда авторов, копеподы составляют 50—75 % в рационе бычков, остальная часть приходится на макрогектопуса, придонных и донных беспозвоночных (Талиев, 1955; Коряков, 1972). Известно, что взрослые *C. grewingki* способны поедать собственную молодь и бычка-длиннокрылки (*Cottocomephorus inermis* Jakowlew); количество первой, например, в августе—сентябре 1985 г. на юге оз. Байкал составляло 15—27 экз. в одной рыбе.

Как показывают экспериментальные работы (Тугарина, 1968; Волкова, 1979), *C. grewingki* является более специализированным планктофагом, чем омуль, поскольку способен в течение всей жизни поедать рачков при любых, даже незначительных концентрациях их в планктоне.

Учитывая тесные экологические и трофические связи желтокрылки и омуля, мы подвергли гельминтологическому анализу 115 экз. взрослых и 120 экз. мальков желтокрылки, отловленных на юге оз. Байкал. Данные по зараженности желтокрылки *P. exiguus* в 1984—1985 гг. показывают, что она в течение всего года удерживается на самом высоком уровне, составляя в целом 100 % и лишь в декабре снижаясь до 75 %. Характер изменения индекса обилия выявляет два пика заражения желтокрылки через планктон, которые приходятся на май и октябрь. Октябрьский пик выражен слабее, так как в этот период, как уже отмечалось, в омуле созревает часть летней генерации.

Для изучения динамики роста плероцеркоидов были исследованы мальки желтокрылки в течение полутора месяцев. За этот период мы не отметили существенных изменений в размерах паразитов, длина которых составляла от 0.95 до 1.15, ширина — от 0.15 до 0.18 мм, диаметр боковых присосок от 0.057 до 0.065 мм; не отмечено изменений и во внешней морфологии.

По нашим данным, паразит в желтокрылке (у молоди и взрослых рыб) встречается только на фазе плероцеркоида. Лишь в двух случаях, в мае и августе 1985 г., мы обнаружили по 1 экз., которые отличались от других червей; эти экземпляры были более длинными — 7 и 9 мм, нерасчлененными, тело их было заполнено семенниками. Исследования размерной структуры гемипопуляции *P. exiguus* из желтокрылки показали, что средние значения длины и ширины его плероцеркоидов подвержены некоторым незначительным колебаниям, но развития их в течение года не происходит.

Исходя из тесных экологических и пищевых связей желтокрылки и омуля, высокого процента заражения желтокрылки плероцеркоидами в течение года, отсутствия развития *P. exiguus* в этом хозяине, следует сделать вывод, что бычок-желтокрылка выполняет роль резервуарного хозяина (по: Рыжиков, 1954) в жизненном цикле *P. exiguus*.

Для подтверждения этого предположения в августе—октябре 1985 г. были поставлены эксперименты по заражению молоди омуля, сига и хариуса, выращенных на искусственных кормах, *P. exiguus* путем скармливания им живых личинок и мальков желтокрылки, которая на 70 % с интенсивностью 1—21 экз. была заражена плероцеркоидами. Кроме того, мы исследовали на зараженность *P. exiguus* омуля в возрасте двух и трех лет, выращенного в искусственных условиях, которого в течение 1—1.5 мес. кормили мальками желтокрылки, отловленными на свет из Байкала.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Этот материал был любезно предоставлен с. н. с. Института биологии при Иркутском государственном университете Л. А. Волковой.

В результате исследований оказалось, что у омуля в возрасте 0+, 1+, 2+, и сига — 0+ *P. exiguus* в течение 2—2.5 мес растет, развивается и формирует яйца. У хариуса паразиты растут, но незначительно, а в члениках наблюдались лишь начальные этапы закладки половой системы.

Нельзя не отметить, что к концу эксперимента наблюдалось уменьшение интенсивности заражения паразитом у всех видов рыб. У омуля и сига это уменьшение мы связываем с созреванием червей и их последующим естественным отходом; у хариуса, вероятнее всего, происходит элиминация паразита в связи с невозможностью его дальнейшего развития в этом хозяине. В природе вполне возможно заражение хариуса *P. exiguus* через планктон, а также через молодь бычковых рыб, что было показано экспериментально, но в силу узкой специфичности к сем. *Coregonidae* паразит в хариусе не достигает половой зрелости. Поэтому хариус в Байкале не является окончательным хозяином *P. exiguus*, а лишь может быть носителем его молодых стадий, что до настоящего времени считалось дискуссионным.

Учитывая большие глубины оз. Байкал и экологическую приуроченность омуля и бычка-желтокрылки к пелагиали озера, можно говорить об усложнении жизненного цикла *P. exiguus* в этом водоеме, подобно водоемам океанического типа (Быховский, Нагибина, 1967; Гаевская, 1984).

Таким образом, установлены биологические и морфологические отличия трех видов рода *Proteocephalus* в оз. Байкал; установлено включение резервуарного хозяина в жизненный цикл *P. exiguus*; впервые выявлена тенденция усложнения жизненного цикла паразита в пресных водах по типу океанических водоемов.

#### Л и т е р а т у р а

- А н н е н к о в а - Х л о п и н а Н. П. Гельминтологические заметки. — Ежегод. Зоол. Музея Акад. Наук, 1923, т. 24, с. 32—43.
- А л ь б е т о в а Л. М. О воспроизводстве жизненного цикла *Proteocephalus exiguus* La Rue, 1911 (Cestoda, Proteocephalidae) в экспериментальных условиях. — Науч. тр. Тюмен. гос. ун-та, 1976, сб. вып. 31, с. 117—124.
- А н и к и е в а Л. В. Развитие *Proteocephalus exiguus* в промежуточных хозяевах. — В кн.: Экология паразитических организмов в биоценозах севера. Петрозаводск, 1982, с. 114—128.
- А ф а н а с ь е в Г. А., П р о н и н П. М., Т о п о р к о в И. Г. и др. Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск, 1981, с. 114—159.
- Б а у е р О. Н. Паразиты рыб реки Енисей. — Изв. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. хоз., 1948, т. 27, с. 97—156.
- Б ы х о в с к и й Б. Е., Н а г и б и н а Л. Ф. О «промежуточных» хозяевах у моногеней (*Monogenoidea*). — Паразитология, 1967, т. 1, вып. 2, с. 117—122.
- В о л к о в а Л. А. Доступность кормового зоопланктона байкальскому омулю и бычку-желтокрылке в зависимости от концентрации, освещенности и способов питания рыб. — В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья. Т. 1. (Тез. докл. к республик. совещ.). Иркутск, 1979, с. 179—180.
- В о л е р м а н И. Б. Особенности летне-осеннего питания омуля в современный период. — В кн.: Динамика продуцирования рыб Байкала. Новосибирск, Наука, 1983, с. 170—186.
- Г а е в с к а я А. В. Паразиты рыб Северо-Восточной Атлантики: фауна, экология, особенности формирования. — Автореф. докт. дис., Л., 1984. 37 с.
- Д о г е л ь В. А., Б о г о л е п о в а И. И., С м и р н о в а К. В. Паразитофауна рыб Байкала и ее зоогеографическое значение. — Вест. Ленингр. ун-та, 1949, № 7, с. 13—34.
- Д о г е л ь В. А., Б о г о л е п о в а И. И. Паразитофауна рыб Байкала. — Тр. Байкал. лимнол. ст., 1957, т. 15, с. 427—464.
- Д у б и н и н а М. Н. Некоторые замечания по системе ленточных червей семейства *Proteocephalidae* La Rue и по их распространению в СССР. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1952, т. 4, с. 281—299.
- Д у б и н и н а М. Н. Семейство *Proteocephalidae* La Rue, 1911. — В кн.: Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962, с. 426—430.
- З а и к а В. Е. Паразитофауна рыб озера Байкал. М., Наука, 1965. 106 с.
- К о ж о в М. М. Вертикальное распределение планктона и планктоядных рыб озера Байкал. — Вопр. ихтиол., 1954, вып. 2, с. 7—20.
- К о р я к о в Е. А. Пелагические бычковые Байкала. М., Наука, 1972. 155 с.
- Л я й м а н Э. М. Паразитические черви озера Байкал. — Тр. Байкал. лимнол. ст., 1933, т. 4, с. 5—98.
- М и ш а р и н К. И. Байкальский омуль. — В кн.: Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал. Иркутск, 1958, с. 130—246.
- П л о х и н с к и й Н. А. Математические методы в биологии. М., Изд-во МГУ, 1978. 264 с.

- Пронин Н. М. Паразиты и болезни омуля. — В кн.: Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск, Наука, 1981, с. 114—145.
- Рыжиков К. М. Резервуарный паразитизм у гельминтов. — Тр. ГЕЛАН. М., Изд-во АН СССР, 1954, с. 200—214.
- Талиев Д. Н. Бычки-подкаменьщики Байкала (Cottoidei). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955. 603 с.
- Тоборков И. Г. Некоторые задачи организации рационального рыбного хозяйства на оз. Байкал. — В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья. Т. 1. (Тез. докл. к республик. совещ.) Иркутск, 1979, с. 231—233.
- Тугарина П. Я. Питание и рост молоди байкальского бычка-желтокрылки (*Cottocomephorus growingki* Dyb.) — Вопр. ихтиол., 1968, т. 8, вып. 3 (50), с. 542—551.
- Фреze В. И. Протеоцефалы — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М., Наука, 1965, с. 114—118.
- La Rue G. R. A revision of the cestoda family Proteocephalidae. — Illinois Biol. Monogr., 1914, vol. 1. 375 p.

ЗИН АН СССР, Ленинград;  
Институт биологии БФ СО АН СССР,  
Улан-Удэ

Поступила 10.07.1986

---

CESTODES OF THE GENUS PROTEOCEPHALUS, PARASITES OF FISHES  
IN THE LAKE BAIKAL

O. T. Rusinek

SUMMARY

Morphological and biological peculiarities of three species of the genus *Proteocephalus* have been elucidated. The role of *Cottocomephorus growingki*, the Baikal bull-head, as parathenic host of *Proteocephalus exiguus* parasitic in *Coregonus autumnalis migratorius* and *C. lavaretus* has been experimentally confirmed. *P. exiguus* does not mature in the intestine of the siberian grayling *Thymallus arcticus*.

---