

576. 89

У-77

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

А. В. Успенская

ПАРАЗИТОФАУНА
БЕНТИЧЕСКИХ
РАКООБРАЗНЫХ
БАРЕНЦЕВА
МОРЯ

576.89
У-77

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
КОЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ им. С. М. КИРОВА
МУРМАНСКИЙ МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

А. В. УСПЕНСКАЯ

ПАРАЗИТОФАУНА
БЕНТИЧЕСКИХ
РАКООБРАЗНЫХ
БАРЕНЦЕВА МОРЯ

10522
ВНИРО
№ ~~85505~~
Библиотека



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
Москва . 1963 . Ленинград

АННОТАЦИЯ

Книга посвящена исследованию паразитов донных ракообразных Баренцева моря. В систематической части дается перечень и описание найденных паразитов, часть из которых является личинками гельминтов промысловых рыб и птиц. В разделе, касающемся экологии паразитов, приводятся данные о влиянии на зараженность ракообразного тем или иным паразитом условий обитания хозяина, его пола и возраста, а также сезона года. Приводятся некоторые сведения и о влиянии паразита на хозяина.

Ответственный редактор
Ю. И. ПОЛЯНСКИЙ

ВВЕДЕНИЕ

Предлагаемая работа возникла как составная часть комплексного паразитологического исследования Баренцева моря, принятого лабораторией паразитологии Мурманской биологической станции АН СССР в 1949 г.¹

В задачу лаборатории входило всестороннее изучение паразитофауны рыб (Полянский, 1955), моллюсков (Чубрик, 1957), полихет (Амосова, 1955) и ракообразных (Успенская, 1955) Восточного Мурмана.²

Работы велись согласно принципам экологического направления, господствующего в советской паразитологии. Экологическая паразитология требует не только исчерпывающего знания состава паразитофауны исследуемого района, но и глубокого понимания взаимоотношений любого паразита со средой обитания первого (хозяин) и второго (внешняя среда) порядка. Удовлетворить такому требованию невозможно, не установив и не изучив жизненный цикл каждого паразита отдельно.

Комплексное паразитологическое изучение водоема имеет как теоретическое, так и практическое значение. Морские беспозвоночные часто являются промежуточными хозяевами паразитов, приносящих существенный вред промысловым рыбам и птицам. По этой причине выяснение состава паразитофауны таких беспозвоночных — насущная задача паразитологии. Всестороннее исследование не только взрослых, но и личиночных стадий паразитов может подсказать действенные меры борьбы с последними. Изучение паразитофауны беспозвоночных имеет значение и для решения проблемы акклиматизации животных в других водоемах, которая в последнее время получает в СССР все более широкое развитие.

При пересадке рыб в другой водоем нужно заранее знать, не смогут ли они инвазироваться личинками паразитов, обитающих в беспозвоночных данного водоема, и не найдут ли их собственные

¹ Работа была начата и закончена еще до образования на базе Мурманской биологической станции Мурманского морского биологического института.

² Паразитофауна водоплавающих птиц этого района была ранее изучена М. М. Белопольской (1952б).

паразиты для себя промежуточных хозяев среди местных беспозвоночных.

Знание как жизненных циклов паразитов рыб и птиц, так и их экологии на всех фазах жизненного цикла может иметь вспомогательное значение и для таких наук, изучающих жизнь водоема, как гидробиология, ихтиология, орнитология. По наличию у окончательных хозяев тех паразитов, для которых уже точно установлен контингент промежуточных хозяев, а экологические особенности их личиночных стадий достаточно известны, можно судить о составе пищи окончательных хозяев, о миграциях, ими совершаемых.

Кроме того, поскольку массовые виды беспозвоночных являются обычным кормом для рыб и птиц, существенно важно выяснить, не оказывает ли паразит вредного влияния на своего беспозвоночного хозяина, уменьшая тем самым кормовую базу промысловых животных. Все приведенные выше соображения легли в основу настоящей работы. Целью последней было, во-первых, установить состав паразитофауны бентических ракообразных, во-вторых, изучить жизненные циклы найденных паразитов, в-третьих, выяснить изменение степени заражения ими ракообразных в зависимости от сезона, места обитания, возраста и пола хозяина.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Специальное изучение бентических ракообразных Баренцева моря в таком объеме производится впервые. Некоторые сведения по этому вопросу можно получить из работ В. Д. Зеленского (1923), Г. М. Фридман (1924) и М. М. Белопольской (1952б, 1953). Мировая литература насчитывает значительное количество работ по паразитам морских ракообразных, но в большинстве их целью исследования являются не ракообразные как хозяева паразитов, предметом изучения обычно служит сам паразит, интересующий автора либо с точки зрения биологических особенностей (Lebour, 1911; Hunninen a. Cable, 1943; Догель и Волкова, 1946, и мн. др.). Только очень небольшое количество статей посвящено изучению паразитофауны какого-либо определенного вида морских ракообразных (Apstein, 1911; Белопольская, 1953, 1957). Среди литературы этого типа есть гидробиологические работы, в которых автор, изучая биологию данного вида ракообразного, попутно дает описание встретившихся ему паразитов (Marchall, Nicholls, Ott, 1934). Имеется ряд работ, носящих характер сводок, где суммируются полученные ранее сведения о гельминтах, проходящих свою личиночную стадию в членистоногих (Hall, 1929) и ракообразных (Leiper, 1936). В сводных таблицах подобных работ указывается на случаи нахождения личинок гельминтов у морских ракообразных.

В период проведения в лаборатории паразитологии Мурманской станции комплексного эколого-паразитологического изучения фауны Баренцева моря таких работ, в которых изучались бы паразиты целой фауны беспозвоночных, населяющих определенный водоем, совсем не было.

Мало было сведений и по экологии личиночных стадий паразитов, хотя в трудах советских паразитологов, в связи с общим направлением отечественной паразитологии, экологии уделялось больше внимания, чем в работах иностранных авторов. В экологическом плане изучение паразитов беспозвоночных проводила на Белом море Э. А. Зеликман, но в ее работе, завершенной в 1955 г., больше внимания уделялось паразитам моллюсков и было иссле-

довано лишь три вида ракообразных (*Gammarus locusta*, *Balanus balanoides* и *Crangon crangon*).

За последние годы резко возрос интерес к изучению паразитов на всех фазах их жизненного цикла. Интенсивно начали изучать паразитофауну беспозвоночных. Появились эколого-паразитологические исследования членистоногих, и в том числе ракообразных (Штейн, 1957, 1958, 1959а, 1959б). Польскими учеными было выполнено большое комплексное исследование паразитофауны озер Голдапиво и Дружно (Wisniewski, 1957, 1958). Изучалась паразитофауна птиц, рыб, моллюсков, членистоногих (насекомых и ракообразных). Подробно освещены экология и биоценологические связи у паразитов. Однако работы эти касаются пресноводной фауны. Подобных исследований на морях не производилось. Таким образом, наша работа является первым опытом эколого-паразитологического исследования морских бентических ракообразных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Нами была изучена паразитофауна 31 наиболее массового вида бентических ракообразных Баренцева моря (табл. 1). За время исследования (1949—1952 г.) вскрыто 33 995 экземпляров ракообразных. Такое массовое вскрытие имеет свои основания. Опыт показывает, что процент заражения ракообразных некоторыми паразитами бывает очень мал. Только благодаря тому, что окончательный хозяин поедает данный вид ракообразных в огромном количестве, достигается концентрация в нем этих паразитов, и последние могут продолжать свое существование. Поэтому при исследовании ракообразных в каждой пробе должно быть достаточно большое количество экземпляров (50—100, а некоторых и более).

Сборы материала производились в течение трех лет (с августа 1949 по август 1952 г.). В связи с индивидуальными особенностями каждого вида ракообразных методика сбора и подход к их исследованию были разными. Те из литоральных ракообразных, которых можно было добыть в больших количествах и в любой отлив, собирались на литорали ежемесячно по 50—100 экземпляров в разных пунктах приливо-отливной зоны. Для поимки некоторых сублиторальных животных ставились специальные ловушки. Сборы придонных животных, обитающих на больших глубинах, были приурочены к драгировочным рейсам экспедиционного судна МБС «К. Дерюгин», совершавшимся сезонно. Часть материала по этим ракообразным была получена во время рейса «Персея II» по северо-восточным районам моря, в котором мы принимали участие.

При выборе мест сбора материала мы стремились к тому, чтобы в ареале вида было охвачено как можно большее разнообразие условий обитания, и намечали пункты, где одни и те же факторы проявляли себя совершенно по-разному.

В нашу задачу входило также выявление зависимости зараженности от пола и возраста хозяина. У ракообразных, для которых характерен половой диморфизм, пол определялся либо по внешним признакам, либо на основании строения гонады. Определение возраста ракообразных было более трудной задачей, не всегда поддающейся точному разрешению. У таких ракообразных, как

Таблица 1

Исследованные бентические ракообразные Баренцева моря

Вид ракообразного	Количество вскрытых экземпляров	Местообитание ракообразного
Cirripedia		
<i>Balanus balanoides</i> Linné	8800	Литораль Сублитораль
<i>B. balanus</i> (Linné)	216	
<i>B. crenatus</i> Bruguière	200	
Amphipoda		
<i>Gammarus locusta</i> (Linné)	6030	Литораль
<i>G. marinus</i> Leach	1708	
<i>Gammarellus homari</i> (Fabricius)	238	
<i>Hyale prevosti</i> (Miln-Edwards)	140	
<i>Amphithoë rubricata</i> (Montagu)	1024	
<i>Ischyrocerus anguipes</i> Kröyer	25	
<i>Calliopius laeviusculus</i> (Kröyer)	63	Сублитораль
<i>Anonyx nugax</i> (Phipps)	5760	
<i>Orchomenella minuta</i> (Kröyer)	227	
<i>O. pinguis</i> (Boeck)	200	
<i>Caprella septentrionalis</i> Kröyer	855	Литораль и прибрежная сублитораль
Isopoda		
<i>Jaera albifrons</i> Leach	1280	Литораль Литораль и прибрежная сублитораль
<i>Idothea baltica</i> (Pallas)	400	
<i>I. granulosa</i> Rathke	187	Литораль
<i>I. pelagica</i> Leach	200	
Decapoda		
<i>Hyas araneus</i> (Linné)	990	Сублитораль и литораль
<i>H. coarctatus</i> Leach	72	
<i>Lithodes maja</i> (Linné)	20	Сублитораль
<i>Pagurus pubescens</i> Kröyer	1284	
<i>Sclerocrangon boreas</i> (Phipps)	420	Сублитораль и литораль
<i>Sabinea septemcarinata</i> (Sabine)	288	Сублитораль
<i>S. sarsi</i> Smith	90	
<i>Eualus gaimardi</i> (Miln-Edwards)	876	
<i>Hetairus polaris</i> (Sabine)	1040	
<i>Spirontocaris spinus</i> (Sowerby)	261	
<i>Sp. turgida</i> (Kröyer)	265	
<i>Pandalus borealis</i> Kröyer	600	Прибрежная сублитораль
<i>P. annulicornis</i> Leach	236	
Общее число вскрытий	33995	

балаюсы, определение возраста производилось по годовым кольцам, имеющимся на их известковом домике. У остальных же ракообразных критерием возраста служили размеры. При этом измерения делались так же, как это было принято в лаборатории гидробиологии МБС, чтобы впоследствии можно было использовать полученный материал по биологии исследованных нами видов. У *Amphipoda* измерялась длина от основания антенн до основания тельсона, у *Isopoda* — длина вместе с тельсоном, у раков-отшельников, крабов и *Lithodes* — длина и ширина карапакса, у креветок — длина от основания антенн до основания тельсона.

Найденные паразиты извлекались из хозяина, а в случае эктопаразитизма снимались с его поверхности и подвергались тщательному изучению в живом состоянии, а затем уже фиксировались спиртом для изготовления из них тотальных препаратов.

Наиболее трудной задачей при сборе материала было изучение строения инцистированных личинок. Пришлось разработать специальную методику для извлечения таких паразитов из цист.

Среди метацеркарий трематод попадаются такие, которые имеют эластичную и тонкостенную цисту. В этом случае вскрытие цист довольно легко осуществляется простым надавливанием на покровное стекло, под которым они находятся. Метацеркарий вылезает наружу. Слегка постукивая по покровному стеклу препаровальной иглой, можно добиться его распрямления, после чего под стекло вводится 70°-й спирт и метацеркарий фиксируется в расправленном состоянии. В том же случае, когда цисты обладают толстыми и упругими стенками (как это характерно главным образом для *Microphallidae*), они не поддаются раздавливанию. Для вскрытия подобных цист нами применялась следующая методика: цисты микрофаллид, обладающие совершенно сферической формой, помещались в капле морской воды на предметное стекло, затем вода почти целиком отсасывалась пипеткой и циста слегка подсушивалась, благодаря чему оболочка ее несколько сморщивалась и сторона, примыкающая к предметному стеклу, уплощалась, циста переставала кататься и закреплялась довольно прочно на месте. Затем в одном или двух местах цисты тонко заточенными препаровальными иглами делался небольшой прокол (во время этих манипуляций следует следить, чтобы высыхание не было чрезмерным). Когда проколы сделаны, циста опять помещается в каплю морской воды и накрывается покровным стеклом, которое придавливается сверху препаровальной иглой. После всех этих операций, когда помещенная в воду циста набухает, метацеркарий легко выходит наружу из сделанного разрыва (все описанные действия производятся под биноклем). В некоторых случаях извлечение *Microphallidae* из цист осуществлялось и другим способом. Исходя из того, что эти паразиты дальнейшее свое развитие проходят в кишечнике птиц — теплокровных животных, температура тела которых 40—42°, и предполагая, что стимулом

к эксцистированию метацеркария может быть не только химическое воздействие соков пищеварительного тракта, но и резкое изменение температуры, мы помещали цисты в солонку с физиологическим раствором или 5—7⁰/₁₀₀-м раствором морской воды и ставили солонку в термостат при 40—42° С. Как только температура раствора достигала температуры тела птицы, метацеркарии начинали обнаруживать большую активность. Они быстро двигались внутри цисты по кругу, стремясь освободиться от нее. Через некоторое время в солонке можно было уже найти некоторое количество

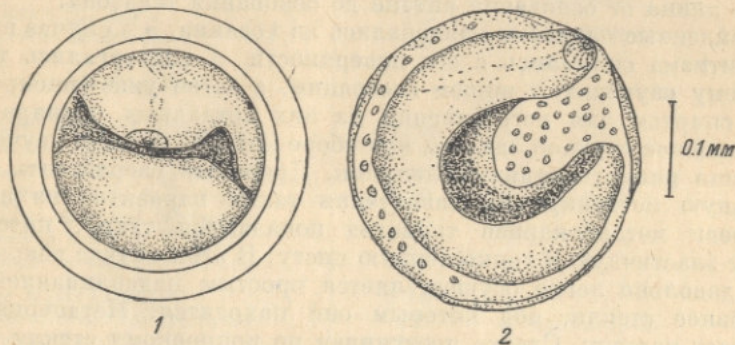


Рис. 1. Эксцистирование метацеркария *Maritrema* в физиологическом растворе.

1 — инцистированный метацеркарий; 2 — эксцистирующий метацеркарий (стенки цисты стали тонкими).

метацеркариев, свободных от цист. Эксцистирование осуществляется следующим образом. Например, метацеркарий *Maritrema* из *Amphithoe* при нагревании начинает активно двигаться внутри цисты, причем передним концом, снабженным, видимо, железами, выделяющими секрет, растворяющий оболочку цисты, он как бы «вылизывает» цисту изнутри, и циста становится все тоньше и тоньше (рис. 1), пока, наконец, в каком-нибудь месте не намечается разрыв, через который метацеркарий высовывает наружу передний конец тела, и затем уже усилиями мускулатуры тела отверстие увеличивается настолько, что метацеркарий выходит из цисты.

Метацеркарии, освобожденные описанными способами от цисты, сначала подвергались изучению в живом состоянии, а затем расправлялись и фиксировались, после чего из них изготовлялись тотальные препараты, окрашенные квасцовым кармином.

Цистицеркоиды *Dilepididae* извлекались из своих толстостенных цист с помощью препаровальных игл, а затем из них так же, как и из плероцеркоидов, изготовлялись тотальные препараты. Цистицеркоиды же *Hymenolepididae* изучались только на живом материале. Для того чтобы заставить инцистированных личинок

скребней вывернуть хоботок, они помещались в дистиллированную воду. Внутри личинки резко изменялось осмотическое давление, и под влиянием тургора хоботок выворачивался наружу. После этого личинка фиксировалась спиртом и рассматривалась в молочной кислоте.

Свернутые личинки *Nematoda* фиксировались горячим спиртом, что вызывало их распрямление, и изучались в молочной кислоте. Таким же способом фиксировались и пиявки для изготовления из них тотальных препаратов.

Паразитические ракообразные изучались в живом виде, сохранялись же они в спирту.

При нахождении *Gregarina* из содержимого кишечника рака, заключающего этих паразитов, делался мазок, который фиксировался жидкостью Шаудина, а затем окрашивался железным гематоксилином. В некоторых случаях для более детального исследования строения паразитов приходилось изготовлять поперечные срезы (для изучения некоторых метацеркариев, турбеллярий, пиявок). Измерение паразитов производилось главным образом на фиксированном материале. Зарисовки делались с рисовальным аппаратом.

В тех случаях, когда определение личинок было затруднительным и когда изучаемый паразит попадался нам более или менее часто, а не в виде единичных находок, мы проводили опыты по искусственному заражению окончательного хозяина путем скармливания ему испытуемых личинок. Получение в результате опыта взрослых особей облегчало определение.

СОБСТВЕННЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ

I. СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ПАРАЗИТОВ РАКООБРАЗНЫХ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Прежде чем переходить к изложению материала, мы считаем нужным пояснить, что мы понимаем под некоторыми паразитологическими терминами, так как они отличаются неустойчивостью и паразитологи, принадлежащие к разным школам, вкладывают в них различный смысл.

1. Окончательный хозяин в принятой нами терминологии — хозяин, в котором паразит достигает половой зрелости и размножается половым путем.

2. Под первым промежуточным хозяином мы везде имеем в виду хозяина, в котором развивается первая паразитическая стадия гельминта, следующая за эмбриогенезом (для трематод — партеногенетическое поколение).

3. Второй промежуточный хозяин — хозяин, в котором обитает следующая за вышеназванной паразитическая личиночная стадия.

4. Основной хозяин — хозяин, который заражается данным паразитом сильнее, чем другие, и чаще других видов служит для распространения паразита.

5. Дополнительный хозяин — хозяин, который хотя и заражается данным паразитом в естественных условиях, но более слабо, значительно реже, чем основной хозяин, и меньше, чем последний, способствует распространению паразита, увеличению численности его вида.

Как показало исследование, в состав паразитофауны *Crustacea* входят представители самых различных групп животных. Всех паразитов ракообразных можно разбить на две группы: I группа — паразиты, для которых ракообразные служат лишь промежуточными хозяевами; II группа — паразиты, для которых раки являются единственным хозяином (табл. 2).

К I группе относятся представители классов *Trematoda*, *Cestoidea*, *Nematoda*, *Acanthocephala*.

Ко II группе относятся *Gregarina*, паразитические ракообразные из *Copepoda*, *Isopoda* и *Cirripedia*, поселяющиеся на креветках и раках-отшельниках; пиявка *Craignonobdella murmanica* Salensky. Ко II группе паразитов мы сознательно относим турбеллярию *Monocelis oofaga*, поедающую икру краба *Hyas araneus* и строящую на ней свои коконы. Эта турбеллярия, хотя и расценивается описавшим ее автором (Фридман, 1924) как паразитическая, однако не вполне подходит под определение паразитизма. В самом деле, своему непосредственному хозяину — крабу — турбеллярия по существу не приносит вреда. Поедая его икру, она наносит тем самым ущерб лишь виду хозяина, но не данной особи. Если бы краб откладывал икру на субстрат, а не вынашивал бы ее на пост-абдомине, то турбеллярию, питающуюся его икрой, следовало бы признать за хищника. Однако в данном случае существуют строгая приуроченность *M. oofaga* к одному хозяину — к *Hyas araneus* — и постоянное сожительство с ним, так что говорить о свободном хищничестве здесь нельзя. С другой стороны, если рассматривать икру краба как выделение половой системы, можно было бы с известной натяжкой отнести турбеллярию к комменсалам. Но принять подобную точку зрения мешает нам то обстоятельство, что при комменсализме обычно один из партнеров не приносит вреда ни данной особи другого партнера, ни виду этого партнера в целом (поедание экскрементов, остатков пищи). Таким образом, данный случай сожительства несколько особый; и так как *M. oofaga* постоянный сожитель краба, процент поражения ею его икры высок, а ущерб, наносимый виду, значителен, то мы хотя и не считаем *M. oofaga* паразитом в точном смысле термина, но не видим возможности оставить ее в стороне и условно причисляем ее ко II группе.

В то время как представители I группы, являются в своей половозрелой стадии паразитами позвоночных и изучение их может иметь практическое значение, II группа представляет скорее теоретический интерес.

При классификации паразитов ракообразных нам кажется наиболее удобным придерживаться разделения именно на эти группы и рассматривать каждую из них порознь. Вот почему ниже приводится список, в котором паразиты, найденные нами в *Crustacea* Баренцева моря, разбиты на две указанные группы (табл. 2).

Как уже говорилось выше, паразиты I группы являются личинками разных групп паразитических червей, в своей половозрелой стадии поселяющихся в различных морских позвоночных. Определить систематическое положение личинок червей, принадлежность их к той или иной систематической группе невозможно, не установив связи между данной личинкой и определенной половозрелой формой, т. е. не разгадав жизненного цикла паразита.

Установить искомую связь можно либо путем эксперимента, либо основываясь на морфологическом сходстве. В связи с этим целесообразно приводить данные о циклах развития паразитов

Распределение паразитов, найденных у бентических ракообразных, по хозяевам

Таблица 2

Паразит	Хозяин
I ГРУППА	
Trematoda	
Метацеркарий <i>Podocotyle atomon</i> Rud., 1802	<i>Gammarus locusta</i> (Linné), <i>G. marinus</i> Leach, <i>Gammarellus homari</i> (Fabricius), <i>Hyale prevosti</i> (Miln-Edwards), <i>Amphithoë rubricata</i> (Montagu), <i>Ischyrocerus anguipes</i> Kröyer, <i>Calliopius laeviusculus</i> (Kröyer), <i>Anonyx nugax</i> (Phipps), <i>Jaera albifrons</i> Leach.
Метацеркарий <i>Podocotyle reflexa</i> Creplin, 1895.	<i>Eualus gaimardi</i> (Miln-Edwards), <i>Hetairus polaris</i> (Sabine), <i>Spirontocaris spinus</i> (Sowerby), <i>Sp. turgida</i> (Kröyer), <i>Pandalus borealis</i> Kröyer, <i>P. annulicornis</i> Leach.
Метацеркарий <i>Steganoderma messjatzevi</i> (Issaitschikow, 1928).	<i>Sclerocrangon boreas</i> (Phipps), <i>Sabinea septemcarinata</i> (Sabine), <i>Pagurus pubescens</i> Kröyer.
Метацеркарий <i>Derogenes varicus</i> Müller, 1784.	<i>P. pubescens</i> Kröyer.
Метацеркарий <i>Genarches mülleri</i> Levensen, 1881.	<i>Caprella septentrionalis</i> Kröyer.
Метацеркарий <i>Microphallus excellens</i> (Nicoll, 1907) Baer, 1943.	<i>Hyas araneus</i> (Linné).
Метацеркарий <i>Microphallus arenaria</i> (Belopolskaya, 1953) Baer, 1943.	<i>Amphithoë rubricata</i> (Montagu).
Метацеркарий <i>Levinseniella propinqua</i> Jägerskiöld, 1907.	<i>Gammarus marinus</i> Leach.
Метацеркарий <i>Maritrema gratiosum</i> Nicoll, 1907.	<i>Balanus balanoides</i> Linné.
Метацеркарий <i>Maritrema linguilla</i> Jägerskiöld, 1909.	<i>Amphithoë rubricata</i> (Montagu).
Cestoidea	
Плерицеркоид <i>Diplocotyle</i> sp.	<i>Anonyx nugax</i> (Phipps).
Цистицеркоид <i>Hymenolepis microsoma</i> Creplin, 1829.	<i>Gammarus locusta</i> (Linné), <i>Amphithoë rubricata</i> (Montagu).
Цистицеркоид «a» Belopolskaya, 1953.	<i>Balanus balanoides</i> Linné.
Цистицеркоид <i>Hymenolepis setigera</i> (Froelich, 1789).	<i>Anonyx nugax</i> (Phipps), <i>Gammarus locusta</i> (Linné).
Цистицеркоид <i>Lateriporus teres</i> (Krabbe, 1869).	<i>Amphithoë rubricata</i> (Montagu).

Таблица 2 (продолжение)

Паразит	Хозяин
Цистицеркоид <i>Dilepididae</i> gen. sp.	<i>Amphithoë rubricata</i> (Montagu).
Nematoda	
Spirurata	
Личинка <i>Ascarophis morrhuae</i> Van Beneden, 1871.	<i>Pagurus pubescens</i> Kröyer, <i>Eualus gaimardi</i> (Miln-Edwards), <i>Hetairus polaris</i> (Sabine), <i>Spirontocaris spinus</i> (Sowerby), <i>Pandalus borealis</i> Kröyer.
Личинка <i>Ascarophis filiformis</i> Poljansky, 1952.	<i>Hetairus polaris</i> (Sabine), <i>Eualus gaimardi</i> (Miln-Edwards), <i>Spirontocaris spinus</i> (Sowerby).
Ascaridata	
Личинка <i>Eustoma rotundatum</i> Van Beneden, 1870.	<i>Lithodes maja</i> (Linné).
Личинка <i>Terranova decipiens</i> (Krabbe, 1878) Baylis, 1916, Karokhin, 1946.	<i>Sclerocrangon boreas</i> (Phipps).
Личинка <i>Anisakis</i> sp. Dujardin, 1845.	<i>Caprella septentrionalis</i> Kröyer, <i>Hyas araneus</i> (Linné), <i>Thysanoëssa raschii</i> (M. Sars).
Личинка <i>Contraecum aduncum</i> Raillet et Henry, 1912.	<i>Pandalus borealis</i> Kröyer, <i>Calanus finmarchicus</i> (Gunner).
Acanthocephala	
<i>Polymorphus phippsi</i> Kostylev, 1922.	<i>Gammarus locusta</i> (Linné).
<i>P. botulus</i> Van Cleave, 1916.	<i>Hyas araneus</i> (Linné), <i>Pagurus pubescens</i> Kröyer.
II ГРУППА	
Gregarina	
<i>Gregarina balani</i> (Pixinoides balani) Köelliker, 1843).	<i>Balanus balanoides</i> Linné, <i>B. balanus</i> (Linné).
<i>Gregarina gammari</i> von Siebold? 1839.	<i>Amphithoë rubricata</i> (Montagu).
<i>Gregarina</i> sp.	<i>Hetairus polaris</i> (Sabine).
Turbellaria	
<i>Monocelis oofaga</i> Fridman, 1924.	<i>Hyas araneus</i> (Linné).
Hirudinea	
<i>Crangonobdella murmanica</i> Selensky, 1923.	<i>Sclerocrangon boreas</i> (Phipps).

Таблица 2 (продолжение)

Паразит	Хозяин
Crustacea Copepoda <i>Choniostoma hansenii</i> Giard et Bonnier, 1887.	<i>Eualus gaimardi</i> (Miln-Edwards), <i>Hetairus polaris</i> (Sabine), <i>Spirontocaris spinus</i> (Sowerby), <i>Sp. turgida</i> (Kröyer).
Isopoda <i>Boipyroides hippolytes</i> (Kröyer, 1865). <i>Phryxus abdominalis</i> (Kröyer, 1865).	<i>Hetairus polaris</i> (Sabine), <i>Pandalus borealis</i> Kröyer, <i>P. annulicornis</i> Leach. <i>Eualus gaimardi</i> (Miln-Edwards), <i>Hetairus polaris</i> (Sabine), <i>Spirontocaris spinus</i> (Sowerby), <i>S. turgida</i> (Kröyer), <i>Pandalus annulicornis</i> Leach.
Cirripedia <i>Peltogaster paguri</i> Rathke, 1825.	<i>Pagurus pubescens</i> Kröyer.

Примечание. *Thysanoëssa raschii* и *Calanus finmarchicus* — планктонные ракообразные

в систематической части. При таком построении сразу подтверждается правильность определения личинки и истинное положение ее в системе уже не вызывает сомнения.

В первую очередь мы будем рассматривать паразитов I группы, как имеющих большее практическое значение, и изучению которых поэтому в нашей работе уделялось большее внимание.

А. ПАРАЗИТЫ, ДЛЯ КОТОРЫХ РАКООБРАЗНЫЕ СЛУЖАТ ПРОМЕЖУТОЧНЫМИ ХОЗЯЕВАМИ

Класс ТРЕМАТОДА

Известно много случаев, когда в роли второго промежуточного хозяина для трематод выступают морские ракообразные (Lebour, 1911, 1923, 1935; Dollfus, 1927a, 1927b; Steuer, 1928; Hunninen a. Cable, 1941, 1943; Castle, Hadley, 1946; Зеликман, 1951; Stuncard, 1952; Белополюская, 1953; Кулачкова, 1953; и мн. др.).

В этом отношении не представляют исключения и Crustacea Баренцева моря. В ракообразных исследуемого района обнаружены личинки сосальщиков как рыб, так и птиц. Всего нами было найдено 10 видов метацеркариев трематод.

1. ЛИЧИНКИ TREMATODA, ПАРАЗИТИРУЮЩИЕ В ПОЛОВОЗРЕЛОЙ СТАДИИ В РЫБАХ

Семейство ALLOCREADIDAE Stossich

Метацеркарий *Podocotyle atomon* Rud., 1802 (рис. 2—4)

Наиболее обычный, встречающийся по всей литорали исследуемого района паразит ракообразных — метацеркарий широко распространенного у морских рыб дигенетического сосальщика *P. atomon*.

Тонкая прозрачная циста, в которой помещается метацеркарий, имеет округлую или овальную форму, легко изменяющуюся в зависимости от положения в ней личинки. Снаружи она окружена слоем коричневого пигмента, который имеет неправильные очертания и покрывает цисту неравномерным слоем. Иногда попадаются 2—3 цисты, заключенные в общую массу пигмента. На поперечных срезах структура пигмента плотная, не зернистая, заметна слоистость, клеточных образований не видно.

Окруженные пигментом цисты просвечивают сквозь хитиновые покровы хозяина, и их нетрудно заметить простым глазом.

У наиболее зрелых метацеркариев на тотальных препаратах, окрашенных квасцовым кармином, виден трехлопастный яичник, 2 семенника и циррусная сумка. Ротовая присоска личинки почти в два раза меньше брюшной. Предглотка очень коротка, мускулистая глотка в 1.5—2 раза короче пищевода, разветвление кишечника начинается как раз над брюшной присоской, и ветви кишечника почти достигают заднего конца тела. Виден довольно большой мочевой пузырь, выстланный крупными клетками, от чего у живых экземпляров он имеет ячеистую структуру (рис. 2). *P. atomon* не является узко специфичным, приуроченным к одному какому-либо виду хозяев паразитом, а с одинаковым успехом инцистируется у многих видов баренцевоморских Amphipoda (табл. 2).

Жизненный цикл *Podocotyle atomon* был изучен Ханнинен и Кэбл (Hunninen a. Cable, 1943). По данным этих авторов, *P. atomon* имеет короткохвостую котиломикродеркную церкарию, которая развивается в *Littorina rudis* (Maton) [syn. *L. saxatilis* (Olivieri)] и, покинув моллюска, внедряется в Amphipoda. Вторыми промежуточными хозяевами, по наблюдениям Ханнинен и Кэбл, служат *Gammarus* sp., *Carinogammarus tuoronetus* и *Amphithoe longimana*. Окончательными хозяевами являются многие морские рыбы. Цикл развития был проверен названными авторами экспериментально.

Еще в 1938 г. Паломби (Palombi, 1938) высказывал предположение, что личинкой *P. atomon* является *Cercaria setifera* (Monticelli), принадлежащая к группе трихоцеркных церкарий, обладающих длинным хвостом с многочисленными гребными пластинками. Свои предположения Паломби строил на основании обнаруженном

ВНИРО
№
10522

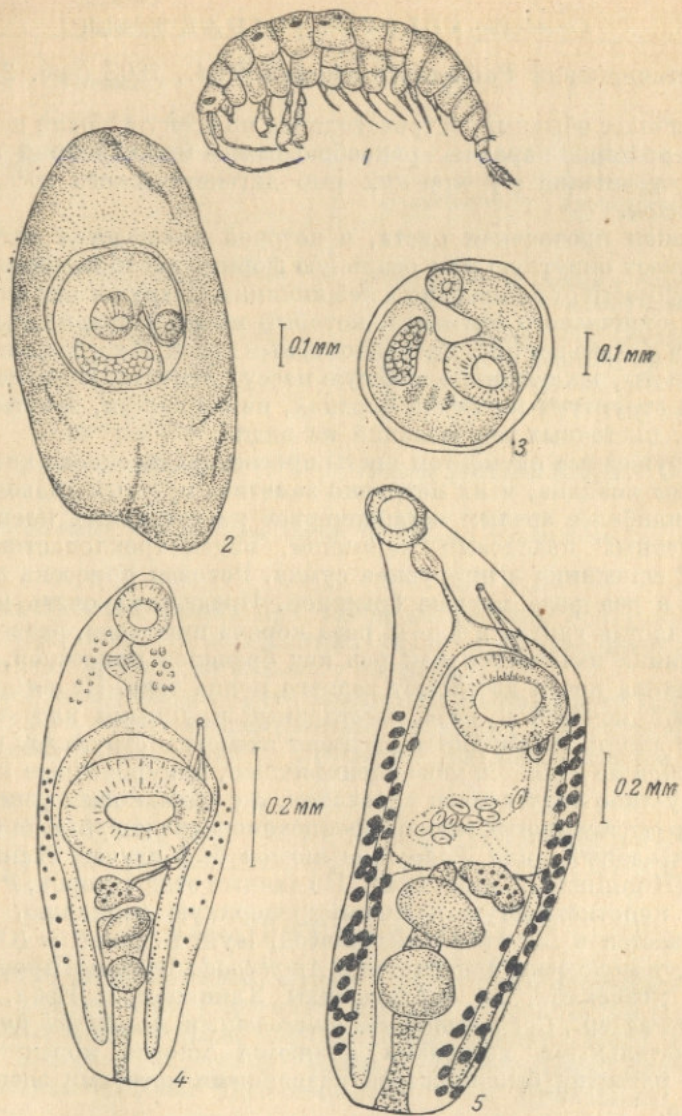


Рис. 2. *Podocotyle atomon*.

1 — цисты метацирария в гемоцеле *Gammarus locusta*; 2 — метацирарий в пигментной цисте; 3 — инцистированный метацирарий; 4 — эксцистированный метацирарий; 5 — половозрелый *P. atomon*, полученный экспериментально в колюшке.

при сравнении очень молодых *P. atomon* из *Atherina hepsetus* с *Cercaria setifera*.

Полученные нами результаты по экспериментальному заражению гаммарусов, которые производились в 1947 г. на Белом море,

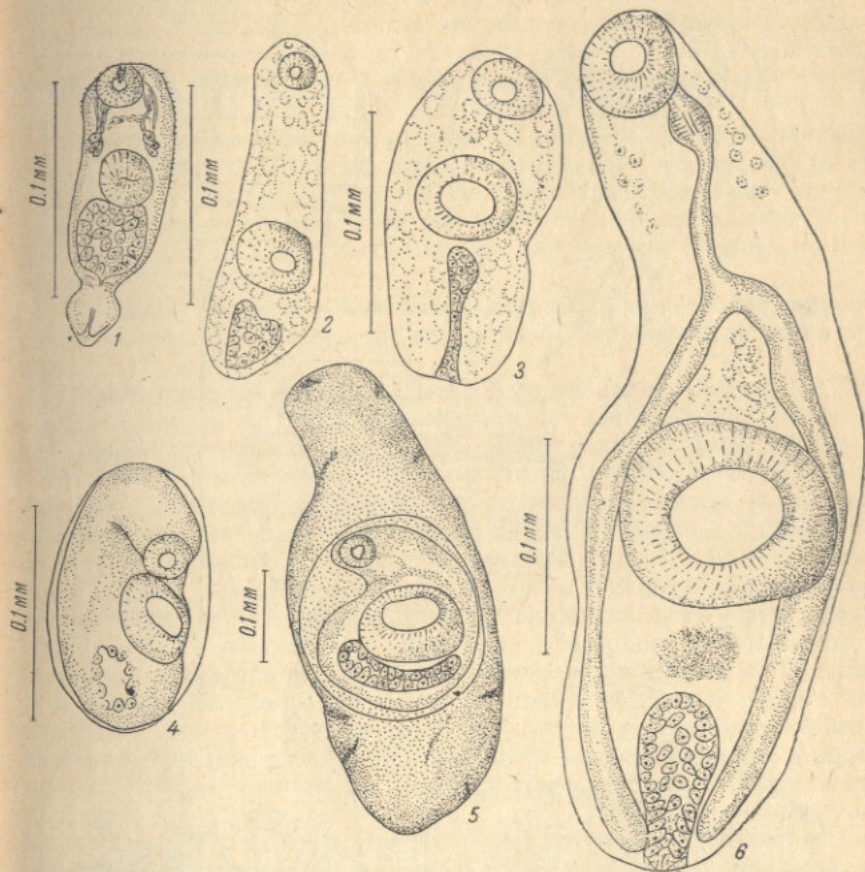


Рис. 3. Развитие и рост метацирария *Podocotyle atomon* во втором промежуточном хозяине (экспериментальное заражение).

1 — церкарий из *Littorina*; 2 — метацирарий через 16 час. после начала опыта; 3 — метацирарий через 24 часа после начала опыта; 4 — метацирарий через 60 час. после начала опыта; 5 и 6 — метацирарий через 84 часа после начала опыта (5 — инцистированный в пигментной цисте, 6 — эксцистированный).

подтвердили данные Ханнинен и Кэбл, так как во время опытов короткохвостые церкарии из *L. rudis* (syn. *L. saxatilis*), принадлежащие к группе котиломикроцеркных, заражали гаммарусов и развивались в метацирариев *P. atomon* (рис. 3, 4).

Кроме метацеркария *Podocotyle atomon*, в баренцевоморских ракообразных паразитирует еще одна личинка трематод, принадлежащих к сем. *Allocreadidae*, которую мы склонны считать метацеркарием *P. reflexa*. Личинка эта встречалась нам в мускулатуре многих видов креветок. *Hetairus polaris*, *Eualus gaimardi*, *Spirontocaris spinus*, *Sp. turgida*, *Pandalus borealis* несут в себе цисты со свернутым внутри них метацеркарием.

Цисты, содержащие метацеркариев, тонкостенные, прозрачные, форма их округлая или продолговатоовальная, в зависимости от положения в них метацеркариев. Снаружи прозрачная циста одета пигментированной желтоватой кожистой оболочкой, которая тоже достаточно прозрачна, чтобы сквозь нее видеть свернувшегося червя.

По своему строению этот метацеркарий во многом напоминает метацеркария *P. atomon*, но некоторыми чертами отличается от него.

Освобожденный от цисты метацеркарий имеет длину от 0.325 до 0.525 мм, т. е. по своей величине он меньше метацеркариев *P. atomon*. Ротовая присоска его имеет размеры $0.050 \times 0.060 - 0.050 \times 0.075$ мм. Брюшная присоска ($0.110 \times 0.105 - 0.185 \times 0.195$ мм) сильно выдается над поверхностью тела и гораздо больше брюшной присоски метацеркария *P. atomon*. Отношение размеров брюшной присоски к ротовой — 1 : 2—3, тогда как у *Podocotyle atomon* оно 1 : 1.5—2. Даже у самого развитого из встреченных нами метацеркариев половая система сформирована еще слабо и представлена не вполне оформившимися зачатками яичника и семенников, расположенных один за другим по медианной линии. Исследование креветок производилось в разные сезоны, но тем не менее ни разу не удалось найти более зрелой личинки. Следует думать, что развитие метацеркария во втором промежуточном хозяине не идет дальше указанного уровня и что дальнейшее созревание половой системы осуществляется уже в окончательном хозяине. Надо отметить, что вообще все внутреннее строение метацеркария выражено гораздо менее четко, чем у той же личиночной стадии *P. atomon*. Нами были проделаны опыты по искусственному заражению этими метацеркариями маслоика (*Pholis gunnellus*) — типичной литоральной рыбы, у которой в естественных условиях *P. reflexa* встречается редко.

Маслюки для опыта выбирались как можно меньших размеров, такие, для которых креветка была бы слишком крупной недоступной пищей. Длина их была 5—6 см, диаметр рта до 3 мм.

Кусочек мускулатуры креветки, содержащий цисты метацеркариев, с помощью длинной пипетки вводился в желудок рыбы. Один из подопытных маслюков погиб в день заражения, и в кишечнике его были найдены 2 еще очень маленькие трематоды. У вто-

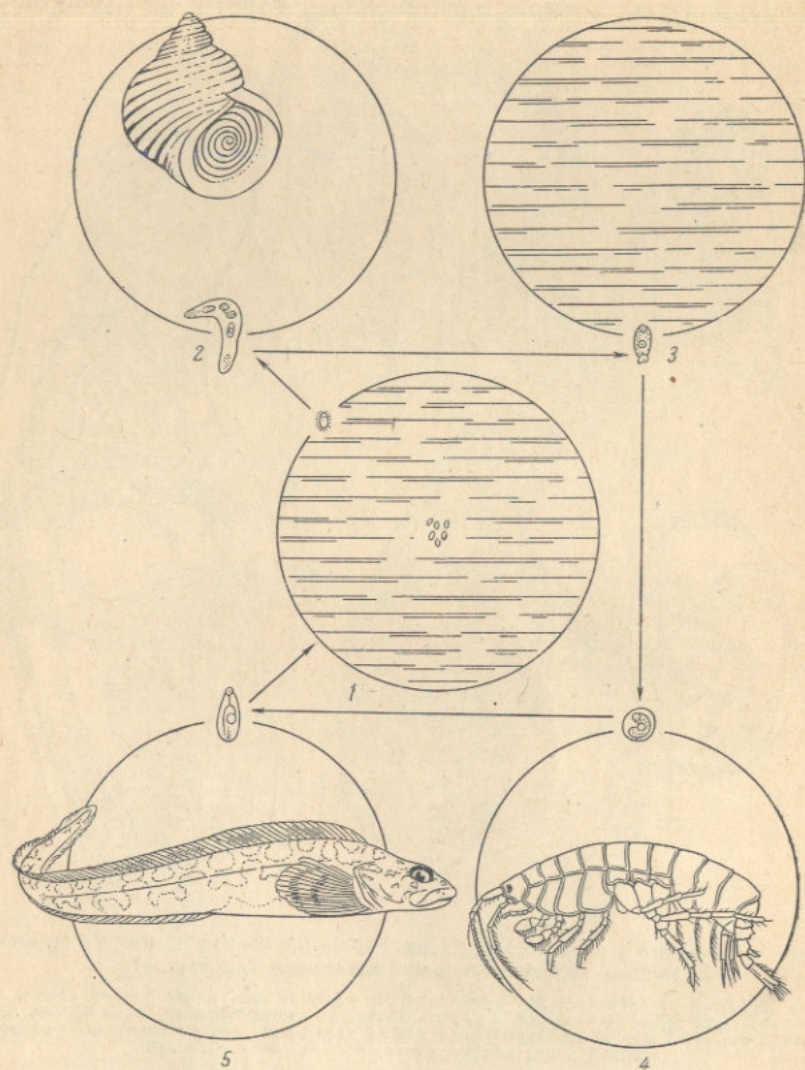


Рис. 4. Схема цикла развития *Podocotyle atomon*.

1 — яйца во внешней среде; 2 — реди в первом промежуточном хозяине; 3 — церкарий во внешней среде; 4 — метацеркарий во втором промежуточном хозяине; 5 — половозрелый *P. atomon* в окончательном хозяине.

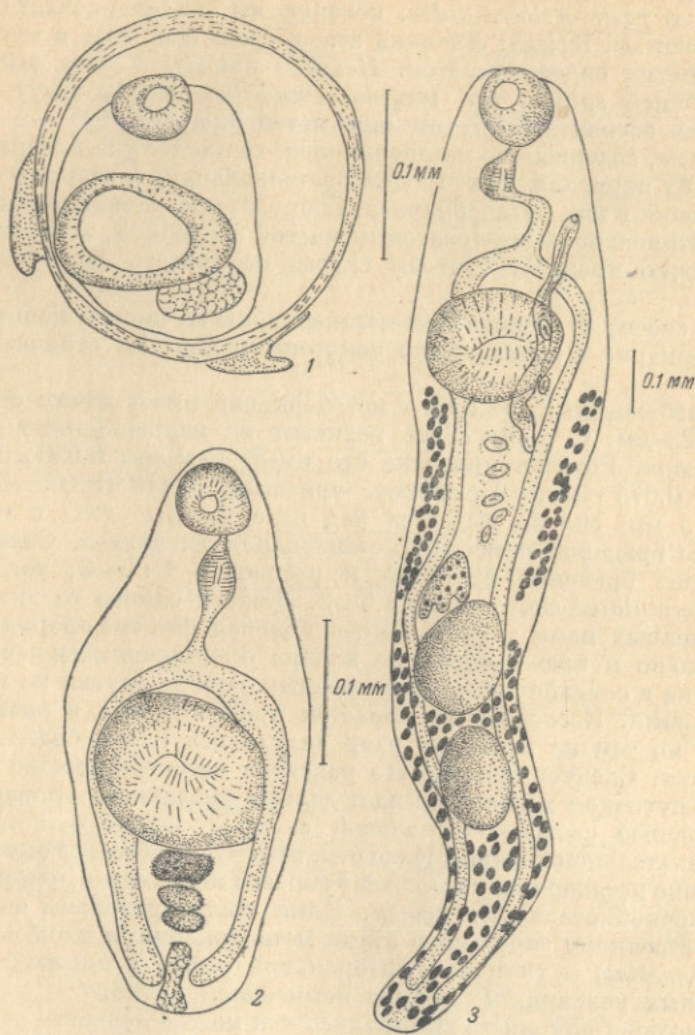


Рис. 5. *Podocotyle reflexa*.

1 — инцистированный метацеркарий; 2 — эксцистированный метацеркарий; 3 — половозрелый *P. reflexa*, выращенный экспериментально в кишечнике маслюка.

рого маслюка через 3 дня после заражения в кишечнике была найдена одна взрослая трематода, матка которой содержала 5 сформированных яиц. Трематода эта была определена нами как *Podocotyle reflexa*. И таким образом жизненный цикл *P. reflexa* был доказан экспериментально.

В рыбах Баренцева моря в данном районе Ю. И. Полянским было обнаружено 2 вида вышеупомянутого рода — *P. atomon* и *P. reflexa*. *P. atomon* — паразит очень многих рыб, приуроченных главным образом к литоральному питанию, и у таких рыб, как тресковые, встречается только в раннем возрасте, у мальков и сеголетков, т. е. тогда, когда они проходят стадию литорального питания. После же того, как тресковые переходят к питанию в открытом море, *P. atomon* у них уже не попадает. Напротив, *P. reflexa* в наибольшем количестве (73.3%, по данным Ю. И. Полянского, 1955) отмечается у типичных рыб открытого моря, таких, как *Sebastes marinus* (Linné), питающегося главным образом пелагическими животными (кашпак, мойва, сельдь), и только в небольшом количестве у таких типичных литоральных рыб, как *Pholis gunnellus* Linné (5% по данным Ю. И. Полянского, 1955). Для тресковых *P. reflexa* характерен в зрелом возрасте после перехода их к питанию в открытом море. Таким образом, есть все основания считать, что рыбы получают этого паразита от каких-то сублиторальных животных. Как раз креветки — промежуточные хозяева *P. reflexa* и принадлежат к таковым. Отмеченный нами факт, что в естественных условиях *Pholis gunnellus* (типичная литоральная рыба) все-таки заражен *P. reflexa*, находит свое объяснение в том, что такие креветки, как *Eualus gaimardi*, являясь носителями цист, обитают не только в открытом море, но часто стайки их появляются и в прибрежной зоне, иногда заплывающая на литораль, где они могут послужить добычей для *Pholis*.

Семейство ZOOGONIDAE Odhner

Метацеркарий *Steganoderma messjatzevi*
(Issaitschikow, 1928) (рис.6)

Из представителей этого семейства в ракообразных Баренцева моря нами были найдены личинки лишь одного вида. В мускулатуре десятиногих раков *Sclerocrangon boreas*, *Sabinea septemcarinata* (Sabine) и *Pagurus gubescens* Kröyer паразитирует метацеркарий рыбьего сосальщика *Steganoderma messjatzevi* (Issaitschikow, 1928).

Крупные (1.43×1.18—1.60×1.42 мм) беловатые цисты, внутри которых помещается метацеркарий, имеют овальноокруглую форму. Стенки цисты довольно толстые, сквозь них большим темным пятном просвечивает мочевой пузырь червя. Величина мета-

церкариев варьирует в широких пределах: так, длина тела колеблется от 0.91 до 4.79 мм при ширине 0.48—1.63 мм. Продолговатое, закругленное на обоих концах тело расширяется на уровне брюшной присоски и густо покрыто шипиками, расположенными

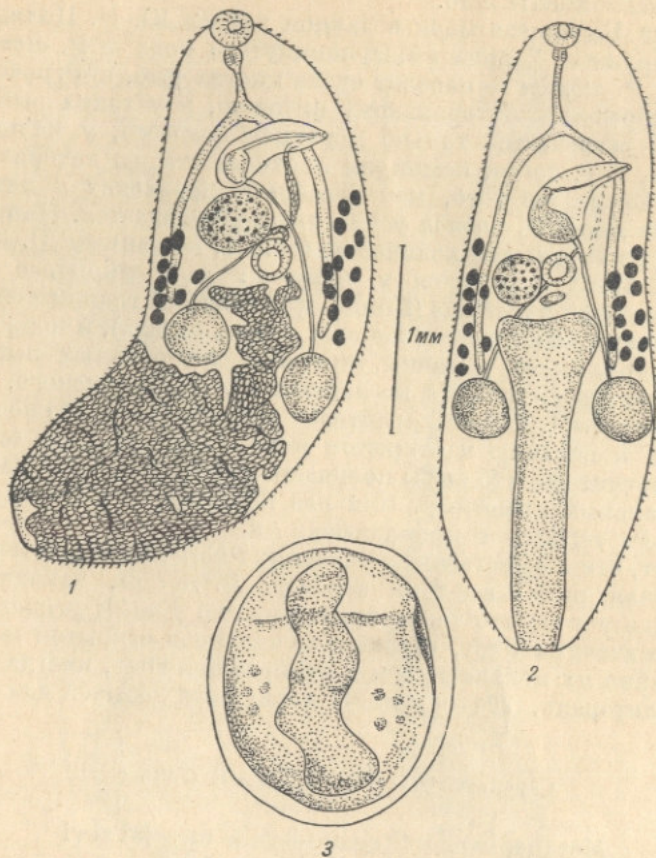


Рис. 6. *Steganoderma messjatzevi*.

1 — половозрелая *S. messjatzevi*; 2 — эксцистированный метациркарий; 3 — инцистированный метациркарий.

в шахматном порядке. Величина шипиков и их число убывают по направлению к заднему концу тела. Обе присоски приблизительно одинаковой величины. Ротовая присоска ($0.10 \times 0.13 - 0.20 \times 0.22$ мм) располагается терминально, брюшная ($0.11 \times 0.13 - 0.24 \times 0.26$ мм) — несколько ближе к переднему концу. Предглотка отсутствует, так что ротовое отверстие прямо ведет в массивную глотку ($0.046 \times 0.05 - 0.075 \times 0.083$ мм). Длина пищевода

варьирует в зависимости от степени растяжения переднего конца и может равняться длине глотки или превышать ее в 2, 3 и даже 6 раз. Короткие ветви кишечника доходят лишь до задней границы расположения желточников. Половая система метациркариев хорошо развита. Округлый яичник ($0.041 \times 0.045 - 0.076 \times 0.076$) помещается с правой стороны тела, слегка смещаясь кпереди или кзади по отношению к брюшной присоске. У наиболее развитых метациркариев рядом с яичником отчетливо виден семяприемник. Два овальноокруглых семенника располагаются по бокам тела позади яичника, от них кпереди отходят два хорошо различимых семяпровода. Сливаясь вместе вблизи циррусного мешка, семяпроводы расширяются в задней его части в семенной пузырек. Объемистый циррусный мешок занимает пространство между брюшной присоской и развилкой кишечника, открываясь слева, на брюшной стороне, половым отверстием. Желточники состоят из гроздевидно расположенных крупных округлых фолликул, причем количество их с правой и с левой стороны никогда не совпадает, и обычно в правом желточнике их 9, в левом — 12. Однако в процессе развития половой системы желточные фолликулы, очевидно, формируются постепенно, и у некоторых метациркариев наблюдается меньшее их число, например 8 слева и 9 справа, 8 слева и 11 справа, 9 слева и 11 справа и т. п. У многих метациркариев имеются уже зачатки матки. Трубовидный мочевой пузырь, заполненный темным содержимым, почти достигает уровня брюшной присоски и несколько расширен на проксимальном конце. На заднем конце тела имеется небольшое углубление, на дне которого открывается отверстие мочевого пузыря.

Взрослая трематода этого вида была впервые найдена Исайчиковым в кишечнике камбалы-ерша и выделена им как новый род и вид *Nordostrema messjatzevi*; но Ямагути (Yamaguti, 1934, 1958) и Мантер (Manter, 1934) высказывают мнение, что род *Nordostrema* является синонимом рода *Steganoderma*, выделенного Стаффордом (Stafford, 1904). К этому же мнению присоединяется и Ю. И. Полянский (1955). Таким образом, следует утвердить за трематодой, а следовательно, и за ее личинкой, описанной как личинка *Nordostrema messjatzevi* (Успенская, 1952), название *Steganoderma messjatzevi*. В Баренцевом море взрослые трематоды этого вида паразитируют еще и в палтусе. Жизненный цикл *Steganoderma* не проверялся экспериментально, и определение базируется на морфологическом сходстве между взрослой и личиночной стадиями трематоды.

На Восточном Мурмане *Steganoderma messjatzevi* является довольно редким сосальщиком рыб, соответственно и личинки ее встречаются в ракообразных не очень часто. Так, из 228 вскрытых *Sabinea septemcarinata* метациркарии были обнаружены только у одной. В *Pagurus pubescens*, вскрытых в количестве 1284 особей, метациркарий также был встречен лишь один раз. У *Scle-*

rocrangon boreas они попадают гораздо чаще, заражая до 28% особей.

Все указанные промежуточные хозяева являются обитателями сублиторали (единственный зараженный *Pagurus* тоже был добыт из сублиторали). Это наводит на мысль, что церкарии *S. messjatzevi* следует искать в каких-то сублиторальных моллюсках, которые и служат источником инвазии для ракообразных. Ракообразные же в свою очередь, входя в состав пищевого рациона таких рыб, как камбала-ерш и палтус, заражают их этими сосальщиками.

Семейство HEMIURIDAE Lühe, 1901.

В бентических ракообразных нами было найдено 2 представителя этого семейства: метацеркарий *Genarches mülleri* и метацеркарий *Derogenes varicus*.

Метацеркарий *Genarches mülleri*
Levinsen, 1881 (рис. 7)

Личинка *G. mülleri* встретила нам всего два раза в полости тела *Amphipoda* — *Caprella septentrionalis*. Она не инцистируется и свободно ползает в полости тела *Caprella*. Молодой метацеркарий имеет длину 1.120 мм при наибольшей ширине 0.256 мм; ротовая присоска его располагается терминально (0.108×0.108 мм); брюшная присоска слегка сдвинута к заднему концу тела (0.175×0.178 мм); предглотка отсутствует, и непосредственно от глотки

Рис. 7. Метацеркарий *Genarches mülleri* из *Caprella septentrionalis*.

отходят широкие ветви кишечника, которые на уровне яичника смыкаются, образуя кольцо; позади брюшной присоски лежат два семенника — левый несколько ниже правого (0.085×0.1518 мм и 0.1155×0.0792 мм); за ними справа следует овальный яичник (0.099×0.1320 мм) и далее, располагаясь по бокам тела друг против друга, — два овальных компактных желточника (0.0858×0.1320 мм и 0.1221×0.0891 мм); простатические железы окружают короткий семяизвергательный канал; виден обширный, но еще не заполненный спермой семенной пузырек; выделительная система образует характерное для *Hemiuridae* кольцо и у живого червя заполнена темным содержимым; кутикула метацерка-

рия гладкая. Строение червя говорит за то, что это личинка *Genarches mülleri*. Нужно отметить, что второй найденный нами экземпляр оказался половозрелым, т. е. развился прогенетически во втором промежуточном хозяине. По данным Ю. И. Полянского (1955), *Genarches mülleri* паразитирует в пяти видах баренцевоморских рыб: у *Myoxocephallus scorpius* (Linné) (3.3%), *Artodiellus europeus* (10.5%), *Pleuronectes flesus* Linné (6.25%), *Lumpenus lamprectiformis* (в 6 из 6 вскрытых), *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) (в 1 из двух). Судя по тому, что он встречается в таких глубоководных рыбах открытого моря, как черный палтус, *Artodiellus* и *Lumpenus*, *Caprella*, населяющая литораль и прибрежную зону сублиторали Баренцева моря, — не единственный возможный второй промежуточный хозяин для *Genarches mülleri*.

Метацеркарий *Derogenes varicus*
Müller, 1784 (рис. 8)

Другая личинка *Hemiuridae* была обнаружена нами трижды в полости тела *Pagurus*. Как и предыдущая личинка, она не инцистируется. Все четыре найденных экземпляра представляли собой прогенетически развившихся метацеркариев, морфологические признаки которых подтверждали принадлежность их к виду *Derogenes varicus*.

Метацеркарии настолько крупны, что прекрасно видны невооруженным глазом. В одном из мелких раковотпельников два экземпляра целиком заполняли полость тела животного. Длина метацеркария 3.4—3.9 мм, максимальная ширина 0.96—0.98 мм; ротовая присоска (0.20×0.25—0.28×0.32 мм) расположена терминально; брюшная присоска (0.43×0.35—0.56×0.53 мм) сдвинута к заднему концу; широкие ветви кишечника, непосредственно расходящиеся от глотки, оканчиваются двумя тупо закругленными концами позади желточников. Два округлоовальных семен-

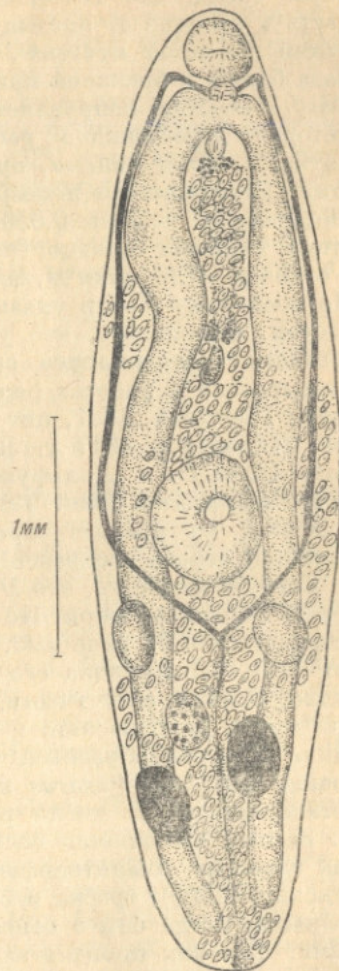


Рис. 8. Прогенетический метацеркарий *Derogenes varicus* из рака-отшельника.

ника ($0.15 \times 0.20 - 0.20 \times 0.26$ мм), овальный яичник, справа ($0.20 \times 0.23 - 0.20 \times 0.30$ мм), и два овальных компактных желточника ($0.31 \times 0.20 - 0.43 \times 0.28$ мм) образуют в задней части тела характерный для *Derogenes* половой комплекс. Простатическая часть в отличие от предыдущего вида длинная, и продолговатый узкий семенной пузырь, набитый спермой, расположен в два раза ближе к брюшной присоске, чем к ротовой. От него к половому отверстию направляется семяизвергательный канал, вокруг которого гроздевидно располагаются простатические железы; матка, набитая яйцами, простирается вперед до полового отверстия, находящегося непосредственно под развилкой кишечника; яйца имеют размеры $0.056 - 0.066 \times 0.036$ мм; выделительная система образует кольцо; кутикула личинки не имеет шпиков в отличие от личинки *D. varicus*, описанной Лебур (Lebour, 1917). Но поскольку Лебур указывает на исчезновение шпиков с возрастом, естественно, что у наших, уже достигнувших половой зрелости метацеркариев они отсутствуют. Личинка *D. varicus* описывалась в работах ряда авторов. Она была найдена Левинсеном (Levinsen, 1881, цит. по: Lebour, 1917) в *Harmathoe imbricata* (Linné), в 1917 г. Лебур (Lebour, 1917) в *Sagitta bipunctata* Q. et G. и Дольфусом (Dollfus, 1954) в паразитическом рачке *Lernaeocera lusci*. Таким образом, оказывается, что по отношению ко второму промежуточному хозяину *Derogenes* не является строго специфичным паразитом.

Следует отметить, что *D. varicus* очень широко распространен у рыб Баренцева моря. По данным Ю. И. Полянского (1955), он встречается в 21 виде рыб. Поэтому на первый взгляд поражает тот факт, что личинка его попадается в раках-отшельниках так редко. Однако, если учесть, что паразит этот с одинаковым успехом может использовать в качестве второго промежуточного хозяина как ракообразных, так и червей, становится понятным, почему на долю *Pagurus* приходится такой небольшой процент метацеркариев. В число рыб Баренцева моря, заражающихся *D. varicus*, включается сельдь *Clupea harengus* Linné, которая, как известно, планктонофаг. Кроме того, по данным Ю. И. Полянского (1955), треска и бычки заражаются им в очень раннем возрасте, когда они в основном питаются планктонными животными. Так как процент заражения планктоноядных рыб *D. varicus* довольно высок (для сельди 12.9%), естественно предположить, что среди возможных вторых промежуточных хозяев значительную роль играют планктонные организмы. Одним из таких планктонных организмов, уже отмеченных в литературе, является *Sagitta*. В силу неспецифичности личинок *D. varicus* возможно, что и планктонные ракообразные могут служить для них промежуточными хозяевами. Дольфус считает, что заражение *Lernaeocera* произошло в период ее планктонного существования. В литературе отмечено большое число случаев, когда личинки

Hemiuridae были найдены в планктонных ракообразных (Apstein, 1911; Lebour, 1923, 1935; Steuer, 1928; Thomas, 1932; Hunninen a. Cable, 1941).

В качестве более ранней личиночной стадии — стадии церкария, для хемиурид во многих работах указываются цистоносные церкарии (Faust, 1918; Cort, 1920; Smith, 1932, 1934, 1935; Thomas, 1932; Hunninen a. Cable, 1941, и др.).

В районе нашего исследования было обнаружено всего два вида цистоносных церкариев. Оба вида были найдены в *Natica clausa* Broderip et Sowerby (Чубрик, 1952). Замечателен тот факт, что оба наших вида хемиуридных метацеркариев — и *Genarches*, и *Derogenes* были найдены у ракообразных, собранных в местах обитания *Natica clausa*. Очень возможно, что дальнейшими исследованиями удастся установить связь между этими двумя личиночными стадиями хемиурид.

2. ЛИЧИНКИ TREMATODA, ПАРАЗИТИРУЮЩИХ В ПОЛОВОЗРЕЛОЙ СТАДИИ В ПТИЦАХ

Семейство MICROPHALLIDAE Travassos

Трематоды сем. *Microphallidae* в настоящее время достаточно хорошо изучены, и для многих из них уже выяснены циклы их развития. Работы ряда исследователей (Lebour, 1911; Синецких, 1911; Yamaguti, 1934; Rees, 1936; Carrer, 1936; Sheldon, 1938; Rankin, 1939; Castle, Hadley, 1946; Young, 1949; Белопольская, 1950, 1957; Белопольская и Успенская, 1953; Кулачкова, 1953; Sarkisian, 1957; Deblock, Capron u. Rose, 1961, и др.) частично или полностью расшифровали циклы развития представителей родов *Microphallus* Ward, 1901, *Levinseniella* Stiles et Hassal, 1901, *Spelotrema* Jägerskiöld, 1901, *Maritrema* Nicoll, 1907, *Maritreminoides* Rankin, 1939.

За последнее время появились работы (Baer, 1943; Biguet, Deblock, Capron, 1958), в которых производится ревизия родов, входящих в сем. *Microphallidae*, и предлагается свести в синонимы роды *Microphallus* Ward, 1901, *Spelotrema* Jägerskiöld, 1901, *Monocaeum* Stafford, 1903, *Spelophallus* Jägerskiöld, 1908, *Carnocephallus* Cable et Kuns, 1951, объединив их под названием *Microphallus* (Ward, 1901) Baer, 1943. Это предложение поддерживается и советскими паразитологами.

В предварительном кратком сообщении о нашей работе, вышедшем в 1960 г. (Успенская, 1960), при перечислении найденных нами личинок *Microphallidae* мы придерживались еще старого родового названия — *Spelotrema*. В настоящей статье при описании тех же личинок мы будем употреблять вновь присвоенное им родовое название *Microphallus*, и, таким образом, метацеркарий *Spelotrema excellens* Nicoll, 1907 и *S. arenaria* Belopolskaya, 1953

будут соответственно называться *Microphallus excellens* (Nicoll, 1907) Baer, 1943 и *M. arenaria* (Belopolskaya, 1953) Baer, 1943.

Представители сем. *Microphallidae* — обычные паразиты северных морских птиц. Как показали исследования М. М. Белопольской (19526), в птицах Мурманского побережья паразитирует 8 различных видов трематод семейства *Microphallidae*, а именно: *Microphallus pygmaeus* (Levinsen, 1881) Baer, 1943; *M. excellens* (Nicoll, 1907) Baer, 1943; *M. arenaria* (Belopolskaya, 1953) Baer, 1943; *Levinseniella propinqua* Jägerskiöld, 1907; *Martrema gratiosum* Nicoll, 1907; *M. lepidum* Nicoll, 1907; *M. linguilla* Jägerskiöld, 1909. Личиночные стадии большинства из перечисленных видов трематод были найдены нами в ракообразных Восточного Мурмана.

Метацеркарий *Microphallus excellens* (Nicoll, 1907) Baer, 1943 (syn. *Spelotrema excellens* Nicoll, 1907) (рис. 9 и 10)

Метацеркарий *Microphallus excellens* на Восточном Мурмане инцистируется в полости тела краба *Hyas araneus*. Довольно крупные (в среднем 0.4—0.5 мм в диаметре) толстостенные цисты располагаются в печени, гонаде и мускулатуре краба. Заключенный в цисту метацеркарий (рис. 9) имеет языковидную форму с более узкой передней частью тела, с перехватом на уровне брюшной присоски и более расширенной задней частью. Длина тела метацеркария колеблется в зависимости от степени сокращения от 0.48 до 0.97 мм; ширина в передней части тела — от 0.13 до 0.26 мм, в задней части тела — от 0.24 до 0.38 мм. Тело покрыто шипиками, которые исчезают приблизительно на уровне брюшной присоски. Ротовая присоска имеет размеры 0.049×0.045—0.064×0.074 мм, брюшная присоска, расположенная на расстоянии $\frac{2}{3}$ длины тела от переднего конца, — 0.042×0.055—0.055×0.055 мм. Предглотка очень сильно варьирует в длине в зависимости от степени растяжения переднего конца тела. Глотка бочонковидная (0.034×0.038—0.041×0.030 мм). Пищевод длинный и узкий (длина 0.24—0.36 мм); широкие ветви кишечника оканчиваются на уровне центра брюшной присоски. Как это свойственно микрофаллидам, органы половой системы на этой личиночной стадии уже довольно сильно развиты. Семенники (0.076×0.049—0.114×0.060 мм) располагаются симметрично по бокам тела за брюшной присоской. Яичник, находящийся справа от брюшной присоски, имеет неправильно овальную, треугольную или грушевидную форму (0.038×0.057—0.064×0.057 мм). Желточники представляют собой 2 боковых скопления фолликул. Над брюшной присоской располагается уже довольно крупный семенной пузырек, от которого отходит прямой семяизвергательный канал, окруженный простатическими железами. Семяизвергательный канал впадает в ге-

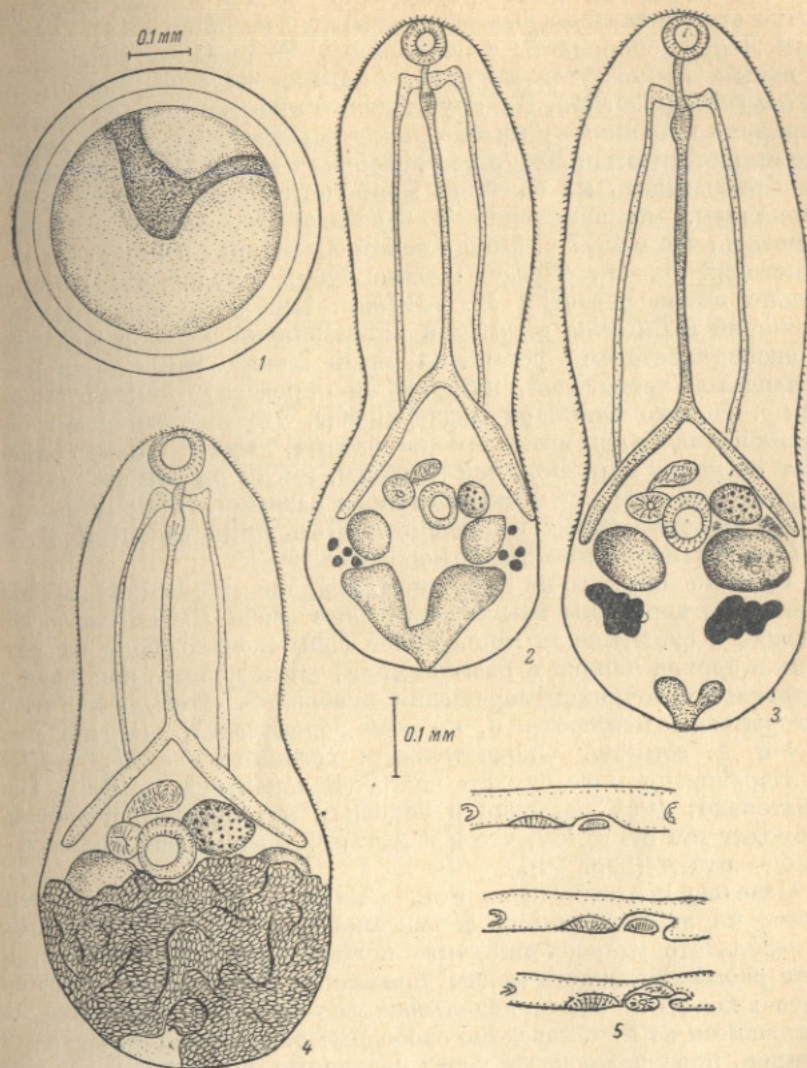


Рис. 9. *Microphallus excellens*.

1 — инцистированный метацеркарий; 2 — эксцистированный метацеркарий; 3 и 4 — экспериментально выращенные в птенцах чаек *M. excellens* (3 — через 17 часов после заражения, 4 — через трое суток); 5 — поперечные разрезы в области половой папиллы.

нитальную полость, пронизывая половую папиллу ($0.038 \times 0.038 - 0.047 \times 0.051$); генитальная полость открывается очень широким отверстием паружу (рис. 9, 5). Для побережья Англии цикл развития этой трематоды был раскрыт Лебур (Lebour, 1911). По данным Лебур, спороцисты с церкариями *M. excellens* развиваются в печени *Paludetrina stagnalis*, *Littorina obtusata* Linné и *Littorina rudis (saxatilis)*. Покинув первого промежуточного хозяина, церкарии проникают в крабов *Cancer pagurus* или *Carcinus maenas*, где инцистируются. Лебур не проверяла цикла экспериментально, но основывалась на большом морфологическом сходстве между церкарием, метацеркарием и взрослым *M. excellens*. Следует отметить, что в 1957 г. вышла работа Станкарда (Stunkard, 1957), в которой он опровергает мнение Лебур (Lebour, 1911) относительно цикла развития *M. excellens*. Станкард также находил церкарий в *Littorina saxatilis* и метацеркарий в *Cancer* и *Carcinus* и экспериментально установил связь между этими личинками и взрослой трематодой, которую он определяет как *Spelotrema simile*. Однако Станкард подчеркивает, что найденная им церкария имела 4 пары желез проникновения, тогда как Лебур описывает их шесть пар. Остается неясным, имели ли оба автора дело с одним и тем же видом личинки или с разными. Поэтому мы пока не видим достаточных оснований считать цикл развития *M. excellens*, установленный Лебур, ошибочным.

Судя по тому, что на Восточном Мурмане метацеркариями этой трематоды заражены как половозрелые особи *Hyas araneus*, обитающие в сублиторали прибрежной зоны и выходящие на литораль в период ливки и размножения, так и молодежь, живущая на литорали, источником заражения крабов *M. excellens* являются литоральные моллюски и, по всей вероятности, *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*. Окончательным хозяином для *M. excellens* на Баренцевом море служит чайка (Белополюская, 1952б). Следовательно, цикл развития в условиях мурманского побережья проходит тем же путем, что и в Англии: брюхоногий моллюск → краб → птица (рис. 10).

С целью подтверждения этих данных нами были поставлены опыты по искусственному заражению птенцов *Larus argentatus*. В результате удалось получить половозрелых *M. excellens*, по всем своим морфологическим признакам отвечающих диагнозу этого вида. Для опыта использовались птенцы, только что вылупившиеся из яиц, заведомо свободные от гельминтов. Вскрытие птенцов, производившееся через различные промежутки времени, показало, что по прошествии 17 часов с момента заражения сформированных яиц в матке паразита еще нет. Формирование яиц начинается в промежутке между 17 и 20 часами с момента попадания метацеркария в кишечник окончательного хозяина; через 36 часов матка их содержит уже довольно большое количество яиц; через трое суток задняя часть тела паразита вся за-

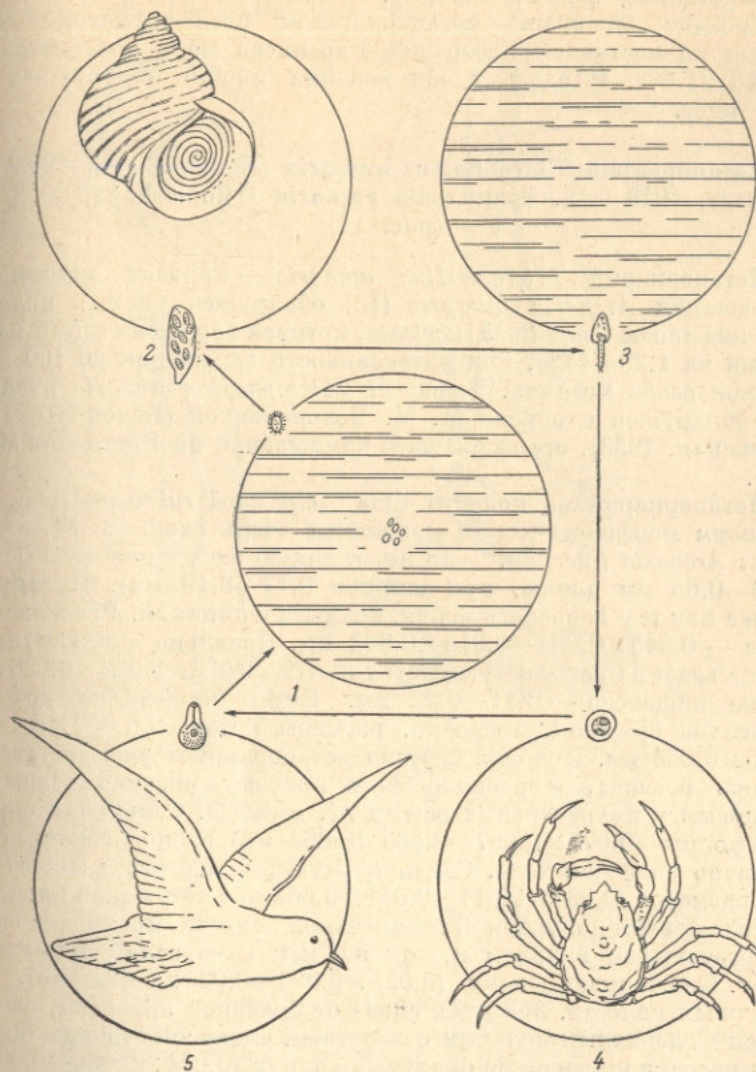


Рис. 10. Схема цикла развития *Microphallus excellens*.

1 — яйца во внешней среде; 2 — спороциста в первом промежуточном хозяине; 3 — церкарий во внешней среде; 4 — метацеркарий во втором промежуточном хозяине; 5 — половозрелая *M. excellens* в окончательном хозяине.

полнена яйцами, отчего она сильно раздувается и тело червя приобретает колбовидную форму.

Процент заражения метацеркариями этой трематоды *Nyas araneus* на восточном побережье Баренцева моря колеблется от 4.2 до 91.3%. В одной особи хозяина можно обнаружить до 1900 цист.

Метацеркарий *Microphallus arenaria* (Belopolskaya, 1953)
Баер, 1943 (syn. *Spelotrema arenaria* Belopolskaya, 1953)
(рис. 11)

Метацеркарий *Microphallus arenaria* — паразит кишечника камнешарки *Arenaria interpres* (L.) обнаружен нами в полости тела амфиподы *Amphithoë rubricata*, которая заражена этими паразитами на 1.25—44%, при интенсивности заражения до 100 цист в одной особи хозяина. Взрослый *Microphallus arenaria* впервые был обнаружен и описан М. М. Белопольской (Белопольская и Успенская, 1953), исследовавшей камнешарок на Восточном Мурмане.

Метацеркарий из полости тела *Amphithoë rubricata* (рис. 11) по своим морфологическим признакам очень сходен с *M. arenaria* из *Arenaria interpres*. Тело имеет такую же удлинненную форму (0.46—0.65 мм длины, при ширине 0.17—0.19 мм). Кутикула, так же как и у взрослого червя, покрыта шипиками. Ротовая присоска — 0.045×0.034 — 0.049×0.042 мм. Довольно длинная предглотка ведет в мускулистую глотку (0.019×0.022 — 0.022×0.026 мм). Длина пищевода — 0.11—0.22 мм. Ветви кишечника доходят до центра брюшной присоски, размеры которой 0.042×0.047 — 0.055×0.055 мм. Половая система метацеркариев уже достаточно хорошо развита, и расположение половых органов совпадает с таковым у половозрелых особей *M. arenaria*. Семенники округлой формы (0.076×0.057 — 0.083×0.064 мм) располагаются симметрично по бокам тела. Семенной пузырек достигает значительных размеров (0.030×0.011 — 0.041×0.064 мм). Мужская папилла, расположенная в обширной генитальной полости, пронизана семяизвергательным каналом и, так же как у взрослой трематоды, имеет бобовидную форму (0.025×0.023 — 0.025×0.034 мм). Генитальная полость, лежащая слева от брюшной присоски, открывается щелевидным половым отверстием. С другой стороны брюшной присоски помещается округлый яичник (0.041×0.030 — 0.060×0.076 мм). Желточники в виде двух групп из 6—8 фолликул лежат за семенниками. Нередко молодые метацеркарии имеют сильно увеличенный выделительный пузырь, который затемняет большую часть половых органов.

В полости тела *Amphithoë rubricata* личинка *M. arenaria* инцистируется. Толстостенная двуслойная циста имеет совершенно сферическую форму; она прозрачна; диаметр ее — 0.25—0.28 мм.

Метацеркарии были скормлены взятым из гнезда лиственным гельминтов птенцам серебристой чайки *Larus argentatus* Pontopp и тушика *Fratercula arctica* (L.). Через трое суток в тонкой кишке

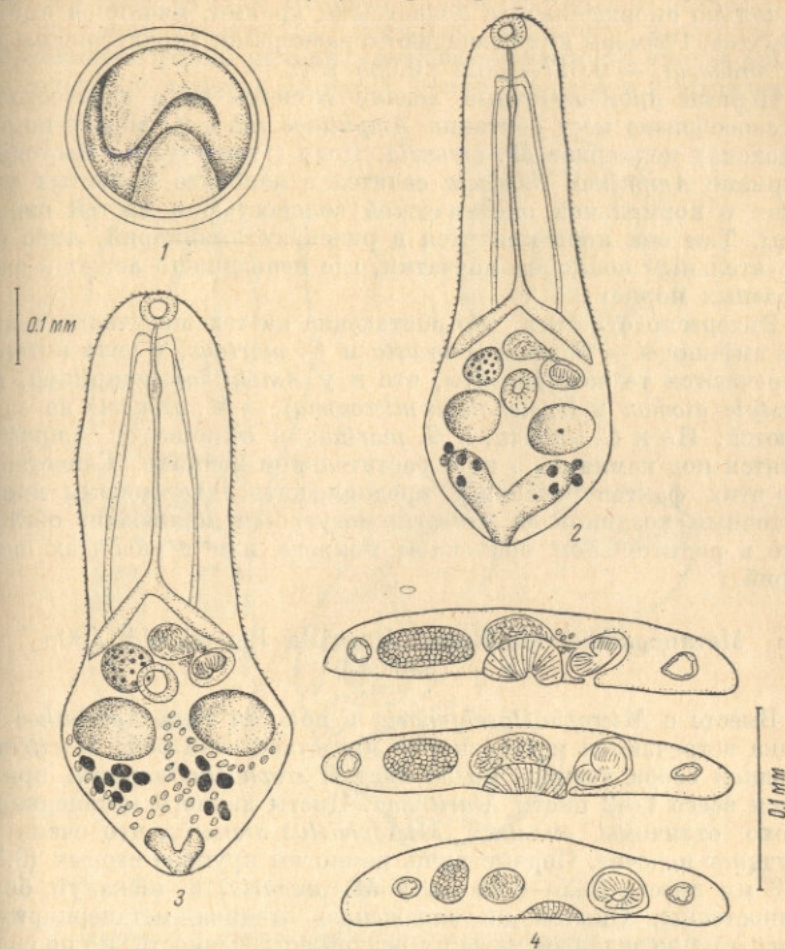


Рис. 11. *Microphallus arenaria*.

1 — инцистированный метацеркарий; 2 — эксцистированный метацеркарий; 3 — половозрелый *M. arenaria*, полученный экспериментально; 4 — поперечный разрез в области половой папиллы.

птенцов обоих видов были обнаружены молодые трематоды, отличающиеся от *M. arenaria*, найденной в кишечнике *Arenaria interpres*, лишь значительно меньшим количеством яиц и более цельнокрайным яичником. Но как то, так и другое отличие может быть объяснено более молодым возрастом особей, извлеченных из

кишечника подошвчатых птенцов. Яйца у них только что начали созревать; происходит усиленный овогенез; яичник наполнен половыми продуктами и обладает ровными краями в отличие от несколько сморщенных, с лопастными краями, яичников старых трематод. Размеры яиц совпадают с размерами, характерными для *M. arenaria*, — $0.017-0.021 \times 0.085$ мм.

Первый промежуточный хозяин остается пока неизвестным, но своеобразные места обитания *Amphithoë rubricata* может помочь в поисках церкарий *M. arenaria*. Дело в том, что на Восточном Мурмане *Amphithoë rubricata* селится в наиболее мористых участках с нормальной океанической соленостью и частой сменой воды. Там они либо прячутся в ризоидах ламинарий, либо под растительным войлоком нитчатки, где неподвижно лежат в своеобразных норках.

Интересно отметить, что обитающие на тех же участках другие амфиподы — *Gammarus locusta* и *G. marinus*, в теле которых встречаются те же паразиты, что и у *Amphithoë* (например, *Podocotyle atomon* и *Hymenolepis microsoma*), — *M. arenaria* не заражаются. Но и *G. locusta*, и *G. marinus* в отличие от *Amphithoë* селятся под камнями, а не в растительном войлоке. Сопоставление этих фактов позволяет предположить, что первым промежуточным хозяином *M. arenaria* могут быть моллюски, обитающие в растительном войлочном покрове или в ризоидах ламинарий.

Метацеркарий *Maritrema linguilla* Jägerskiöld, 1909 (рис. 12)

Вместе с *Microphallus arenaria* в полости тела *Amphithoë* изредка встречаются метацеркарии представителей рода *Maritrema*. В одной особи хозяина на 50 цист *Microphallus arenaria* приходится всего 1–2 цисты *Maritrema*. Цисты данного метацеркария плохо отличимы от цист *Microphallus arenaria*, что очень затрудняет подсчет. Первые лишь немногим крупнее вторых ($0.3-0.33$ мм вместо $0.25-0.28$ мм у *M. arenaria*) и, пожалуй, более тонкостенны. Опытов по заражению птенцов метацеркариями *Maritrema* не делалось из-за их редкой встречаемости, но по своим морфологическим признакам этот метацеркарий больше всего похож на *Maritrema linguilla*, сосальщика куликов-песочников *Calidris maritima* (Brünn), которые на Восточном Мурмане заражены названными трематодами на 46.6% (Белопольская, 1952а). Форма тела метацеркария языковидная или бисквитовидная, с перетяжкой на уровне брюшной присоски. Длина метацеркария $0.425-0.660$ мм, наибольшая ширина в передней части тела $0.162-0.225$ мм, в задней — $0.14-0.15$ мм. Тело покрыто шипиками до уровня семенников. Размеры ротовой присоски $0.043 \times 0.047-0.042 \times 0.056$ мм, брюшной — $0.051 \times 0.055-0.064 \times 0.068$ мм. Как

и у взрослой *M. linguilla*, брюшная присоска метацеркария располагается кзади от середины тела и кишечные ветви достигают лишь переднего ее края. Половая система слагается из расположенных по бокам семенников; довольно крупного, нелопастного, неправильной формы яичника, лежащего справа на уровне брюшной присоски; хорошо развитой сумки цирруса и желточников,

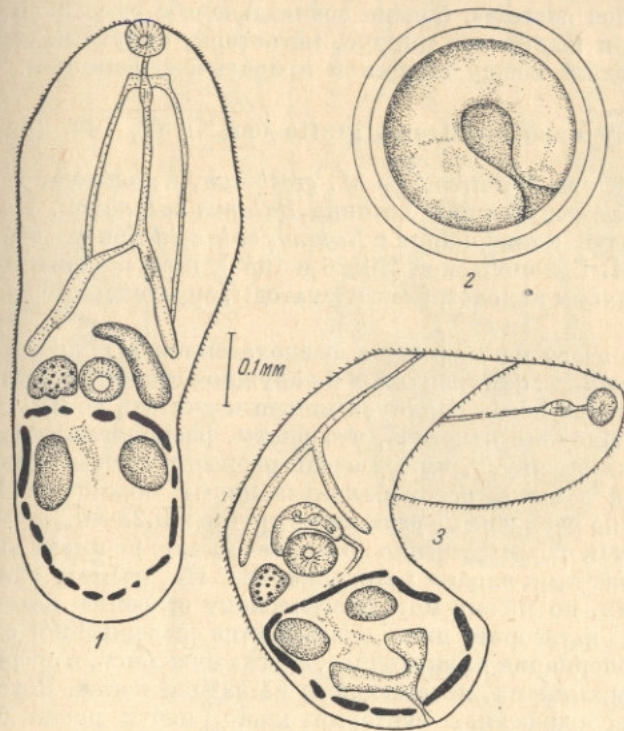


Рис. 12. Метацеркарий *Maritrema linguilla*.

1 — эксцистированный (с брюшной стороны); 2 — инцистированный; 3 — метацеркарий с более развитой половой системой (с брюшной стороны).

образующих характерное для рода *Maritrema* кольцо. Мочевой пузырь личинки имеет У-образную форму. Вышедшая в 1960 г. работа Деблока и Капрона (Deblock et Capron, 1960), в которой уточняется строение половой системы взрослой *Maritrema linguilla*, заставила нас внимательно пересмотреть имеющиеся в нашем распоряжении препараты метацеркариев из *Amphithoë rubricata*. В результате более детального изучения строения половой системы личинок мы окончательно убедились в принадлежности их к виду *Maritrema linguilla*. На рис. 12, 1 (см. также Успен-

ская, 1960) изображен экземпляр со смещенным в сторону циррусным мешком. Наряду с такими метацеркариями у многих экземпляров из нашего материала сумка цирруса располагается над брюшной присоской, изгибаясь вдоль ее верхнего края, более или менее симметрично по отношению к продольной оси тела. У одного из наиболее зрелых метацеркариев (рис. 12, 3) с уже заметными зачатками матки можно было разглядеть некоторые детали строения половой системы, близко совпадающие с описанием, данным Деблоком и Капроном: циррус, метротерм, округлый семяприемник, лежащий между яичником и правым семенником.

Метацеркарий *Maritrema graciosum* Nicoll, 1907 (рис. 13)

Другой вид *Maritrema* — *M. graciosum*, использует в качестве второго промежуточного хозяина *Balanus balanoides*. На Восточном Мурмане метацеркарии в *Balanus balanoides* впервые были найдены М. М. Белопольской (19526 и 1953), и ею же опытным путем были получены половозрелые трематоды, определенные как *M. graciosum*.

Цисты этого метацеркария располагаются в полости тела *Balanus balanoides*, прикрепляясь к наружной стороне стенки кишечника. В одной особи баянуса можно насчитать до 200 с лишним цист. Необходимо отметить, что цисты, располагающиеся вокруг кишечника баянуса, имеют очень разные размеры. Обычно находящиеся в одной особи баянуса цисты можно подразделить на две четко различимые размерные группы (0.23—0.25 мм и 0.35—0.38 мм), так что естественно возникает мысль: не имеем ли мы дело с двумя разными видами метацеркариев? Но, несмотря на разницу в размерах, по своему морфологическому строению метацеркарии из обеих категорий цист оказываются совершенно сходными. Тело метацеркария языковидное, слегка суженное, в средней части покрыто шишками, исчезающими на заднем конце. Ротовая присоска, расположенная субтерминально, почти равна брюшной, помещенной в центре тела. Довольно длинная предглотка ведет в боченковидную глотку, от которой отходит узкий длинный пищевод. Ветви кишечника достигают переднего края семенников, между ними заключены брюшная присоска, яичник и грушевидная половая бурса, которая располагается над брюшной присоской так, что ее вздутый, содержащий семенной пузырек конец находится с правой стороны, а узкий, заключающий простатическую часть — с левой, где он и открывается половым отверстием. Округлый яичник располагается иногда медианно, чаще же справа от брюшной присоски. Семенники цельнокрайные округло-овальные, лежат симметрично по бокам тела и, так же как зачатки матки, заключены в кольцо, образованное желточниками.

С целью окончательно доказать принадлежность этих метацеркариев к одному виду нами были проведены опыты по искусствен-

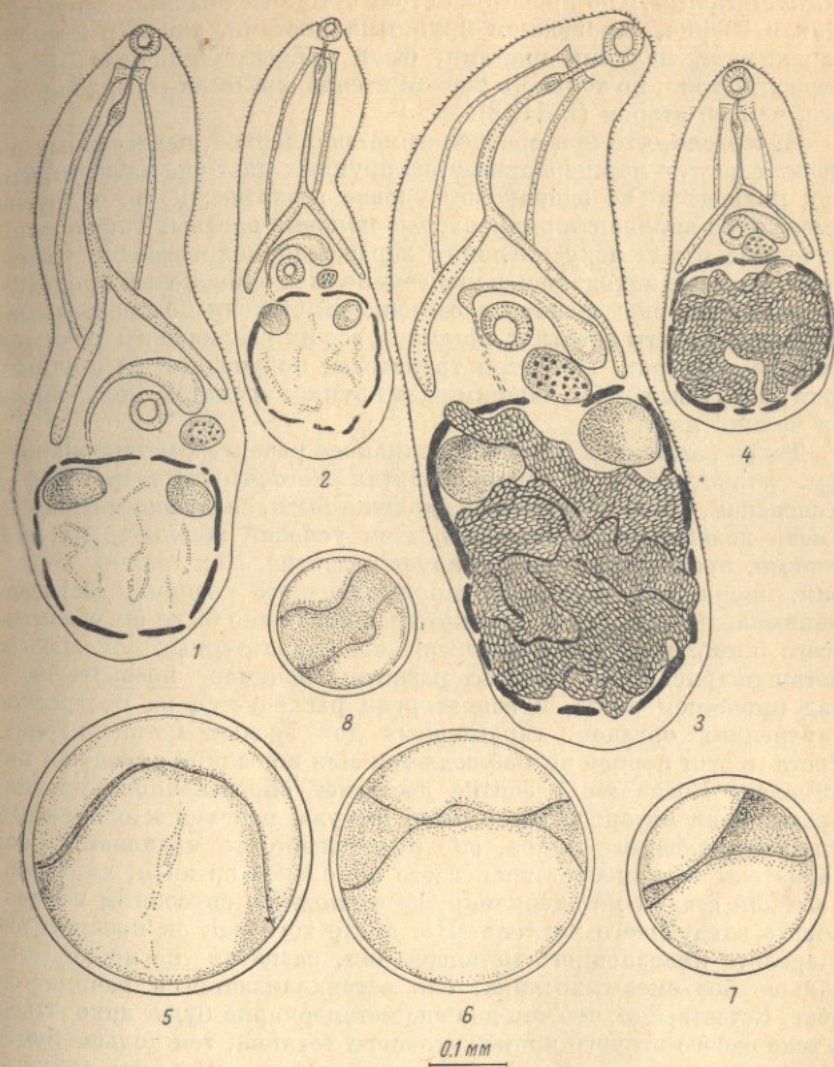


Рис. 13. *Maritrema graciosum*.

1 — метацеркарий из крупной цисты; 2 — метацеркарий из мелкой цисты; 3 — половозрелая *M. graciosum*, экспериментально полученная из крупной цисты; 4 — половозрелая *M. graciosum*, экспериментально полученная из мелкой цисты; 5—8 — цисты разных размеров, встреченные в одной особи баянуса.

ному заражению птенцов. Для этого крупные и мелкие цисты в отдельности скармливались одновременно двум разным птенцам *Larus argentatus*, и по прошествии трех суток птенцы были вскрыты. Как в птенце, зараженном крупными цистами, так и в птенце, зараженном мелкими цистами, были найдены типичные *Maritrema gratosum*, но только в первом птенце они были гораздо крупнее, чем во втором (табл. 3).

Интересно, что при сравнении метацеркариев, извлеченных из мелких цист, с метацеркариями из крупных цист оказывается, что они находятся на одинаковом уровне развития: и те, и другие имеют уже вполне сформированные половые органы. Также и полученные путем искусственного заражения половозрелые трематоды, которые находились в кишечнике чаек одинаковый промежуток времени, оказываются в одинаковой степени половозрелыми. Матки их набиты зрелыми яйцами, и все их различие заключается лишь в размерах. При этом трематоды, полученные из крупных цист, могут быть в 2 с лишним раза крупнее трематод, полученных из мелких цист.

Такое различие в размерах одинаково развитых метацеркариев (см. также работу о цикле развития *Nordosttrema messjatzevi* — Успенская, 1952) объясняется, должно быть, следующим образом. Смена хозяина, изменение при этом условий жизни трематоды, видимо, прежде всего стимулирует развитие. Как только церкарий, проникший во второго промежуточного хозяина, достигает минимальных размеров, при которых возможно было бы развитие всего комплекса внутренних органов, характерных для зрелых метацеркариев, так процесс развития начинает превалировать над процессом роста, и вся энергия расходуется на построение внутренних органов, характерных для зрелых метацеркариев. Роста в этот период не наблюдается или во всяком случае он минимален. Когда же развитие достигнет определенного уровня, превышение которого обозначало бы уже переход к следующей стадии жизненного цикла, оно прекращается и начинается рост трематоды. С приобретением всего комплекса органов, характерного для стадии метацеркария, он становится способным инвазировать следующего хозяина. Но, после того как он превратится в зрелого инвазионного метацеркария, развитие не может идти дальше без смены хозяина, оно останавливается и начинается рост. Естественно, что чем дольше метацеркарий будет находиться в теле своего второго промежуточного хозяина, тем дольше будет продолжаться его рост и тем больших размеров он сможет достичь. Но рост этот не безграничен: метацеркарий, видимо, обладает определенной продолжительностью жизни, и, если зараженный баянус так и не будет проглочен окончательным хозяином — птицей, метацеркарий в конце концов погибает внутри цист и постепенно резорбируется. В полости тела баянуса часто попадают очень крупные (до 0.4 мм) цисты, заключающие в себе почти разложив-

Таблица 3

Сравнение метацеркариев и половозрелых *Maritrema gratosum* из мелких и крупных цист (размеры в мм)

	Метацеркарии		Половозрелые <i>M. gratosum</i>	
	из крупных цист	из мелких цист	полученные из крупных цист	полученные из мелких цист
Тело:				
длина	0.825—0.872	0.559	0.912	0.456—0.495
наибольшая ширина	0.235—0.287	0.185	0.304	0.209—0.25
Брюшная присоска	0.04 × 0.041— 0.050 × 0.046	0.026 × 0.030	0.068 × 0.068	0.030 × 0.046— 0.049 × 0.046
Ротовая присоска	0.042 × 0.046— 0.059 × 0.041	0.029 × 0.030	0.068 × 0.061	0.045 × 0.041— 0.045 × 0.049
Глотка	0.029 × 0.016— 0.039 × 0.023	0.021 × 0.016	0.034 × 0.027	0.037 × 0.019
Предглотка (длина)	0.030	0.035	0.049	0.015
Пищевод (длина)	0.15—0.20	0.08	0.25	0.056
Семенники	0.069 × 0.055— 0.077 × 0.060	0.048 × 0.030	0.114 × 0.129	0.066 × 0.046
Яичник	0.050 × 0.028— 0.070 × 0.050	0.023 × 0.023	0.144 × 0.608— 0.228 × 0.114	0.052 × 0.032— 0.057 × 0.038
Яйца	—	—	0.023 × 0.011	0.023 × 0.011

шихся метацеркариев. Новая смена условий жизни, попадание в окончательного хозяина, также прежде всего стимулирует дальнейшее созревание — продукцию яиц, а затем уже появляется возможность роста. Именно благодаря такой последовательности двух процессов — развития и роста — и мелкие, и крупные метацеркарии одинаково способны развиваться дальше, попав в окончательного хозяина. То, что и мелкие, и крупные метацеркарии с одинаково развитой половой системой уже вполне инвазионны, доказывает наш эксперимент.

Ускорение развития отмечалось нами и у метацеркариев *Steganoderma messjatzevi* (Успенская, 1952). Раннее созревание половой системы было описано также П. Г. Ошмариним (1950) для трематоды *Ornitodendrium imanensis* и названо им явлением акцелерации развития половой системы. Это явление имеет большой биологический смысл. Чем раньше созреет метацеркарий, тем больше шансов у него, будучи проглоченным окончательным хозяином, достичь половой зрелости и дать потомство. В самом деле, если бы переход от момента проникновения церкариев во второго промежуточного хозяина до момента достижения паразитом инвазионной стадии был бы слишком растянут, то многие паразиты, преждевременно попав в окончательного хозяина, должны были бы погибнуть, не будучи еще способными к дальнейшему развитию в новом хозяине.

Раннее созревание паразита способствует тому, что, попав в окончательного хозяина, трематода сразу же начинает продукцию яиц, благодаря чему за свою жизнь успевает выделить большее количество яиц, чем в том случае, если бы их размножение в окончательном хозяине началось бы не сразу.

П. Г. Ошмарин (1950) считает, что этим более ранним завершением развития половой системы увеличивается период продуцирования яиц в общем сроке жизни гельминтов. Указанный автор высказывает мнение, что акцелерация развития половой системы является вероятным путем происхождения явления прогенеза. Сначала ускорение развития половой системы шло в постларвальном периоде, а затем и на стадии метацеркария, и зашло это развитие настолько далеко, что метацеркарий стал способен продуцировать яйца, т. е. стал прогенетическим.

В настоящее время известно много примеров прогенетического развития различных гельминтов. Случаи прогенеза известны из работ Дольфуса (Dollfus, 1923, 1924, 1927a, 1927b, 1954), из работ Вишневого (Wishnewski, 1933), Латышевой (1939), Серковой и Быховского (1940), Бутнера (Buthner, 1950—1951), Шидата (Szidat, 1956) и др. Среди паразитов исследованных нами видов ракообразных тоже было обнаружено два вида прогенетических метацеркариев: метацеркарий *Derogenes varicus* и метацеркарий *Genarches mülleri*. Оба вида принадлежат к семейству *Hemiuridae*.

В настоящее время явление прогенеза принято рассматривать как процесс, имеющий одни корни с неотенией (Wishnewski, 1933; Яницкий, 1930, цит. по: Догель, 19476). Прогенез — переходная форма. В том случае, когда прогенез закрепляется, мы имеем перед собой типичную неотению. Все неотенические формы должны пройти сначала стадию прогенеза. Прогенез ведет к сокращению жизненного цикла.

Если встать на точку зрения П. Г. Ошмарина, то оказывается, что акцелерация развития половой системы — один из путей происхождения прогенеза. Тогда и акцелерация развития половой системы, и прогенез, и неотения выступают как звенья одного и того же процесса.

В самом деле, все эти три явления ведут к одной цели — к увеличению продуктивности вида, и способствуют его сохранению. Более раннее созревание половой системы, как уже говорилось, увеличивает период продукции яиц и в то же время снижает количество случаев попадания личинок, не достигших инвазионности, в окончательного хозяина, когда они еще не способны в нем развиваться и должны погибнуть. Если же это раннее развитие происходит настолько полно, что у метацеркария уже начинается продукция яиц, то это еще более удлиняет сроки продукции яиц и в то же время уменьшает количество таких случаев, когда метацеркарий, по каким-либо причинам не попав в окончательного хозяина, погибает, не оставив после себя потомства, так как яйца, развившиеся прогенетически, обладают способностью дальнейшего развития. В случае неотении, т. е. в случае, когда совершенно выпадает окончательный хозяин, вид все же продолжает существовать за счет яиц, продуцируемых неотенической личинкой.

Здесь уместно будет отметить, что в обоих случаях прогенеза у найденных нами трематод метацеркарии, по классификации Вишневого, обладают наиболее сильной прогенетической потенцией. Оба вида метацеркариев не инцистируются, а поэтому способны к перекрестному оплодотворению, тогда как прогенетические метацеркарии, откладывающие яйца в цисту, обладают более слабой прогенетической потенцией, т. к. вследствие инцистированного образа жизни они вынуждены самооплодотворяться. Кроме того, неинцистированные ползающие метацеркарии способны активно, разорвав покровы хозяина, выходить наружу. Это показано для многих хемиуридных прогенетически развивающихся трематод (Pratt, 1898; Lebour, 1923, 1935); таким образом, созревшие в них яйца непосредственно попадают во внешнюю среду, где происходит их дальнейшее развитие.

На основании сказанного можно думать, что метацеркарии *M. gratiosum* и *Steganoderma messjatzevi* обладают тенденцией превратиться в прогенетических. Что же касается *Genarches mülleri* и *Derogenes varicus*, то они, вероятно, стоят уже на пути к сокращению жизненного цикла.

Метацеркарий *Levinseniella propinqua* Jägerskiöld, 1907
(рис. 14)

Цисты с метацеркариями *Levinseniella propinqua* встречаются на Восточном Мурмане в полости тела *Gammarus marinus*. Эти крупные по сравнению с цистами других микрофаллид (0.46—0.49 мм в диаметре) сферические толстостенные цисты заключают в себе вполне сформированного метацеркария, по морфологическим признакам которого можно безошибочно определить его как личинку *Levinseniella propinqua*.

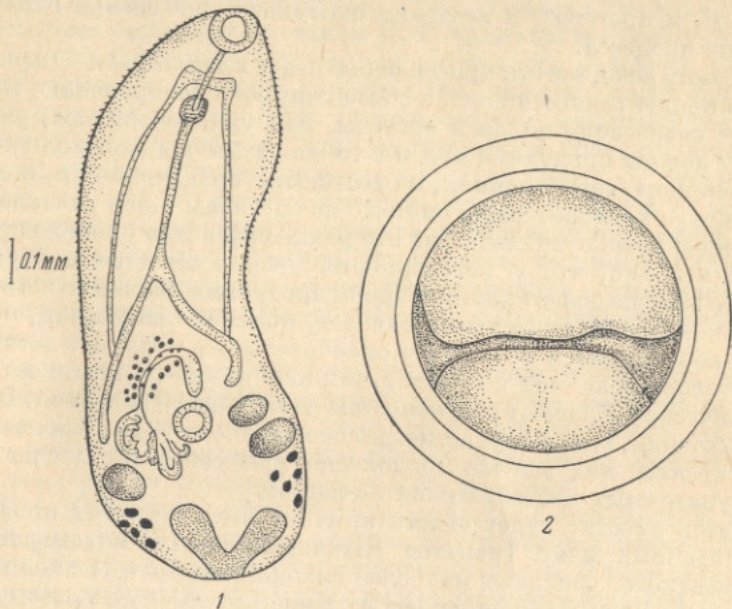


Рис. 14. Метацеркарий *Levinseniella propinqua*.
1 — аксцистированный; 2 — инцистированный

Языковидное тело метацеркария покрыто шипиками и имеет длину от 0.68 до 0.89 мм. Наибольшая ширина его в передней части 0.209—0.285 мм, в задней — 0.266—0.323 мм. Ротовая присоска (0.076 × 0.072—0.095 × 0.091 мм) расположена терминально, она несколько больше брюшной (0.06 × 0.064—0.072 × 0.064 мм). Предглотка не очень длинная (0.038—0.068 мм). Она переходит в мускулистую глотку (0.045 × 0.038—0.053 × 0.038 мм), которая в свою очередь продолжается в пищевод (0.114—0.190 мм). Ветви кишечника доходят до границы переднего края брюшной присоски. Справа от брюшной присоски расположен яйцевидный яичник (0.049 × 0.034—0.057 × 0.057). Овальные семенники лежат симметрично позади брюшной присоски, а за ними следуют

желточники, состоящие из двух боковых групп, по 5—8 фолликул в каждой. Семенной пузырек помещается над передним краем брюшной присоски, несколько правее его; затем следует простатическая часть. Семяизвергательный канал пронизывает мужскую папиллу, находящуюся слева от брюшной присоски. У метацеркариев она еще, очевидно, не полностью развита, так как по размерам не превышает брюшную присоску и наперстковидные карманы еще недостаточно хорошо различимы, крючки возникают, видимо, на более поздней стадии развития. «Женский карман» уже можно различить на тотальных препаратах.

Подтверждение правильности определения мы видим также в работе В. Г. Кулачковой (1953), которая находила метацеркариев *Levinseniella propinqua* в беломорских *Gammarus locusta* и, проводя опыты по заражению гагачат, получила половозрелых червей *L. propinqua*. На Восточном Мурмане *Gammarus marinus* заражен этими паразитами на 5—10% при интенсивности заражения 1 экз.

Из всего вышесказанного о микрофаллидах явствует, что 5 видов из 8 известных на Восточном Мурмане, имеют цикл развития со сменой двух промежуточных хозяев: моллюск—ракообразное—птица. Лишь у одного из перечисленных выше видов цикл развития проходит по другой схеме, именно у *M. pygmaeus*, который, по данным М. М. Белополюской (1950), имеет сокращенный цикл с выпадением стадии метацеркария, а следовательно, и второго промежуточного хозяина. Полученные нами данные не согласуются со сделанными Э. А. Зеликман в ее работе 1950 г. «Трематоды как компоненты литорального комплекса моря» выводом о том, что у родов *Spelotrema* (syn. *Microphallus*), *Levinseniella* и *Maritrema* в высоких широтах, как правило, инвазионная личинка червей формируется в первом промежуточном хозяине, а ракообразные и рыбы остаются в роли количественно второстепенного пути развития и что типичным для этих родов микрофаллид надо считать развитие с участием только одного промежуточного хозяина. Нам кажется, что такой вывод не имеет достаточных оснований. В настоящее время для Баренцева и Белого морей достоверно известно только два вида микрофаллид, у которых цикл развития проходит сокращенным путем: *M. pygmaeus* (Баренцево и Белое моря) и *Levinseniella somateria* (Белое море).

Правда, Э. А. Зеликман в другой своей работе (Зеликман, 1951) указывает на метацеркариев *Microphallidae* № 1, № 2, № 3 как на имеющих сокращенный цикл развития. Но поскольку автор не дает никакого морфологического описания своих экземпляров, не обосновывает их видовой самостоятельности и в то же время указывает на большое морфологическое сходство стадий развития всех этих личинок с *Microphallus pygmaeus*, нет никаких оснований принимать их за отдельные виды. По всей вероятности, их следует идентифицировать с *M. pygmaeus*. Микрофаллида из *Hydrobia*

ulvae (Pennant), также упомянутая Зеликман как трематода с сокращенным циклом развития, ошибочно определенная ею как *Spelotrema*, на самом деле является *Levinseniella somateria*. Подтверждение правильности этих соображений мы находим в материалах лаборатории паразитологии МБС, которые убедительно показывают, что циклы развития микрофаллид в Белом и Баренцевом морях проходят одинаково. При обработке этих материалов, кроме *Microphallus pygmaeus*, паразитирующего как в *Littorina obtusata* и *L. saxatilis*, так и в *Margarita grenlandica*, и *Rissoa aculeus*, и *Levinseniella somateria*, паразитирующей в *Hydrobia ulvae*, никаких других микрофаллид с сокращенными циклами развития пока обнаружить не удалось.

Класс CESTOIDEA

1. ЛИЧИНКИ CESTOIDEA, ПАРАЗИТИРУЮЩИХ В ПОЛОВОЗРЕЛОЙ СТАДИИ В РЫБАХ

Семейство DIPLOCOTYLIDAE

Плероцеркоид *Diplocotyle* sp. Krabbe, 1874 (рис. 15)

Единственным представителем личинок цестод рыб, найденных нами в бентических ракообразных Баренцева моря, явился пле-

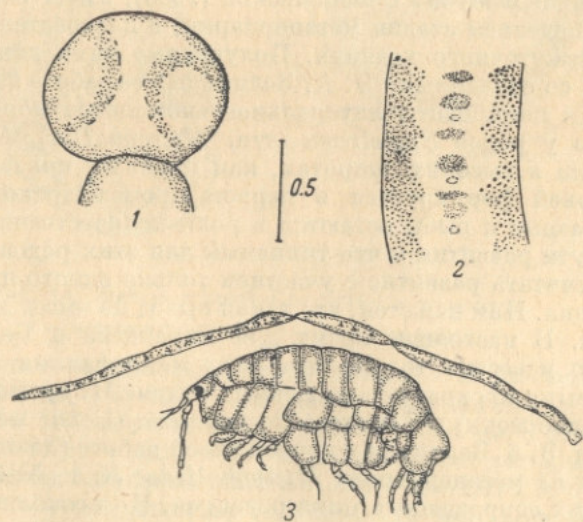


Рис. 15. Плероцеркоид *Diplocotyle*.

1 — сколекс; 2 — часть стробилы; 3 — сравнение длины плероцеркоида и тела *Anonyx*.

роцеркоид *Diplocotyle*, ранее описанный В. А. Догелем и М. М. Волковой (1946). Экземпляр этого плероцеркоида был обнаружен

нами в одном из 5760 вскрытых *Anonyx nuxax*. Он помещался в полости тела амфиподы в свернутом состоянии. Длина плероцеркоида превышала длину *Anonyx*, поэтому полость тела последнего была буквально забита паразитом. В. А. Догель и М. М. Волкова находили эту личинку у *Gammarus locusta*. Несмотря на то что мы вскрыли более 6000 экземпляров амфипод указанного рода, нам ни разу не удалось найти в них *Diplocotyle*.

Плероцеркоид из *Anonyx nuxax* по своим признакам вполне соответствует описанию, данному Догелем и Волковой. Длина его равняется 35 мм при ширине 0.65 мм; сколекс, как у всех *Diplocotyle*, несет две глубокие, направленные вперед ямки, шейный отдел короткий, число половых аппаратов, следующих за ним, — 140, задний конец тела закруглен. Что касается видовой принадлежности личинки, то ее было затруднительно отнести к какому-либо определенному виду, тем более что в нашем распоряжении был всего один экземпляр. Но мы присоединяемся к мнению вышеуказанных авторов, что это скорее *D. nylandica* (Schneider), нежели *D. olrikii* Krabbe. Это подтверждается еще и тем, что, по данным Ю. И. Полянского (1955), проводившего исследование рыб в том же году, что и мы, единственным представителем рода *Diplocotyle* в интересующем нас районе является *D. nylandica*, обнаруженный в *Pleuronectes flesus* L. (12.5%) и в *Gymnacantus triuspis* (6.7%).

2. ЛИЧИНКИ CESTOIDEA, ПАРАЗИТИРУЮЩИХ В ПОЛОВОЗРЕЛОЙ СТАДИИ В ПТИЦАХ

В роли промежуточных хозяев для цестод птиц бентические ракообразные выступают чаще. Нами было найдено 3 вида *Hymenolepididae* и 2 вида *Dilepididae*.

Семейство HYMENOLEPIDIDAE Fuhrman

Цистицеркоид *Hymenolepis microsoma* Creplin, 1829

(рис. 16 и 17)

Цистицеркоид *Hymenolepis microsoma*, описанный М. М. Белопольской (19526), попался нам в *Amphithoë rubricata* (в 3 из 1024 экз., при интенсивности заражения, равной 19—36 экз.) и в *Gammarus locusta* (в 2 из 6030 экз., при интенсивности равной 5—20 экз.). Нами были проделаны опыты по искусственному заражению *Larus argentatus* этим паразитом, во время которых цистицеркоиды с кусочками пищи вводились прямо в пищевод стерильного птенца. В результате экспериментов через трое суток в кишечнике подопытного птенца были обнаружены взрослые *H. microsoma*; половая система их была вполне развита, но яиц в матке еще не было. Подобные опыты были проделаны и М. М. Белополь-

ской с той только разницей, что она подвергала заражению не чаек, а гагачат.

Тело цистицеркоида *H. microsoma* имеет длину 0.38—0.385 мм, а ширину 0.32—0.38 мм. От тела отходит недлинный хвост с эмбрио-

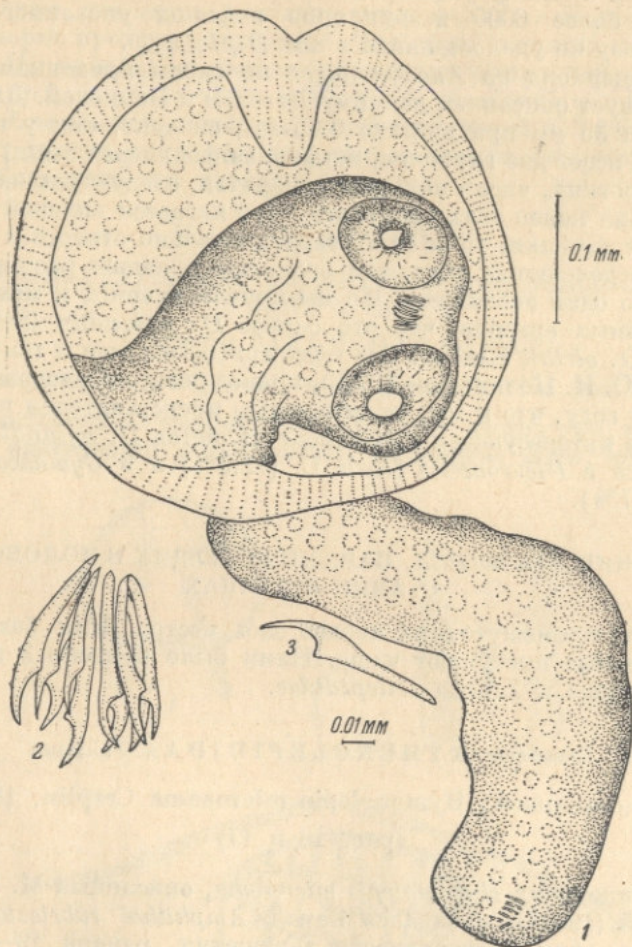


Рис. 16. Цистицеркоид *Hymenolepis microsoma*.

1 — цистицеркоид; 2 — венчик крючьев сколекса; 3 — крючок сколекса.

нальными крючками на конце. 10 крючьев сколекса (каждый длиной 0.061 мм) расположены в один венчик.

В естественных условиях *Hymenolepis microsoma* на севере является паразитом гаги и гаги-гребенушки (Белопольская, 19526).

Возможно, что именно поэтому в исследованном нами районе, где гага гнездится в небольших количествах, он встречается не так часто, как в районе заповедника Семь Островов, обследованном Белопольской.

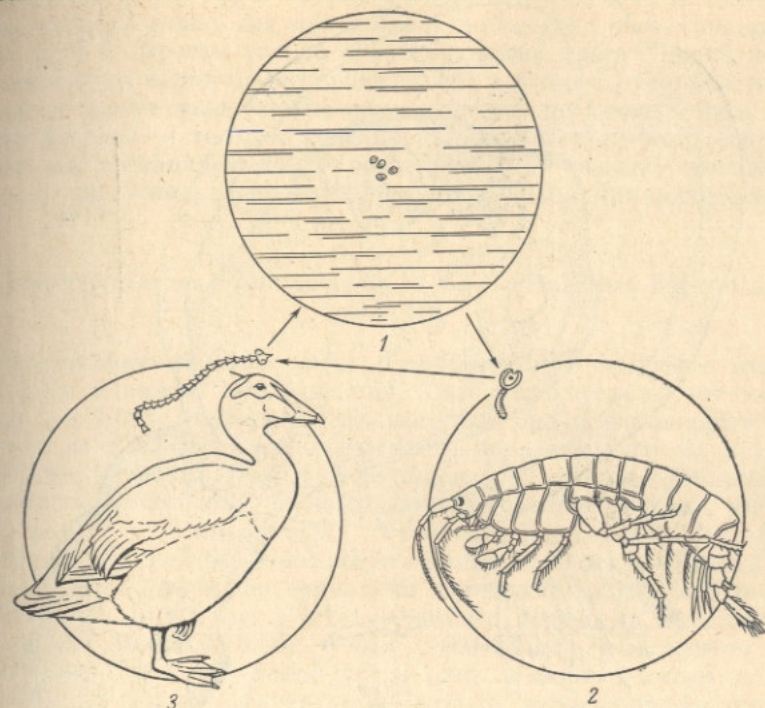


Рис. 17. Схема цикла развития *Hymenolepis microsoma*.

1 — яйца во внешней среде; 2 — цистицеркоид в промежуточном хозяине; 3 — половозрелая ленточная стадия в окончательном хозяине.

Цистицеркоид *Hymenolepis setigera* (Froelich, 1789) (рис. 18)

Наряду с амфиподами, зараженными *H. microsoma*, отмечали мы и единичные находки *Gammarus locusta* (1 из 6030 вскрытых) и *Aponyx nuxax* (3 из 5760 вскрытых), в которых попадались цистицеркоиды, принятые М. М. Белопольской (19526) за личинок *Hymenolepis setigera*. Интенсивность заражения амфипод цистицеркоидами колеблется от 2 до 118 экз.

По своим морфологическим данным личинки эти целиком совпадают с описанием, приведенным в работе Белопольской. Длина их, без хвостового придатка, 0.39—0.40 мм; ширина 0.32—0.33 мм. Так же как у предыдущего вида, хвостовой придаток недлинный.

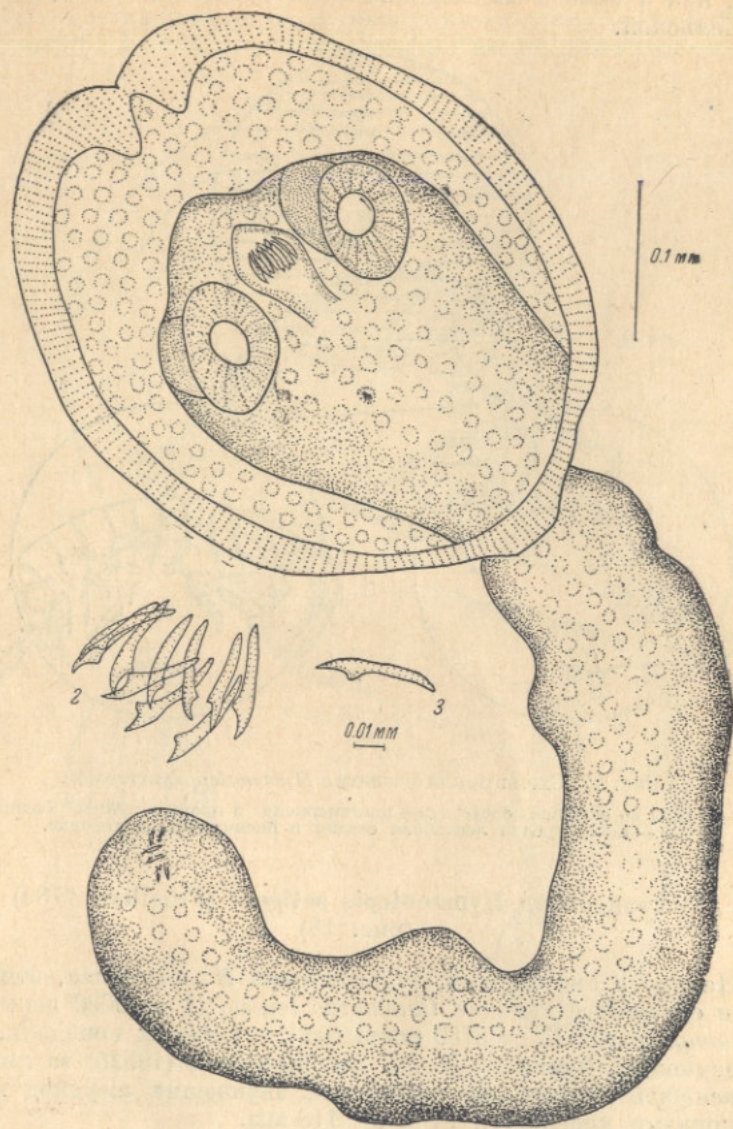


Рис. 18. Цистицеркоид *Hymenolepis setigera*.
1 — цистицеркоид; 2 — венчик крючьев сколекса; 3 — крючок сколекса.

10 крючьев сколекса расположены в один ряд, длина каждого 0.039 мм.

В связи с тем что в *Gammarus* цистицеркоиды были найдены всего один раз (лишь два экземпляра), а *Anonyx* в массах начинает подходить к берегам только с наступлением темных ночей и добывался нами именно в это время, когда достать стерильных птенцов уже невозможно, опыты по заражению не проводились. Поэтому мы можем только, подобно М. М. Белопольской, основываясь на морфологических особенностях паразита, высказать свое предположение относительно его видовой принадлежности.

Цистицеркоид «а» Belopolskaja, 1953 из *Balanus balanoides* (рис. 19)

Цистицеркоиды этого вида *Hymenolepididae* наиболее многочисленны в районе исследования. Они соответствуют цистицеркоиду «а» Белопольской (1953), которого она предположительно считает за *Fimbriarioides intermedia* — паразита гаги на ранней стадии его развития. Как это уже описано у Белопольской, вокруг кишечника баянусов располагаются круглые желтые цисты, содержащие цистицеркоиды. Тело цистицеркоида, находясь внутри цисты, как бы обмотано его длинным хвостом (более 2 мм длины). Длина тела, на основании изучения нашего материала, 0.183—0.231 мм и ширина 0.161—0.191 мм. Присоски продолговатоовальные (0.056 × 0.046—0.059 × 0.049 мм). 10 крючьев дигархоидного типа располагаются в один венчик и имеют длину 0.024—0.025 мм. В исследуемом районе заражение баянусов этими цистицеркоидами в зависимости от местообитания колеблется от 2 до 90%, при колебании средней интенсивности от 1 до 70 экз. Число паразитов достигает иногда 118 особей в одном хозяине.

Нами также делались попытки получить взрослых цестод из цистицеркоидов «а» путем искусственного заражения птенцов серебристой чайки *Larus argentatus* Pontopp, кайры *Uria alge* (Pontopp) и тупика *Fratercula arctica* (L.), но ни в одной из указанных птиц паразиты не привились. Только в том случае, если вскрытие подопытного птенца производилось по прошествии 2—3 часов с момента заражения, в кишечнике его можно было найти освободившихся от цисты, но еще с ввернутыми хоботками личинок *Hymenolepididae*, которые, видимо, при более длительном пребывания в кишечнике неспецифичного хозяина погибали. Поскольку поставить опыт по заражению гаги не было возможности, установить видовую принадлежность данной личинки с полной определенностью не удалось, хотя морфологические данные, может быть, дают основания для того, чтобы согласиться с мнением М. М. Белопольской.

Цистицеркоид *Lateriporus teres* (Krabbe, 1869) (рис. 20, 21)

Личинка одного из представителей сем. *Dilepididae* — цестод птиц — была встречена нами всего в одной из 1024 вскрытых *Amphithoë rubricata*, в полости тела которой помещалось 6 крупных цист этого паразита. Личинка заключена в толстую, кожистую, белую, малопрозрачную цисту (1.68 × 1.1 мм). На цисте снаружи имеются складки, создающие впечатление членистости. Сколексы личинки загнут к центру цисты, хоботок свернут во внутрь. Освобожденный от цисты цистицеркоид имеет закругленное на заднем конце овальное тело, лишенное хвоста, с довольно четко выраженной членистостью. Длина паразита с свернутым хоботком 2.02 мм, длина тела 1.3 мм, ширина 0.68 мм. Массивный сколекс цестоды (0.66 мм длины и 0.81 мм ширины) имеет 4 присоски (0.38 × 0.24—0.373 × 0.25 мм) и несет довольно длинный хоботок с венчиком из 14 крупных крючьев диархондного типа (каждый длиной 0.165 мм). Большое сходство строения сколекса, формы и размеров крючьев личинки с таковыми у представителей рода *Lateriporus* говорит за безусловную принадлежность их к этому роду.

Искусственное заражение птенцов *Larus argentatus* найденными личинками не удалось. Видимо, паразит этот, встречающийся на севере у гаги и гаги-гребенушки, обладает сравнительно узкой специфичностью по отношению к окончательному хозяину.

Из всех видов *Lateriporus* в северных птицах были найдены только представители вида *L. teres*. Поэтому мы считаем возможным отнести нашу личинку именно к этому виду. Размеры и форма крючьев в точности совпали с описанием крючьев *L. teres*. Но в сборнике трудов Гельминтологической лаборатории (т. VII, 1954) появилась статья А. А. Спасского «О цикле развития дилепидид рода *Lateriporus* (Cestoda: Dilepididae)», в которой он совершенно иначе расшифровывает цикл этой цестоды. За личиночную стадию *L. teres* он принимает личинку, описанную Линстовом (Linstow, 1892, цит. по: Jäyeux et Baer, 1936) под названием *Cysticercus pachyacanthus*. Основанием для установления этой связи для Спасского служит рисунок и описание личинки, приведенные в монографии Жуайе и Бэра (Jäyeux et Baer, 1936). Сопоставляя это описание с морфологическими данными взрослых *L. teres*, Спасский приходит к убеждению, что *C. pachyacanthus* является личинкой *L. teres*. *C. pachyacanthus* совсем не похож на личинку, найденную нами. Однако, хотя экспериментально подтвердить принадлежность последней к виду *L. teres* не удалось, нам кажется, что мы имеем основание отстаивать свое мнение. Согласно со Спасским нам не позволяет то обстоятельство, что в пределах Советского Союза *L. teres*, как нам известно, был найден лишь на Севере. В работе М. М. Белопольской (19526) он назван типичным арктическим видом. В других точках Советского Союза, таких,

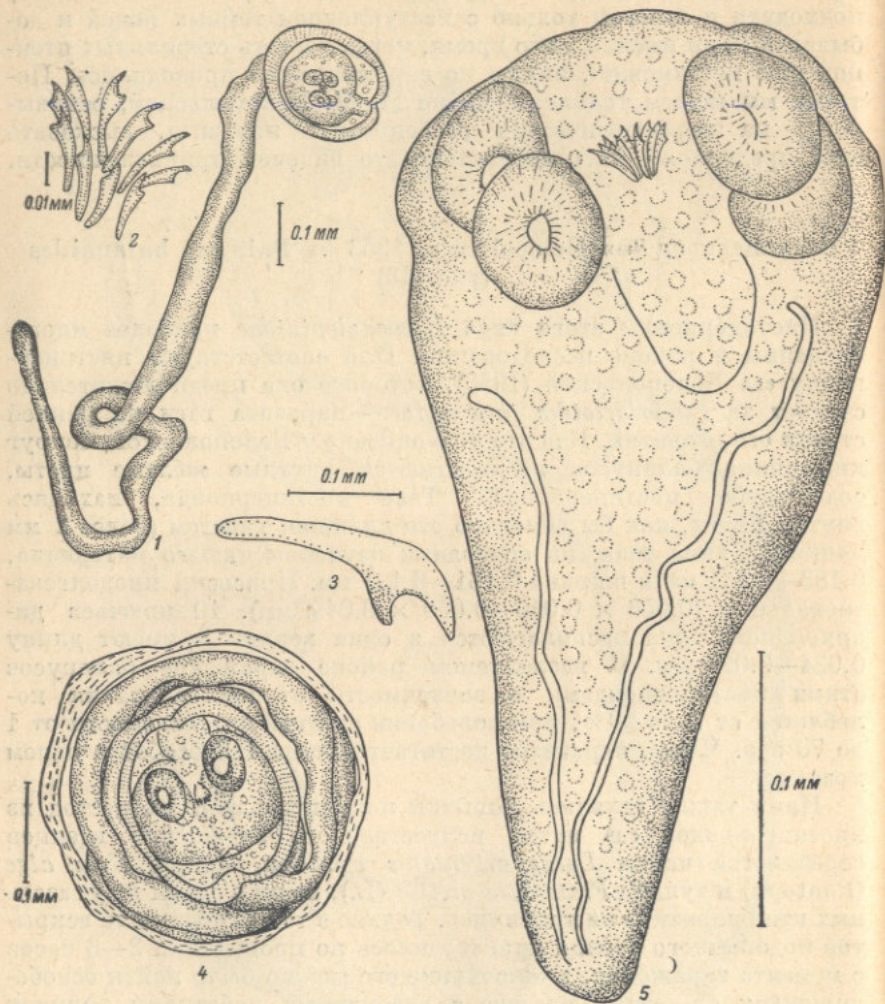


Рис. 19. Цистицеркоид «а».

1 — цистицеркоид без цисты; 2 — венчик крючьев сколекса; 3 — крючок сколекса; 4 — циста с цистицеркоидом; 5 — цистицеркоид после 3-часового пребывания в кишечнике птенца чайки.

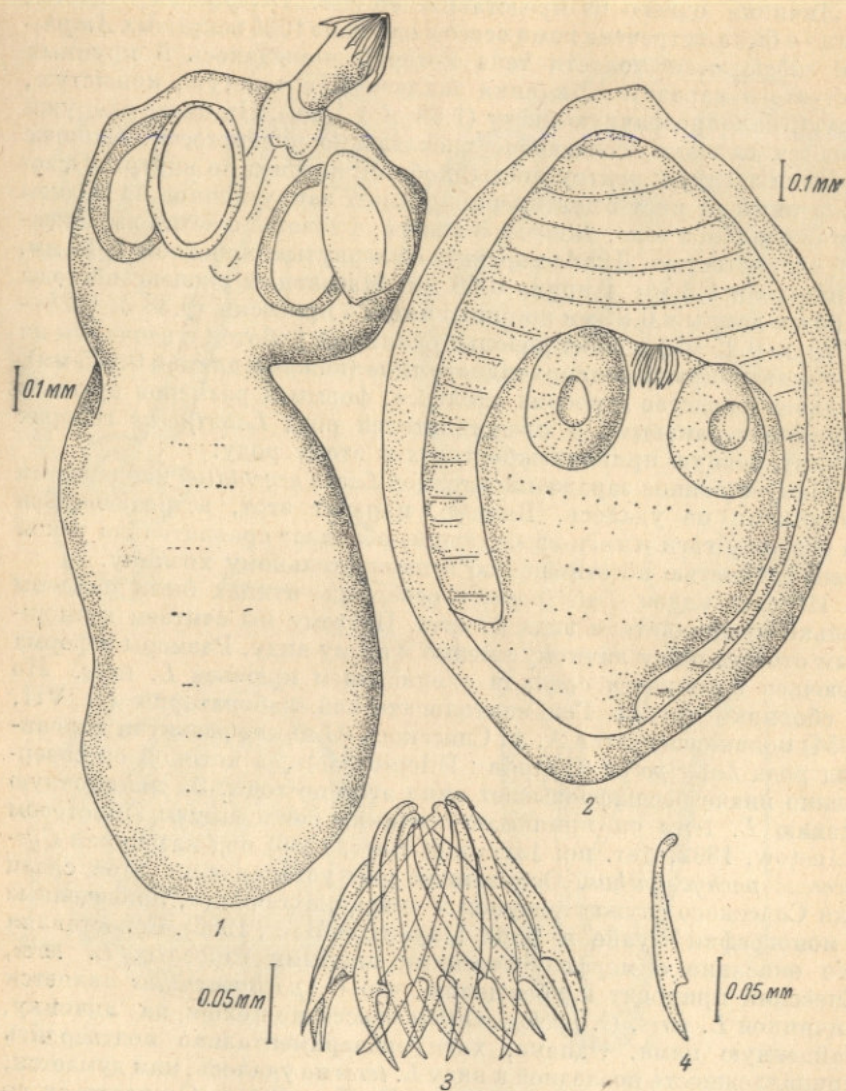


Рис. 20. Личинки *Lateriporus teres*.

1 — без цисты; 2 — в цисте; 3 — венчик крючков сколекса; 4 — крючок сколекса.

где исследовалось достаточно большое количество утиных (на Чанах в дельте Волги), *L. teres* встречен не был. Таким образом,

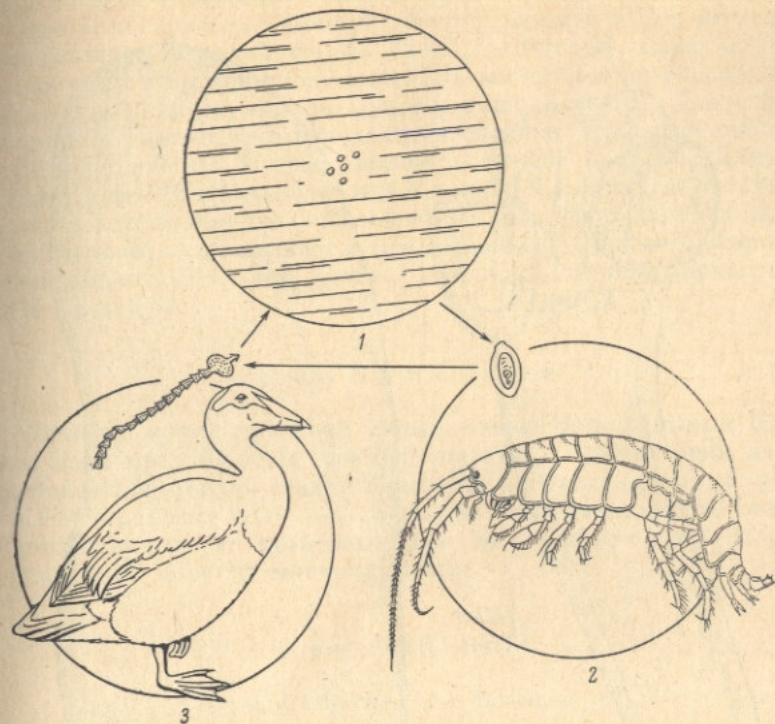


Рис. 21. Схема цикла развития *Lateriporus teres*.

1 — яйца с онкосферой во внешней среде; 2 — лярвоциста в промежуточном хозяине; 3 — половозрелая ленточная стадия в окончательном хозяине.

можно думать, что личинку *L. teres* скорее следует искать у северных морских беспозвоночных, чем у пресноводных. Поэтому пока что мы не видим оснований изменять свою точку зрения.

Цистицеркоид *Dilepididae* genus sp. (рис. 22)

В полости тела *Amphithoë rubricata* всего в количестве одного экземпляра был найден еще один цистицеркоид. Общий тип строения цистицеркоида, характер цисты сходны с только что описанной нами личинкой *Lateriporus teres*. Хвост, наличие которого обязательно у цистицеркоидов *Hymenolepididae*, здесь отсутствует. Основываясь на этом, мы считаем, что цистицеркоид принадлежит какой-то *Dilepididae*. Отнести же его к роду *Lateriporus* мы все же не решаемся. Несмотря на то что по количеству крючков личинка не выходит за пределы рода, по форме крючков она сильно

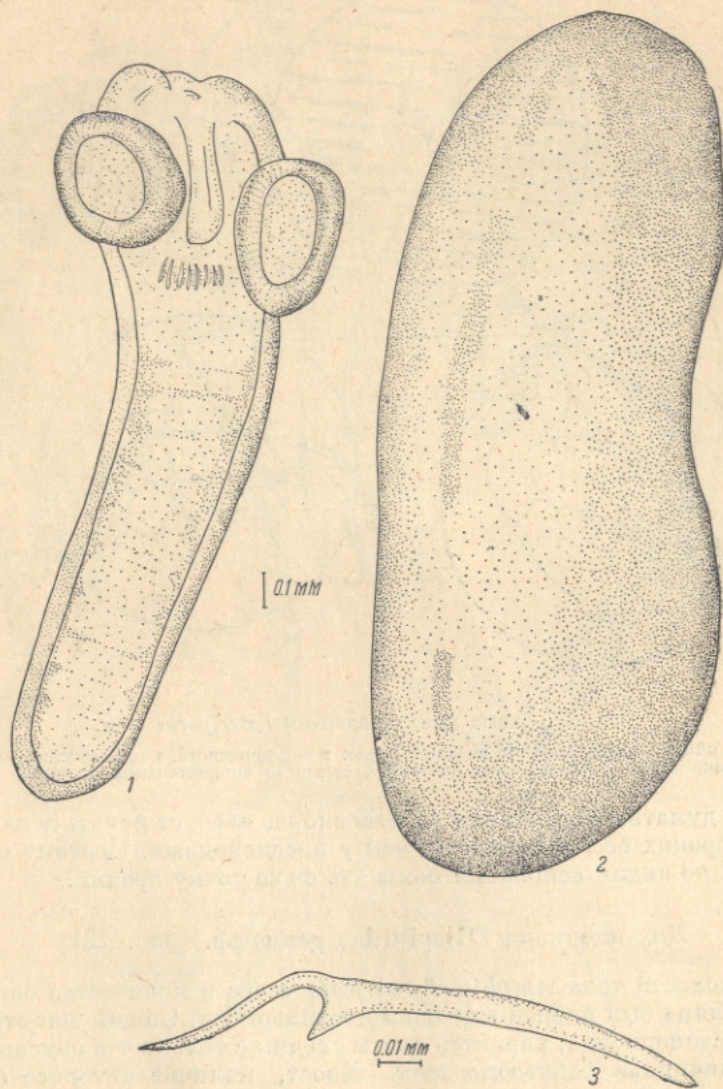


Рис. 22. Личинка *Dilepididae* gen. sp.

1 — эксцистированная личинка; 2 — личинка в цисте; 3 — крючок сколекса.

отличается от *L. teres*; несколько иное строение имеет и сколекс личинки. Поэтому пока что мы остерегаемся давать ей какое-либо родовое название.

Циста, содержащая личинку, непрозрачная, белая, кожистая, неправильно овальной формы (2.52×1.00 мм). Сама личинка с свернутым хоботком имеет длину 2.03 мм при ширине тела 0.4 мм. Тело закруглено на заднем конце и лишено хвоста. Постепенно, без резких границ, оно переходит в сколекс. Присоски сколекса крупные (0.450×0.415 мм), выдаются за его пределы. Длинный хоботок несет 16 крючьев (каждый длиной 0.133 мм). В отличие от крючьев *Lateriporus teres* крючья этого вида (рис. 22, 2) обладают относительно длинным изогнутым лезвием (0.0493 мм). Короткий зубец имеет 0.013 мм длины, довольно длинная рукоятка — 0.083 мм длины.

Класс NEMATODA

Личинки круглых червей у бентических ракообразных Баренцева моря представлены шестью видами. Причем одни из них в своей половозрелой стадии являются паразитами рыб, а другие в рыбах проходят только следующую свою личиночную стадию, окончательными же хозяевами для них служат либо морские птицы, либо морские млекопитающие.

Отряд SPIRURIDA

Род *ASCAROPHIS* Van Beneden, 1871

Взрослые нематоды из рода *Ascarophis* паразитируют в пищеварительном тракте рыб. На Восточном Мурмане в кишечнике трески и пикши встречаются два вида *Ascarophis*, описанные Ю. И. Полянским (1952). Первый из них определен как *Ascarophis morrhuae* Van Beneden, 1871, второй — как новый вид *A. filiformis* Poljansky, 1952.

Изучение паразитофауны ракообразных Баренцева моря показало, что в креветках и в раках-отшельниках обитают личинки обоих названных нематод. Таким образом, удалось установить их жизненный цикл.

Личинка *Ascarophis filiformis* Poljansky, 1952 (рис. 23, 24)

Личинки *A. filiformis* обладают всеми морфологическими особенностями, характеризующими этот вид. От взрослых особей они отличаются лишь несколько меньшими размерами и неразвитостью половых органов. Так же как и взрослый *A. filiformis*, личинка представляет собой длинного нитевидного червя. Длина

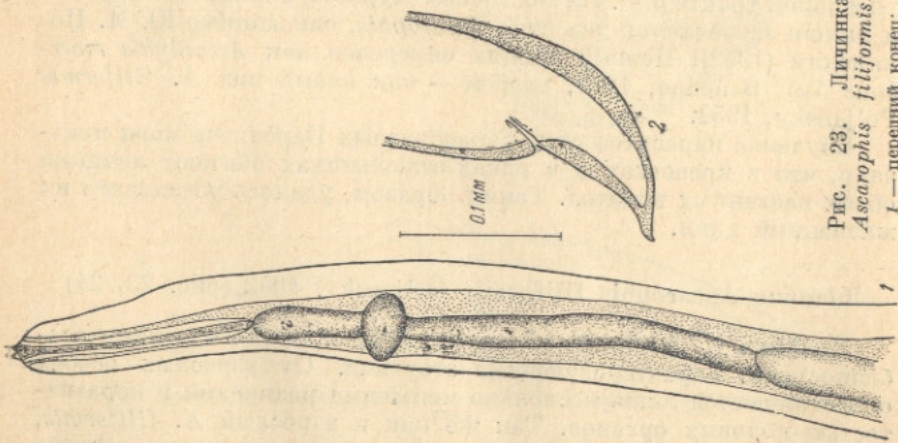


Рис. 23. Личинка *Ascarophis fitiformis*.

1 — передний конец; 2 — задний конец.

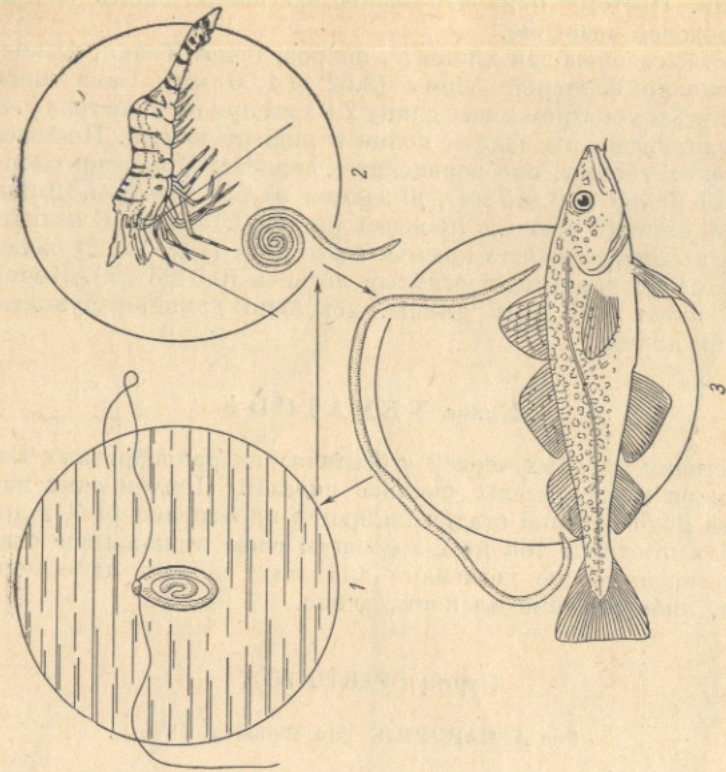


Рис. 24. Схема цикла развития *Ascarophis fitiformis*.

1 — яйцо во внешней среде; 2 — личинка в промежуточном хозяине; 3 — половозрелый червь в окончательном хозяине.

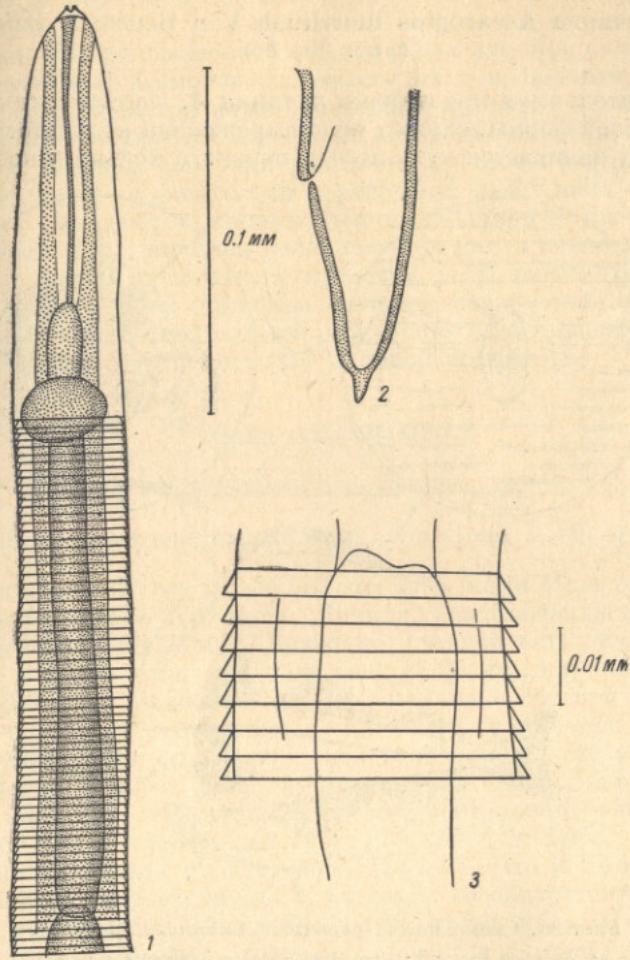


Рис. 25. Личинка *Ascarophis morrhuae*.

1 — передний конец, 2 — задний конец; 3 — кольца кутикулы на теле червя.

ные губы и ведет в трубкообразную глотку (0.13—0.14 мм длины). Глотка переходит в пищевод, передний конец которого окружает ясно различимое нервное кольцо. Пищевод разделен на два отдела: передний, более короткий, мускулистый (0.34—0.37 мм), и задний, значительно более длинный, железистый (1.02—2.36 мм).

ее тела в 67—112 раз превосходит ширину и колеблется от 7.05 до 14.24 мм, ширина в средней части тела 0.10—0.12 мм. Терминально расположенный рот имеет две палочковидные рудиментар-

Кутикула у личинок, так же как и у взрослых *Ascarophis filiformis*, совершенно гладкая. Половые железы, спикулы, вульва еще не развиты. Различить пол на этой стадии невозможно.

Личинка *Ascarophis morrhuae* Van Beneden, 1871
(рис. 25, 26)

Отличительными признаками личинки *A. morrhuae*, так же как и ее взрослой формы, служит ясно выраженная кольчатость кутикулы. Она начинается чуть позади нервного кольца и постепенно

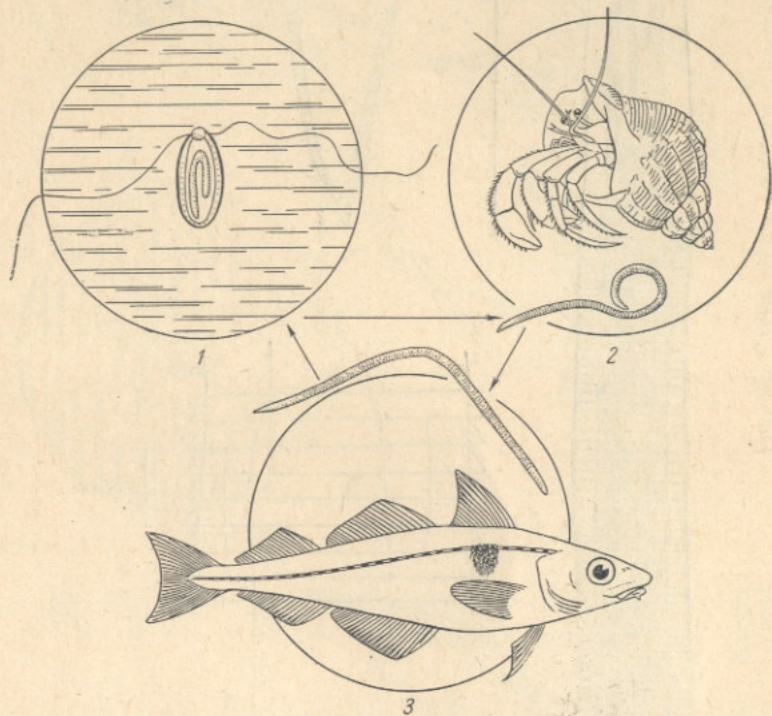


Рис. 26. Схема цикла развития *Ascarophis morrhuae*.

1 — яйцо во внешней среде; 2 — личинка в промежуточном хозяине; 3 — половозрелый червь в окончательном хозяине.

сглаживается к заднему концу тела. Каждое кольцо образует заостренный вырост, направленный назад. Расстояние между кольцами кутикулы в средней части тела 0.004—0.005 мм. Размеры личинки *A. morrhuae* значительно меньше, чем у *A. filiformis*: общая длина личинки 2.09—3.25 мм при ширине 0.04—0.06 мм в средней части тела. Как у предыдущего вида, у *A. morrhuae* имеются две палочковидные маленькие губы, трубковидная глотка

длиной 0.075—0.1 мм, пищевод, состоящий из двух отделов — короткого мускулистого (0.17—0.27 мм) и длинного железистого (0.36—0.57 мм). Нервное кольцо отчетливо видно и располагается недалеко от переднего конца пищевода. Половой диморфизм еще отсутствует.

Полное морфологическое сходство обеих личинок со взрослыми нематодами дает возможность отнести их к названным выше видам нематод. Цикл развития последних проходит по следующей схеме: яйца развиваются еще в теле материнской особи; к моменту откладки яйцевые оболочки заключают в себе сформированную личинку; вместе с фекалиями зараженной рыбы яйца выводятся в воду и попадают в промежуточного хозяина — креветку или рака-отшельника; личинка располагается или в полости тела над печенью, или в мускулатуре креветки, а у раков-отшельников обычно под кожным покровом брюшка; зараженные ракообразные поедаются треской или пикшей; поав в их пищеварительный канал, личинки достигают там половой зрелости.

Отряд ASCARIDIDA

Род *EUSTOMA* Van Beneden, 1870

Личинка *Eustoma rotundatum* (Rudolphi, 1819) (рис. 27)

В одном из 20 вскрытых *Lithodes maja* нами была найдена неизвестная личинка *Nematoda*. Личинка эта помещалась в полости тела на печени крабоида. Довольно длинное тело личинки было сужено к обеим концам. Длина тела 22.78 мм, ширина переднего конца 0.175 мм, заднего 0.200 мм, ширина в средней части тела 0.375—0.4 мм. На переднем конце личинки имеется утолщение кутикулы в виде зуба — признак, отличающий личиночные стадии многих нематод. Под ним можно различить 3 почти равные губы, незаметно переходящие в головной конец тела, которые по своей форме напоминают губы *Eustoma rotundatum*, единственного представителя нематод рода *Eustoma*. Что касается зубного аппарата, характерного для этого вида, то обнаружить его у личинки не удалось. Пищеварительный тракт нашего червя тоже напоминает по своему строению таковой у *Eustoma rotundatum*. Он состоит из мускулистого пищевода (1.875 мм длины и 0.133 мм ширины), из железистого желудочка (0.9 мм длины и 0.183 мм ширины), лишенного каких-либо выростов, и кишки (0.166 мм ширины), также лишенной выростов. Задний конец личинки, которая, видимо, начала инкапсулироваться, с трудом очистился от капсулы и был слегка поврежден, но все же удалось рассмотреть, что он не загнут, а вытянут и по своей форме скорее напоминает хвост самки, чем самца взрослой *Eustoma*. Анальные железы, отсутствующие у *Eustoma*, отсутствуют и у нашей личинки.

Половозрелые *Eustoma rotundatum* являются паразитами скатов, акул и химер. В Баренцевом море, по данным Ю. И. Полянского (1955), они заражают до 73.3% *Raja radiata*.

Следует отметить, что синонимика этого вида отличается чрезвычайной запутанностью, и в литературе нематода эта фигури-

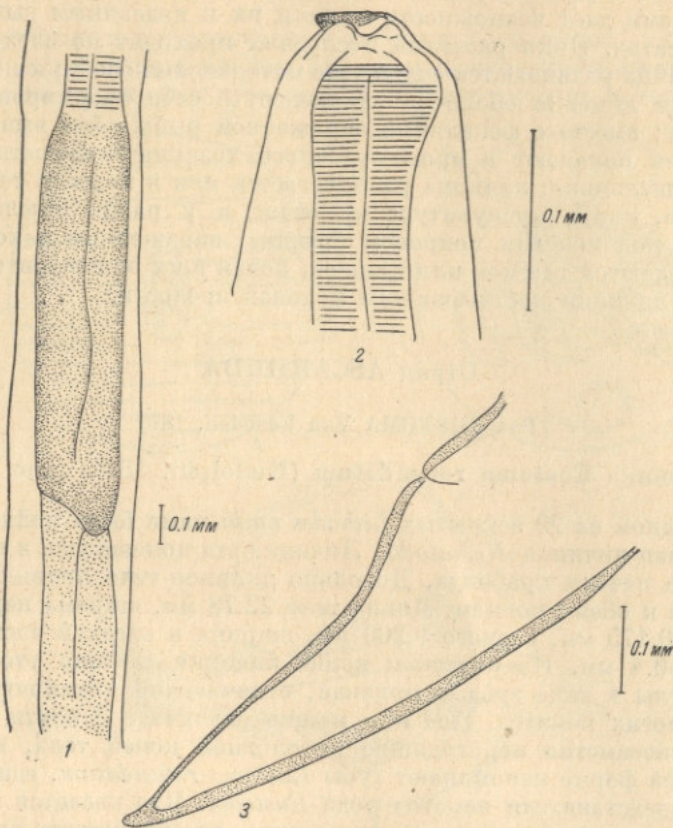


Рис. 27. Личинка *Eustoma rotundatum*.

1 — участок тела на уровне желудка; 2 — передний конец; 3 — задний конец.

рует под названиями: *Ascaris rotundata* (Rudolphi, 1819), *Eustoma truncata* (Van Beneden, 1870), *Anacanthocheilus rotundatus* (Wülker, 1930), *Anisakis (Pseudanisakis) rotundata* (Laiman et Borovkova, 1926), *Eustoma rotundatum* (Punt, 1941). В недавно вышедшей монографии по аскаридатам (Мозговой, 1953) она выделена в род *Pseudanisakis*, но, как показывают работы Пунта (Punt, 1941) и Полянского (1955), родовое название *Eustoma*, предложен-

ное Ван-Бенеденом, имеет приоритет. Поэтому мы будем употреблять именно это последнее родовое название. Относительно личиночных стадий интересующей нас нематоды в литературе также нет достаточной четкости. В 1929 и 1930 гг. Вюлькер (Wülker, 1930) описывает личинок нематод из различных костистых рыб и относит их к данному виду, называя их личинками *Anacanthocheilus rotundatus*. Судя по описанию, приведенному им, личинки эти скорее принадлежат к роду *Anisakis*. В 1938 г. ошибку Вюлькера, ссылаясь на него, повторяет и Каль (Kahl, 1938), расширяя список рыб, зараженных этими личинками. Пунт (Punt, 1941), в своей монографии раскрывает ошибку Вюлькера, указывая, что описанная последним личинка принадлежит роду *Anisakis*. В качестве возражений против мнения Вюлькера он выдвигает следующие доводы: во-первых, желудочек взрослой *Eustoma* гораздо менее развит, чем у личинок, описанных Вюлькером; во-вторых, описанные Вюлькером личинки имеют закругленный хвост, что не соответствует форме хвоста *Eustoma*; в-третьих, личинки эти имеют анальные железы, отсутствующие у *Eustoma*. В имевшемся в распоряжении Пунта значительном материале по подобным личинкам из костистых рыб ему удавалось найти только личинок *Anisakis*. Поэтому Пунт, выражая сомнение в том, что Вюлькер мог находить что-либо иное в тех же рыбах, склонен считать, что Вюлькер ошибся. То же говорят и довольно обширные материалы Ю. И. Полянского по паразитам баренцевоморских рыб. Интересно, что у найденной нами личинки из *Lithodes* как раз налицо те признаки, которые отмечает Пунт как существенные для рода *Eustoma*: желудочек выражен гораздо слабее, чем у *Anisakis*, анальные железы отсутствуют и хвост довольно сильно заострен и не закручен. Поэтому нам кажется возможным считать обнаруженного нами червя за личинку *Eustoma rotundatum*, несмотря на то что такой характерный признак вида, как кольцеобразный ряд зубов, у нее отсутствует. Это последнее обстоятельство можно объяснить тем, что зубной аппарат, обязательный у взрослых особей этого вида, у личинок еще не успел развиться.

Подкрепление нашему мнению мы находим также в том, что, кроме данной нематоды, нами были найдены в ракообразных и личинки *Anisakis*. Сравнение последних с нематодой из *Lithodes* показывает, что они не идентичны, и отличие их состоит как раз в отмеченных Пунтом чертах. Это еще более убеждает нас в правильности определения.

Если мнение наше верно, то, следовательно, *Lithodes* служит промежуточным хозяином для *Eustoma rotundatum*. Как происходит дальнейшее развитие червя, пока еще не ясно. Попадают ли они прямо в окончательного хозяина, или необходимо еще одно звено в цикле развития, как наблюдается у многих *Anisakida*, и они должны попасть в какую-то костистую рыбу, в полости тела или

мускулатуре которой они пройдут следующие личиночные стадии, не установлено.

Судя по тому, что в числе окончательных хозяев *Eustoma* фигурируют акулы, ведущие главным образом пелагический образ жизни и питающиеся рыбой, последний ход развития кажется нам более вероятным.

Род *CONTRACAECUM* Raliet et Henry, 1912

Личинка *Contracaecum aduncum* Raliet et Henry, 1912

(рис. 28, 29)

В мускулатуре *Pandalus borealis* была обнаружена личинка *Contracaecum aduncum* (в одном из 600 вскрытых).

Общая длина личинки 19.425 мм, ширина переднего конца 0.205 мм, ширина в средней части тела 0.380 мм, ширина заднего конца 0.140 мм. Пищеварительная система начинается мускулистым пищеводом (1.75 мм длины и 0.105—0.110 мм ширины), который переходит в небольшой почти четырехугольный желудочек (0.14 мм ширины, 0.10 мм длины). От желудочка кзади отходит слепой вырост, затем желудочек переходит в кишку, которая также посылает вперед слепой вырост. Желудочный и кишечный выросты мало отличаются друг от друга по величине: длина первого 0.805 мм, второго 0.900 мм. Хвостовой конец личинки заострен. Губы личинки еще не развиты, она, видимо, подготавливается к линьке: кутикула в некоторых местах отстала и под ней виден слой новой кутикулы. По своему строению найденный экземпляр весьма сходен с личинкой *Contracaecum aduncum* (Rud, 1812), описание и изображение которой имеется в работе Пунта (Punt, 1941). Сравнение нашего паразита с личинками *Contracaecum* из баренцевоморских рыб говорит о большом сходстве между ними, а так как Ю. И. Полянский, исследовавший рыб Баренцева моря, считает, что в них паразитирует лишь вид *Contracaecum aduncum*, то, по всей вероятности, найденная нами нематода является одной из стадий развития этого вида. В 1954 г. Марголис и Батлер (Margolis a. Butler, 1954) также обнаружили в *Pandalus borealis* большое количество нематод, часть из которых даже достигла половой зрелости. Они считают этих нематод сходными с *C. aduncum*. Жизненный цикл *C. aduncum* экспериментально изучался Марковским (Markowsky, 1937). Указанным автором экспериментально было доказано участие планктонных животных *Acartia bifilosa* и *Euritemora affinis* в цикле развития *C. aduncum*.

Роль планктонных организмов в жизни личиночного рода *Contracaecum* доказывается и другими авторами. Эпштейн (Apstein, 1911) и Пиерантони (Pierantoni, 1913) находили личинок рода *Contracaecum* в *Copepoda*, а Лебур (Lebour, 1917) в *Sagitta*. Вюлькер (Wülker, 1930) предполагает, что в качестве возможных пер-

вых промежуточных хозяев *Contracaecum* выступают медузы и *Cephalopoda*. В Баренцевом море один раз нам пришлось видеть эту личинку в *Calanus finmarchicus*, а в Белом море она была обнаружена в *Harmothoe imbricata*. Таким образом, круг промежуточ-

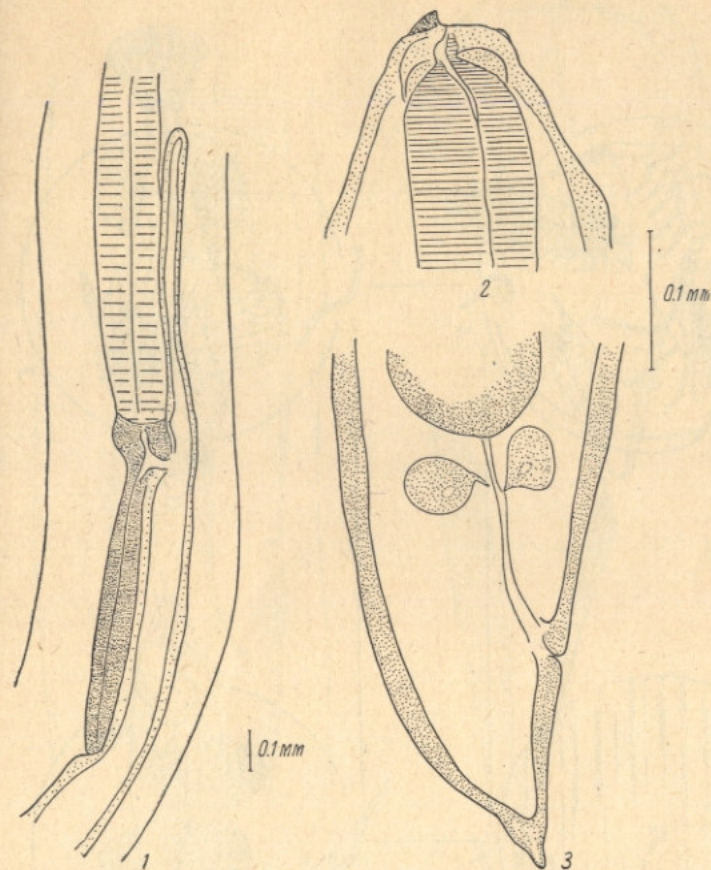


Рис. 28. Личинка *Contracaecum aduncum*.

1 — участок тела на уровне кишечного и желудочного выростов; 2 — передний конец; 3 — задний конец.

ных хозяев для *Contracaecum aduncum* довольно широк. Из первого промежуточного хозяина паразит попадает в какую-нибудь рыбу, питающуюся беспозвоночными (второй промежуточный хозяин). В Баренцевом море *C. aduncum* встречается у 37 видов рыб (Полянский, 1955). Окончательными хозяевами его являются хищные рыбы, в которых *C. aduncum* достигает половой зрелости.

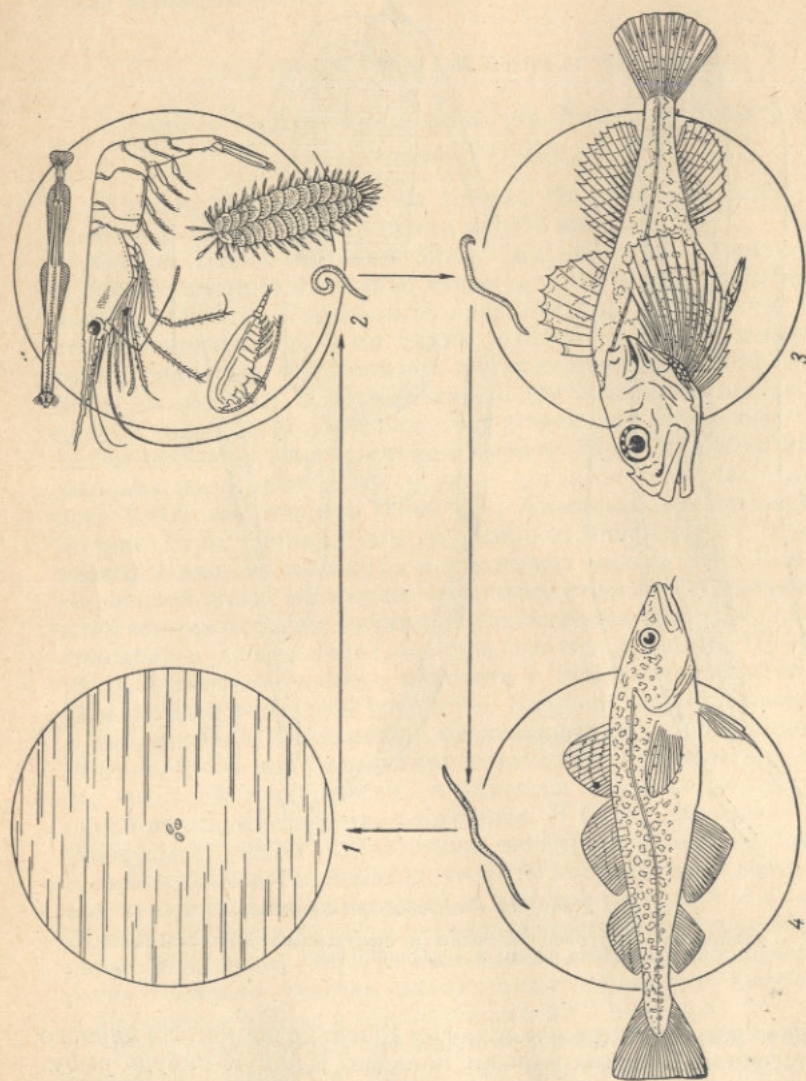


Рис. 29. Схема цикла развития *Contracaecum aduncum*.
 1 — яйца во внешней среде; 2 — 1-я личиночная стадия в первом промежуточном хозяине; 3 — 2-я личиночная стадия во втором промежуточном хозяине; 4 — половозрелый червь в окончательном хозяине.

Из приведенных данных видно, что *C. aduncum* отличается неспецифичностью по отношению как к первому и второму, так и к окончательному хозяину (18 видов — по Мозговому, 1953).

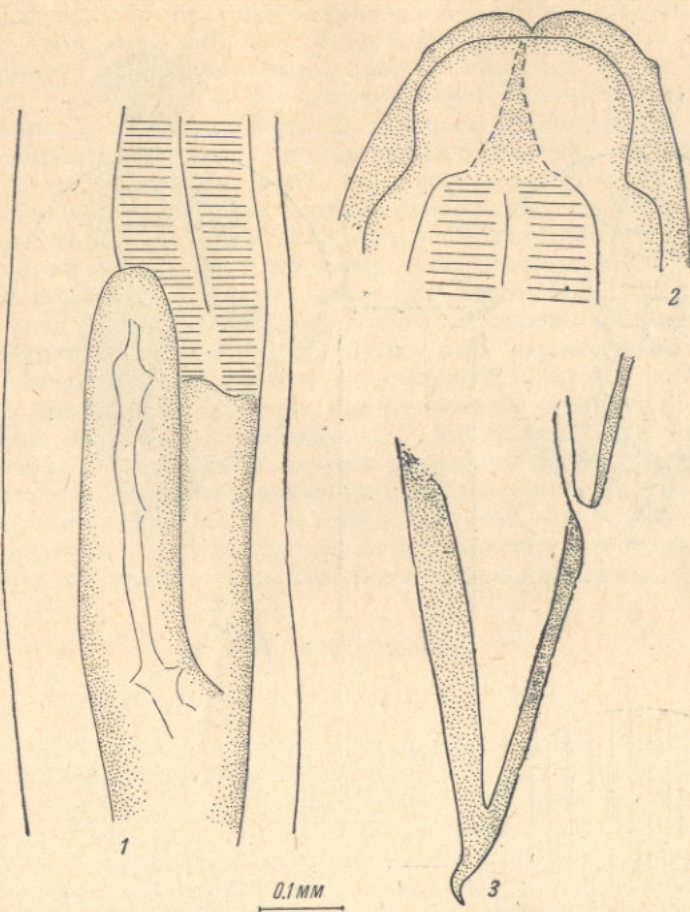


Рис. 30. Личинка *Terranova decipiens*.
 1 — участок тела червя на уровне кишечного выроста; 2 — передний конец; 3 — задний конец.

Род **TERRANOVA** (Leiper et Atkinson, 1914) Karokhin, 1946

Личинка *Terranova decipiens* (Krabbe, 1878, Baylis, 1916)
 Karokhin, 1946 (рис. 30, 31)

Личинка *Terranova* была извлечена из мускулатуры одного из 420 вскрытых *Sclerocrangon boreas*. По строению ее нетрудно предположить, что она принадлежит виду *Terranova decipiens* (Krabbe,

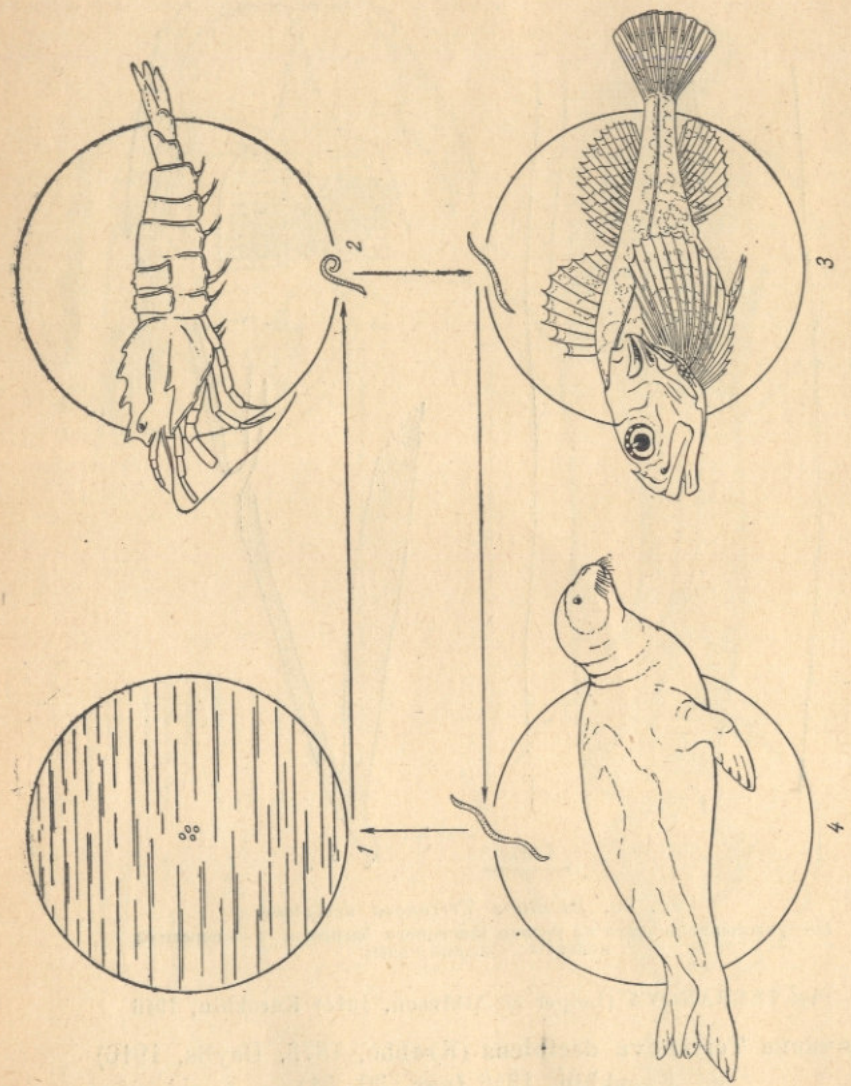


Рис. 31. Схема цикла развития *Terranova decipiens*.

1 — яйца во внешней среде; 2 — 1-я личиночная стадия в первом промежуточном хозяине; 3 — 3-я личиночная стадия во втором промежуточном хозяине; 4 — половозрелый червь в окончательном хозяине.

1878). Сравнение паразита из *Sclerocrangon* с личинками *Terranova decipiens* из баренцевоморских рыб указывает на большое сходство в их строении. Общая длина нашей личинки 1.75 мм, ширина переднего конца 0.12 мм, ширина в средней части тела 0.425 мм, ширина заднего конца 0.15 мм. Кишечный вырост имеет значительные размеры (0.7 мм длины и 0.15—0.17 мм ширины) и в 1.5 раза превышает длину желудочка. Мускулистый пищевод имеет длину 1.68 мм, ширину 0.135 мм. Задний конец личинки заострен, и расстояние от ануса до конца хвоста равно 0.270 мм. На конце хвоста имеется небольшой кутикулярный крючок, по-видимому личиночное образование. Губы хотя еще недостаточно развиты, по их можно разглядеть под верхним слоем кутикулы. Принадлежность найденной нами нематоды к виду *Terranova decipiens* не вызывает сомнений, а следовательно, *Sclerocrangon boreas* служит первым промежуточным хозяином для этого вида. Следующая личиночная стадия паразитирует в рыбах. Различные морские млекопитающие (Мозговой, 1953), поедая рыб, заражаются паразитом, который, попав в их пищеварительный тракт, достигает там половой зрелости. В Баренцевом море поздние личиночные стадии *Terranova decipiens* встречаются в 7 видах рыб, для которых *Sclerocrangon boreas* является легко доступной пищей. Интересно, что *Terranova* попадает только у взрослой трески, а у мальков тресковых не отмечена. Это и естественно, так как в пищевом рационе мальков трески отсутствуют бентические ракообразные и основную их пищу составляют планктонные организмы.

Род ANISAKIS Dujardin, 1845

Личинка *Anisakis* sp. Dujardin, 1845 (рис. 32)

Из бентических ракообразных личинки *Anisakis* попались нам в *Caprella septentrionalis* (у одной из 855 вскрытых) и в *Hyas araneus* (у одного из 990 вскрытых). Кроме того, один раз мы встретили ее в *Thysanoëssa raschii* — планктонном ракообразном из *Euphausiidae*. Личинка *Anisakis* из ракообразных, по нашим материалам, имеет длину от 8.14 до 16.17 мм. Ширина переднего конца 0.085—0.125 мм. Ширина заднего конца 0.105—0.150 мм, ширина в средней части тела 0.145—0.410 мм. Передний конец, как это характерно и для личинок из рыб, описанных другими авторами (Wülker, 1930, — под названием *A. rotundatus*; Punt, 1941), имеет личиночный зуб — кутикулярный вырост в виде клюва, высота которого достигает 0.0147 мм. Под ним видны 3 губы, еще не окончательно сформированные. Пищеварительный аппарат состоит из мускулистого пищевода длиной от 0.88—1.425 мм и шириной 0.09—0.1 мм, желудочка, четко отграниченного и сильно отличающегося от пищевода своей железистой структурой (длина 0.62—0.85, ширина 0.135—0.295 мм) и кишки (0.135—0.285 мм

ширины). Хвостовой конец личинки заострен. Длина хвоста 0.105—0.125 мм. Имеются анальные железы. На наших экземплярах мы разглядели их 2. Так же как для стадий из рыб, для нематод

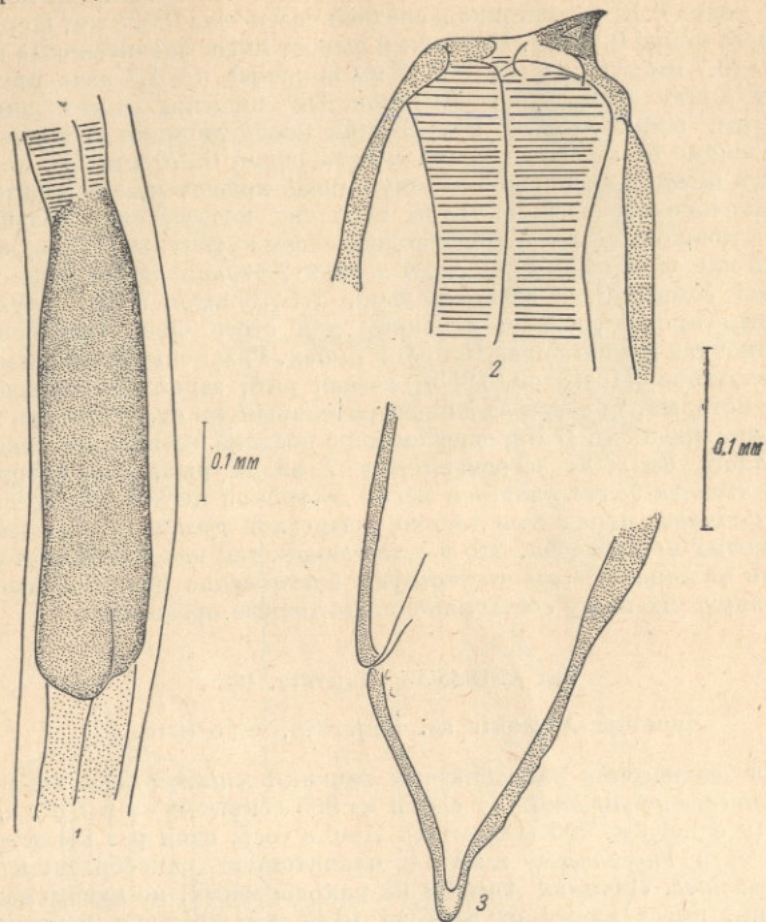


Рис. 32. Личинка *Anisakis* sp.

1 — участок тела червя на уровне желудка; 2 — передний конец; 3 — задний конец.

из ракообразных характерно спирально закрученное состояние, и даже после фиксации хвостовой конец их остается закрученным.

Сравнение наших личинок с личинками *Anisakis* из баренцево-морских рыб с несомненностью доказывает, что следующий этап развития этих паразитов из ракообразных должен проходить в рыбах. Определение же точной видовой принадлежности как личинок из рыб, так тем более и наших личинок до сих пор не удавалось

из-за малого количества у них дефинитивных признаков, характеризующих отдельные виды рода *Anisakis*.

В половозрелом состоянии нематоды эти паразитируют в морских млекопитающих или же в птицах.

В Баренцевом море поздние личиночные стадии *Anisakis* заражают 28 видов рыб, причем в число их входят рыбы с различными типами питания: и бентосоядные (бычки, скаты и др.), и планктонофаги (сельдь). Это вполне согласуется с нашими данными, по которым первыми промежуточными хозяевами для *Anisakis* служат как бентические, так и планктонные ракообразные.

Класс АСАНТОСЕРНАЛА

1. ЛИЧИНКИ СКРЕБНЕЙ, ПАРАЗИТИРУЮЩИХ В ПОЛОВОЗРЕЛОЙ СТАДИИ В ПТИЦАХ

Из личинок скребней в бентических ракообразных было обнаружено всего 2 вида.

При определении видовой принадлежности обеих найденных нами личинок мы принимали во внимание не только морфологические признаки, но и экологические данные. По этой причине нам кажется, что, прежде чем приходить к окончательному заключению относительно видовой принадлежности каждой личинки, уместно сначала описать каждый вид по отдельности морфологически, затем привести сведения по их экологии и только потом, приведя достаточно доказательств, закрепить за ними определенное видовое название.

Личинка *Polymorphus botulus* (Van Cleave, 1916)

(рис. 33—35)

Один из найденных видов личинок — обычный паразит *Hyas araneus*, поражающий до 99.9% этих *Decapoda*. Интенсивность заражения крабов достигает 68 экз. Менее часто та же личинка попадает и в раках-отшельниках *Pagurus pubescens* (12% при интенсивности 2 экз.). Обычно она встречается в полости тела краба, чаще всего прикрепляясь к трубкам *hepato-pancreas*. Иногда личинок так много, что они образуют целую гроздь. В инцистированном состоянии они имеют вид небольшого (более 1 мм) розового бочоночка, так как хоботок, шейка, передняя часть тела и задний пальцевидный отросток ввернуты во внутрь задней части тела. Такой «бочоночек» помещается в нежной прозрачной оболочке, которая очень легко разрывается. По этой причине при вскрытии личинка часто оказывается уже лишенной оболочки. В расправленном виде зрелая личинка имеет тело, состоящее из двух отделяющихся друг от друга глубоким перехватом отделов: заднего (1.66—1.75 мм длины и 0.996—1.45 мм ширины), с грубой морщинистой кутику-

лой, и переднего (1.35—1.37 мм длины и 0.764—0.885 мм ширины), менее толстостенного, густо усеянного мелкими шипиками (0.030—0.035 мм длины). Покрытая шипиками передняя часть в свою очередь отделяется небольшой складкой от голой, довольно длинной (0.35—0.75 мм) шеи, имеющей ширину основания 0.43—0.55 мм. Шея переходит в округлый или яйцевидный хоботок (в среднем

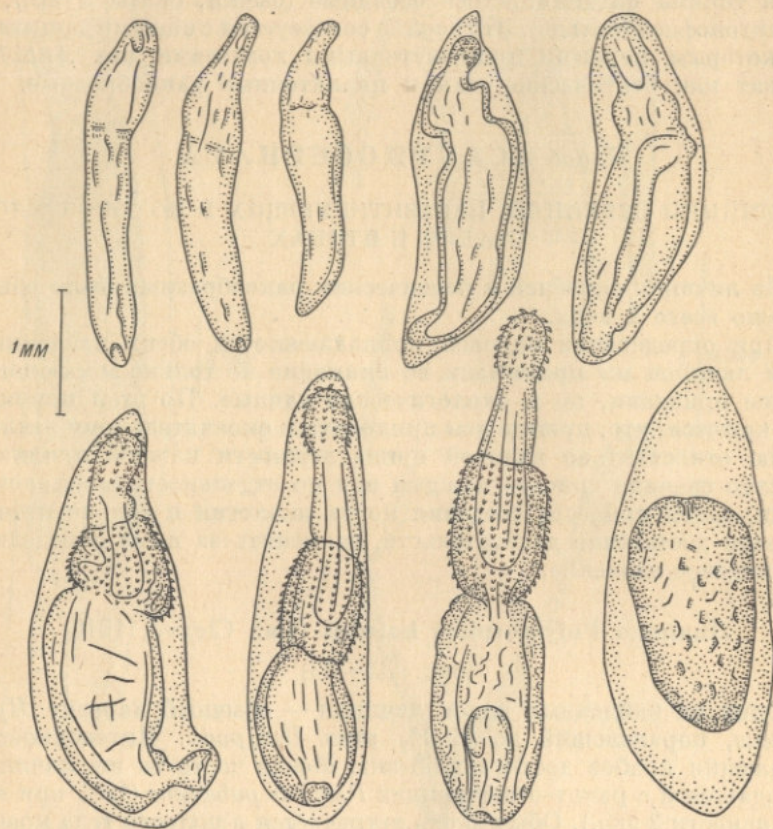


Рис. 33. Личинка *Polymorphus botulus* на разных стадиях развития.

0.625 × 0.4 мм), обычно вооруженный 16 продольными рядами крючьев (изредка бывает 15 или 17 рядов), по 7—8 крючьев в каждом ряду (редко в одном-двух продольных рядах насчитывается 6 крючьев). Крючья довольно массивные, причем величина их различная в зависимости от того, какое место они занимают в продольном ряду. Самые крупные крючья, обычно залегающие во 2-м и 3-м поперечных рядах, достигают 0.095 и даже 0.1 мм длины и снабжены наиболее длинными корнями (до 0.1 мм длины). Апи-

кальные и базальные крючья меньшей величины обычно равны 0.060—0.075 мм и даже бывают 0.055 мм. Корни базальных крючьев рудиментарны.

Кроме только что описанных личинок, попадаются и более молодые, соответствующие, видимо, стадии преакантеллы (Петроченко, 1941). В полости тела краба можно найти удлинённых, нежных, прозрачных личинок с еще недифференцированными частями тела; личинок с обособившимся передним концом — будущими шейкой и хоботком, — на котором имеются зачатки крючьев в виде небольших светлых точек. Следующая ступень развития характеризуется наличием крючьев на хоботке и шипиков на передней части тела, но задняя часть еще остается прозрачной и задний вырост еще не ввернут. Такие личинки уже заключены в тонкую, нежную оболочку удлинённой формы. Внутри этой оболочки продолжается дальнейшее развитие: кутикула задней части тела становится грубой, морщинистой, перестает быть прозрачной и четко отделяется от нежной передней части, покрытой шипиками; затем задний отросток и передний отдел тела, вместе с шейкой и хоботком, вворачиваются во внутрь толстостенного заднего отдела и личинка принимает вид уже описанного выше «бочоночка» (на рис. 33 даны изображения всех встреченных нами стадий). Кроме личинок, в нашем распоряжении имелись молодые скребни, полученные в результате искусственного заражения птенцов различных морских птиц.

Основная цель наших экспериментов сводилась к тому, чтобы получить половозрелых червей, по которым можно было бы точно установить их видовую принадлежность.

Заражению подвергались птенцы гаги (*Somateria mollissima*), чаек (*Larus argentatus*), чистика (*Cephus grylle*) и тупика (*Fratercula arctica*). Птенцы брались из гнезда сразу после того, как они вылупились из яйца, и прежде чем они получили первую порцию пищи. На протяжении всего опыта они получали корма «стерильные» в отношении червей и были, следовательно, лишены гельминтов. Данные опытов можно свести к следующим результатам.

1. Наибольший эффект дало искусственное заражение чистика. Все опыты, проведенные с птенцами этого вида, имели положительный результат. В тупиках же и в чайках изучаемый паразит прививается труднее. Как происходило бы его развитие в гагачатах — не удалось выяснить, так как последние не выживали более трех дней.

2. Несмотря на большое количество скармливаемых личинок, в каждом из случаев с положительным результатом было получено не более трех червей. Такая большая элиминация, равно как и замедленное развитие паразита, могла зависеть, во-первых, от того, что не все вводимые личинки достигли уже инвазионности; во-вторых, от того, что используемые в опыте птенцы не являлись обычными для этих скребней хозяевами (в последнем случае в ка-

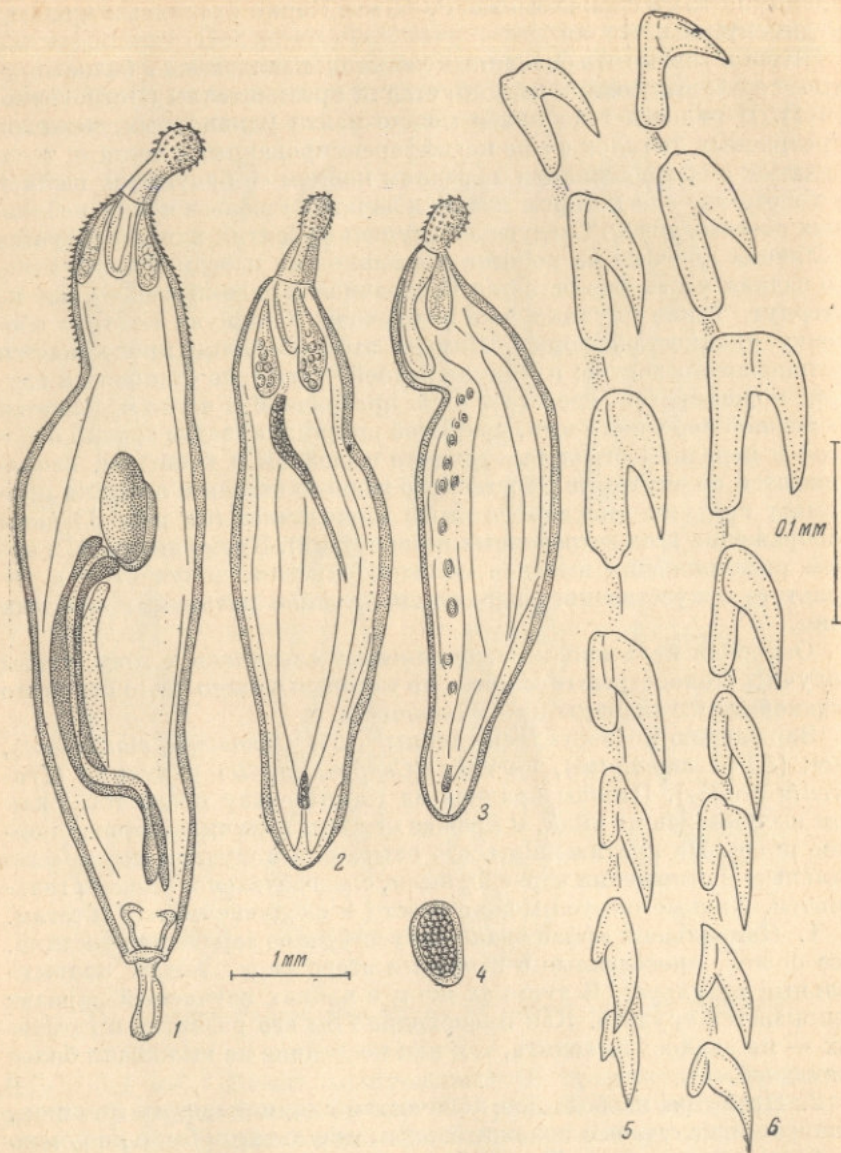


Рис. 34. *Polymorphus botulus*.

1 — самец, полученный экспериментально в птенце чистика; 2 — самка (половые тяжи содержат овоциты); 3 — самка с не вполне развитыми эмбрионами (4) в полости тела; 5 — крючья с хоботка личинки из краба; 6 — крючья с хоботка половозрелого *Polymorphus botulus* из гаги.

кой-то мере сказались специфичность паразита). Наконец, возможно, что и содержание птенцов на стерильной пище изменяло нормальные условия существования паразита и препятствовало его развитию.

3. Сроки развития червей в подопытных птенцах довольно продолжительны. Начало образования яиц в одном из опытов было отмечено лишь на 26-й день.

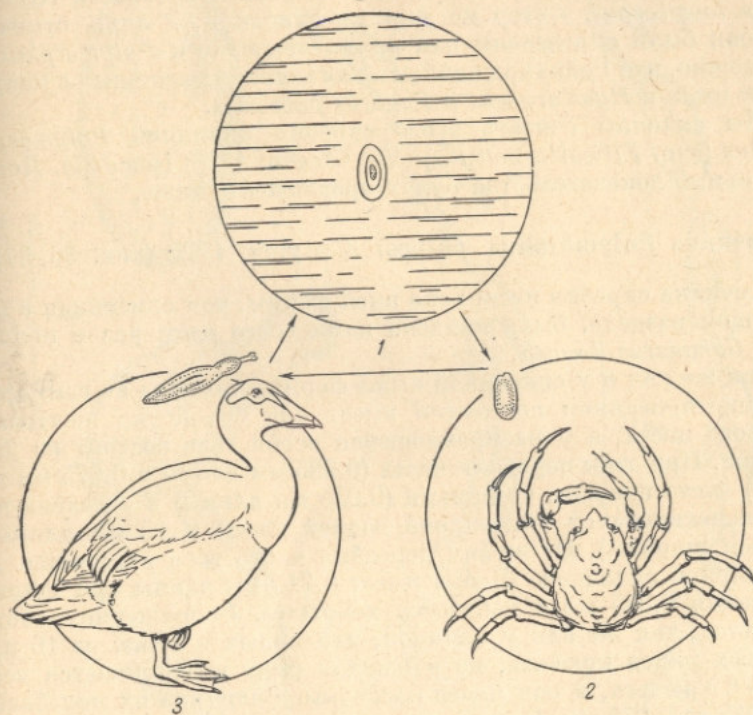


Рис. 35. Схема цикла развития *Polymorphus botulus*.

1 — яйцо во внешней среде; 2 — личинка в промежуточном хозяине; 3 — половозрелый скребень в окончательном хозяине.

4. В результате всей серии опытов удалось получить 9 взрослых скребней, из них трех самцов и шесть самок, но ни одна из самок не содержала еще вполне зрелых эмбрионов, что, как будет видно из дальнейшего изложения, сильно затруднило определение видовой принадлежности паразита.

Полученные экспериментальным путем скребни (рис. 34) имели следующие признаки: и у самцов, и у самок тело разделяется на два отдела, но не так четко, как у личинок. Передний отдел покрыт шипиками. Вооружение хоботка — размеры крючьев и их коли-

чество — соответствует таковому у личинок. У всех самцов имеется по два крупных овальных семенника. У двух из шести самок половые тяжи были вздуты и наполнены овоцитами, у третьей в полости тела содержалось большое количество яйцевых комков, а у четвертой эмбрионы с еще не развитой срединной мембраной. Размеры молодых скребней не превышали 20 мм.

В зарубежной литературе имеется сообщение Рейнхарда (Reinhard, 1944) о нахождении личинок скребней в полости тела *Pagurus longicarpus*. Автор не дает их описания, а лишь отмечает, что они были определены как принадлежащие к *Polymorphus* sp. Возможно, что Рейнхард наблюдал личинок, идентичных с найденными нами в *Hyas araneus* и *Pagurus pubescens*.

Мы склонны считать этого скребня личинкой *Polymorphus botulus* (syn. *Filicollis botulus*) (Van Cleave, 1916) (рис. 35). Дополнительные доказательства будут предложены ниже.

Личинка *Polymorphus phippii* Kostylev, 1922 (рис. 36, 37)

Личинка скребня несколько иной формы, чем описанная в предыдущем разделе, была найдена нами всего один раз в полости тела *Gammarus locusta*.

Так же как и у описанной выше формы, личинка из гаммаруса в инцистированном состоянии имеет вид бочоночка желтоватопрозрачного цвета, а у расправившейся особи тело состоит из двух отделов. При этом передняя часть (0.985 мм длины и 0.675 мм ширины) густо покрыта шипиками (0.035 мм длины) и отделена резким перехватом от яйцевидной задней части (1.45 мм длины и 0.95 мм ширины). От шейки передняя часть тела отделяется кутикулярной складкой. Шейка имеет 0.215 мм длины при ширине основания 0.305 мм и венчается хоботком. Вооружение хоботка складывается, так же как у личинок, найденных в *Hyas*, из 16 продольных рядов крючьев, но в каждом ряду насчитывается всего по 5—6 крючьев, и они менее массивны. Величина их колеблется от 0.045 до 0.075 мм. Наибольшие размеры имеют крючья второго и третьего поперечных рядов, они же снабжены более длинными корнями. Апикальные и базальные крючья несколько меньше по величине, и корни базальных крючьев редуцированы. Личинок этого вида на Восточном Мурмане находили и ранее. В 1940—1941 гг. М. М. Белопольская, исследуя гаммарусов в районе заповедника Семь Островов, обнаружила, что 3.1% *Gammarus locusta* заражены ими, при интенсивности 1—2 экз. Она скармливала таких личинок скребней стерильным гагачатам и, вскрыв птенцов через 5 дней, обнаружила, что личинки заметно подросли. На основании материала своих опытов М. М. Белопольская (19526) высказывает предположение, хотя и не настаивает на нем, что найденные ею личинки принадлежат к виду *Profilicollis botulus* (syn. *Polymorphus botulus*).

Исходя из доказательств, приводимых ниже, мы относим эту личинку к виду *Polymorphus phippii* Kostylev, 1922 (рис. 37).

Сопоставляя личинок, найденных нами в крабах и в гаммарусах, со взрослыми формами скребней, мы нашли, что наши личинки имеют наибольшее сходство с видами *Polymorphus botulus* и *P. phippii*.

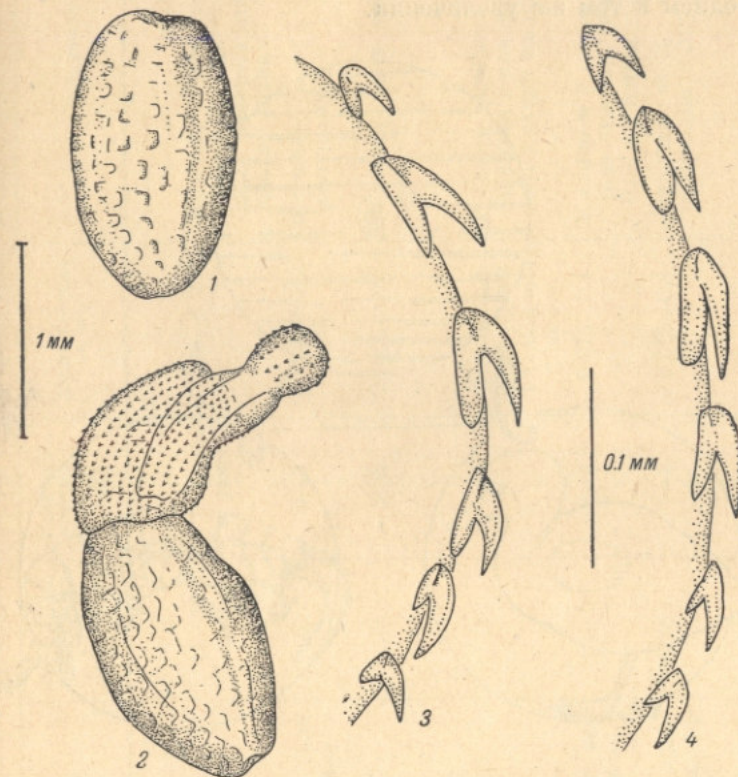


Рис. 36. Личинка *Polymorphus phippii*.

1 — инцистированная личинка; 2 — личинка с вывернутой передней частью тела и хоботком; 3 — крючья личинки из *Gammarus locusta*; 4 — крючья половозрелого *Polymorphus phippii* из краба.

Наиболее существенным признаком, разделяющим эти виды, является конфигурация медианных мембран зародыша, различная у этих видов. Другой существенный признак — вооружение хоботка. Наконец, имеется разница и в вооружении тела. Воспользоваться первым, наиболее четким, из трех указанных различий мы не имели возможности, так как в нашем распоряжении были только неполовозрелые экземпляры паразитов, базироваться мы могли лишь на вооружении хоботка и тела.

По вооружению хоботка, по количеству и размерам крючьев личинка, добытая нами из гаммарусов, больше похожа на *Polymorphus phippsi*, личинка же из крабов и раков-отшельников — на *P. botulus* (табл. 4, рис. 34 и 36). Последний вид, так же как и личинка из *Nyas* и *Pagurus*, имеет более массивные крючья, что хорошо видно на рисунках, сделанных с рисовальным аппаратом при одном и том же увеличении.

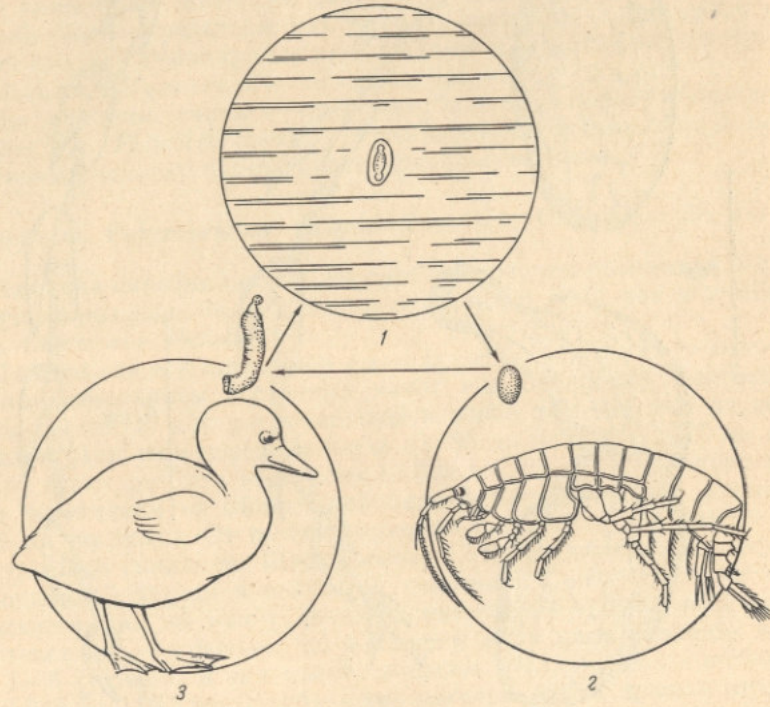


Рис. 37. Схема цикла развития *Polymorphus phippsi*.

1 — яйцо во внешней среде; 2 — личинка в промежуточном хозяине; 3 — половозрелый скребень в окончателъном хозяине.

У личинок из *Nyas* и *Pagurus*, так же как у экспериментально выращенных из них молодых самцов, шипики на передней части тела хорошо различимы. Возможно, что по мере полового созревания самки и увеличения ее тела они делаются менее заметны. Обращаясь к биологии скребней, мы видим много доводов, подтверждающих правильность именно такого определения личинок. Посмотрим, какими биологическими особенностями обладают промежуточные хозяева обеих наших личинок.

Хозяин одного вида — *Gammarus locusta* — типичное литоральное животное. Хозяева другого вида — *Nyas* и *Pagu-*

Таблица 4

Морфологические признаки *Polymorphus phippsi* и *P. botulus* на разных стадиях развития

Паразит	Форма хоботка	Количество продольных рядов крючьев	Количество крючьев в продольном ряду	Длина крючьев (в мм)	Вооружение тела
<i>P. phippsi</i> Половозрелый.	Овальный.	14—16	5—6, редко 7 и даже 8	0.0536—0.0714	Передняя часть тела с мелкими шипиками; на брюшной стороне они распространяются дальше, чем на спинной.
Молодой (экспериментальное заражение). Личинка из гаммаруса.	Овальный или яйцевидный.	16	5—6	0.051—0.072	Передняя часть тела вооружена шипиками.
<i>P. botulus</i> Половозрелый.	Округлый.	16	5—6	0.045—0.075	Передняя часть тела покрыта шипиками.
Молодой (экспериментальное заражение).	Яйцевидный.	16	7—8	Базаальные 0.060—0.062, апикальные длиннее. 0.075—0.1	У самца передняя часть тела вооружена шипиками 0.012 мм длины, у самки шипики плохо видны.
Личинка из крабов и раков-отшельников.	От округлого до яйцевидного.	15—16	7—8	0.075—0.1	У самца и у самки передняя часть тела покрыта шипиками 0.011—0.02 мм длины.
	Обычно яйцевидный, иногда округлый.	16	7—8	0.075—0.1	Передняя часть тела вооружена шипиками 0.012—0.02 мм длины.

Примечание. Морфологические признаки половозрелого *P. phippsi* даны по описанию Костылева (1922), а половозрелого *P. botulus* — по описанию Ван-Клива (Van Cleave, 1916).

rus — обитатели сублиторали, выходящие на литораль только в определенный период своей жизни. Из этого следует, что окончательными хозяевами для личинок из *Gammarus* могут быть птицы, питающиеся на литорали, окончательными же хозяевами для личинок из *Hyas* и *Pagurus* — птицы, в пищевой рацион которых входят и сублиторальные животные. Но если считать предварительное наше определение правильным, т. е. что личинка из *Gammarus locusta* принадлежит к виду *Polymorphus phippisi*, а личинка из *Hyas* и *Pagurus* — к виду *P. botulus*, то оказывается, что окончательным хозяином и для того, и для другого вида является гага. В таком случае необходимо выяснить, отвечает ли гага требованиям, только что предъявленным к окончательным хозяевам обоих видов личинок.

Обратимся к особенностям питания гаги.

По данным Л. О. Белопольского (1957), изучавшего биологию гаги (*Somateria mollissima*) в заповеднике Семь Островов, по данным В. Г. Кулачковой, работавшей в Кандалакшском заповеднике, и по некоторым другим литературным данным, в жизни гаги есть периоды, когда она питается на литорали, и периоды, когда в рацион ее входят сублиторальные животные. Так, в раннем возрасте птенцы гаги питаются на литорали, и у гагчат старше двух недель гаммарусы занимают в рационе большое место [по данным Перцова, взятым из работы Кулачковой (1953), — 33.3%, по данным Белопольского, на долю гаммарид и других мелких рачков приходится до 16.3%]. Сублиторальные же формы *Hyas* и *Pagurus* начинают входить в состав их пищи, только когда птенцы уже становятся лётными, но и тут они занимают гораздо меньшее место по сравнению с гаммаридами.

Таблица 5

Состав пищи гаги в зависимости от пола и возраста, по Белопольскому (1957)

	Встречаемость (в %)		
	ракообразных	балайнусов и крабов	гаммарид и других мелких рачков
Самцы гаги	30	30	0
Самки до гнездования	30.8	23.1	7.7
Самки во время гнездования	33.3	20.8	12.5
Птенцы	24.4	6.1	16.3

Напротив, в питании взрослой гаги, как видно из табл. 5 и как следует из материалов других исследователей (Формозов, 1936; Кулачкова, 1953), сублиторальные формы, и в частности *Hyas araneus*, довольно обычные компоненты. Причем особенно много их в догнездовой период и в период предзимней жировки.

В период гнездования самки гаги переходят на питание главным образом литоральными формами. В рационе самцов, не принимающих участие в гнездовании, преобладают сублиторальные формы.

В таком случае, приняв наше определение, следовало бы ожидать, что птенцы в раннем возрасте должны заражаться *Polymorphus phippisi* и совсем не должны заражаться *P. botulus*. Лётные птенцы уже могут получать *P. botulus*, но в небольшом количестве. Взрослые же гаги должны в основном заражаться *P. botulus* и только в период гнездования, с переходом на литоральное питание, могут получать и *P. phippisi*. Исходя из тех же данных о питании гаги, следовало бы ожидать, что самцы должны быть больше заражены *P. botulus* и совсем не заражены или заражены в очень малой степени (случайно) *P. phippisi*.

Эти выводы полностью подтверждаются данными по распространению *P. phippisi* и *P. botulus*, имеющимися в работах Кулачковой¹ и Белопольской, из которых следует, что *P. phippisi* поражает на Восточном Мурмане 75% птенцов и 4% взрослых особей гаги, а в Кандалакшском заповеднике — 42.2% птенцов, при интенсивности до 150 экземпляров, и 29.5% взрослых, при интенсивности, не превышающей 40 червей. Наоборот, *P. botulus* на Мурмане заражает 82% взрослых гаг, при интенсивности до 236 экз., а у птенцов не был встречен вовсе. В Кандалакшском заповеднике заражены 49.1% взрослых гаг, при интенсивности до 746 червей, и всего 6.2% птенцов, при интенсивности не более 4 экз. Все зараженные птенцы, как отмечает автор, были уже лётными.

Некоторые выводы Кулачковой в отношении биологии этих скребней также целиком согласуются с нашими предположениями о циклах развития. Так, основываясь на своих материалах по заражению гаги этими скребнями в различные сезоны, упомянутый автор относит *P. botulus* к группе паразитов, заражение которыми летом снижается и опять повышается осенью; *P. phippisi* — к группе паразитов, заражение которыми постепенно повышается с весны к осени. На основании наблюдений Кулачкова приходит к выводу, что к первой группе паразитов принадлежат такие, цикл которых идет через сублиторальных животных, ко второй же группе относятся паразиты, заражающие гагу главным образом на местах гнездования. Следовательно, *P. botulus* должен иметь в качестве промежуточного хозяина сублиторальное животное, а *P. phippisi* — литоральное. Этот вывод, сделанный Кулачковой

¹ Работая на МБС, мы исследовали не только ракообразных Баренцева моря, но и обрабатывали также материалы рейсов «К. Дерюгина» в Белом море. Материалы эти убедили нас, что очень многие паразиты, встречаемые в Баренцевом море, попадают в тех же хозяевах и в Белом море. Те же личинки скребней были найдены нами и в беломорских *Hyas* и *Pagurus*. Это дает нам основание полностью использовать материалы Кулачковой.

a priori, как нельзя лучше согласуется с нашим мнением по поводу видовой принадлежности найденных нами личинок.

Следует остановиться еще на одном факте, на первый взгляд противоречащем нашему определению, но при ближайшем рассмотрении только подтверждающем его правильность.

Казалось бы, если и тот, и другой виды скребней действительно являются обычными паразитами гаги, часто встречающимися в ней, то в таких массовых видах ракообразных, как *Gammarus* и *Hyas*, личинки этих паразитов должны встречаться в одинаковой мере часто. По нашим же данным, в районе Мурманской биологической станции в *Hyas* личинки попадаются в большом количестве, а в гаммарусе обнаружены всего один раз. Но дело в том, что в районе сбора материала выводки гагачат встречаются очень редко. В этих населенных и незаповедных местах гаги не гнездятся, поэтому основного источника заражения *P. phippii* здесь и нет. Стайки же взрослых гаг, пролетающих к местам зимовки, линьки или гнездования, нам приходилось наблюдать довольно часто. Естественно, что такие взрослые гаги распространяют яйца *P. botulus* во множестве. Таким образом, экологические данные подтверждают наше мнение о том, что в *Hyas* и *Pagurus* паразитируют личинки *P. botulus*, а в *Gammarus* — личинки *P. phippii*.

Б. ПАРАЗИТЫ, ДЛЯ КОТОРЫХ РАКООБРАЗНОЕ — ЕДИНСТВЕННЫЙ ХОЗЯИН

Ко второй категории паразитов ракообразных принадлежат 3 вида *Gregarina*, 1 вид *Turbellaria*, 1 вид пиявок и 4 вида паразитических раков.

В этом разделе систематической части мы будем касаться паразитов, которые и в своей половозрелой стадии живут на раках, а поэтому определение их гораздо легче. Кроме того, большинство видов, представленных во втором разделе, за исключением гregarин, — давно известные формы, изученные предшествующими авторами с большой тщательностью. Им посвящены весьма ценные статьи или монографии с подробным описанием и рисунками. Наш материал по морфологии этих паразитов ни в коей мере не дополнил бы уже имеющихся данных. Поэтому мы считаем излишним давать подробную характеристику таким видам и ограничимся лишь сведениями о распространении их среди бентических ракообразных исследованного района.

Класс SPOROZOA Отряд GREGARINA

В бентических ракообразных нами было найдено 3 вида *Gregarina*. Материал по гregarинам, которым мы располагаем, представляет собой мазки, фиксированные жидкостью Шаудина, окра-

шенные железным гематоксилином, и содержит только стадии гамонтов. Поэтому идентифицировать наших гregarин с ранее известными видами приходится, основываясь лишь на сходстве указанных стадий развития.

Gregarina из *Amphithoë rubricata* и *Gammarus locusta*

(рис. 38)

Один из обнаруженных нами видов гregarин паразитирует в кишечнике *Amphithoë rubricata* и *Gammarus locusta*. Первый из названных хозяев заражен им на 1—3%, второй — на 1—4%.

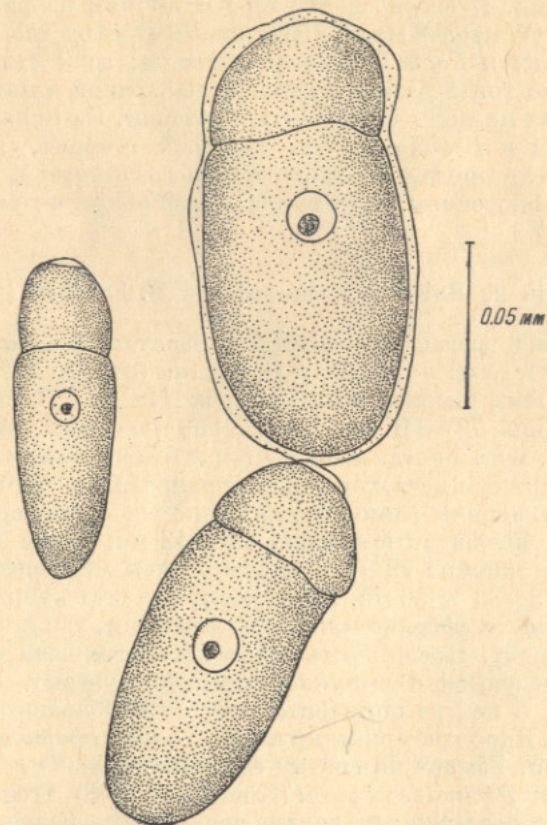


Рис. 38. Гregarина из кишечника *Amphithoë rubricata*.

Гамонт, у которого четко выражены прото- и дейтомерит, напоминает собой гриб, общие же контуры его продолговатоовальные. Длина гамонта 99—125 мк; длина протомерита 23—33 мк,

ширина 29—56 мк. На протомерите имеется характерное полукруглое апикальное образование. Ядро расположено ближе к передней части дейтомерита и содержит одну сферическую кариюсому. По своей форме и пропорциям, по строению ядра и числу кариясом гамонт этой гregarины очень похож на гамонт *Cephaloidophora maculata* из кишечника *Gammarus marinus*, описанной в 1911 г. Леже и Дюбоск (Leger et Duboscq, 1911). Единственное различие заключается в размерах гамонта, который по материалам названных авторов не превышает 80 мк, а по нашим достигает 125 мк.

С другой стороны, наша гregarина сходна также с *Gregarina gammari* Van Siebold, 1839 из *Gammarus pulex*, гамонт которой достигает 425 мк. В своей сводке по гregarинам из ракообразных Ватсон-Кам (Watson-Kamm, 1922) отмечает сходство между *Gregarina gammari* и *Cephaloidophora maculata*; если эти гregarины идентичны, то тогда размеры гамонта найденной нами гregarины не выходят за пределы возможных вариаций. За принадлежность нашей формы к *Cephaloidophora maculata* говорит, может быть, также и близкое родство хозяев. *Gammarus locusta* и *G. marinus*, по нашим наблюдениям, служат хозяевами одним и тем же паразитам.

Gregarina из *Balanus balanoides* и *B. balanus* (рис. 39)

Второй вид гregarин является паразитом *Balanus balanoides* (заражает от 2 до 46% особей) и *B. balanus* (от 2 до 28%).

Общая длина гамонта колеблется от 118 до 171 мк, при наибольшей ширине 79—118 мк, так что обычно форма гамонта почти сферическая, хотя иногда попадаются и более вытянутые в длину особи. Гregarина имеет хорошо разграниченные прото- и дейтомериты и маленький эпимерит, сидящий на протомерите. Длина протомерита 49—59 мк и ширина 62—112 мк; длина дейтомерита 92—105 мк и ширина 79—118 мк, тогда как эпимерит имеет размеры 26 × 19—33 × 36 мк. Протомерит гамонта куполообразный, дейтомерит почти сферический, срезанный там, где к нему примыкает протомерит. Поверхность эпимерита исчерчена бороздками, которые чередуются с выпуклостями, что создает впечатление дольчатости; в центре эпимерита имеется небольшое заостренное возвышение. Ядро гregarины крупное, с одной сферической кариясомой внутри. Гамонт по своему строению больше всего напоминает таковой *Pixinoides balani* (Kölliker, 1848) Treguboff, 1912, но имеются и различия: не вполне согласуются размеры гамонтов (для *Pixinoides balani* указываются вариации от 60 до 130 мк), основное же различие состоит в строении эпимеритов. У гregarины, найденной нами, отсутствует шейка, соединяющая эпимерит с протомеритом. Если сравнивать наших особей с *Pixinoides balani*, создается такое впечатление, будто бы у гамонта из нашего материала при фиксации сильно сократилась шейка и эпимерит

примкнул к протомериту. Если действительно так произошло, то найденная нами гregarина не отличается от *Pixinoides balani*. Но, обладая слишком скудным материалом, мы не можем этого утверждать.

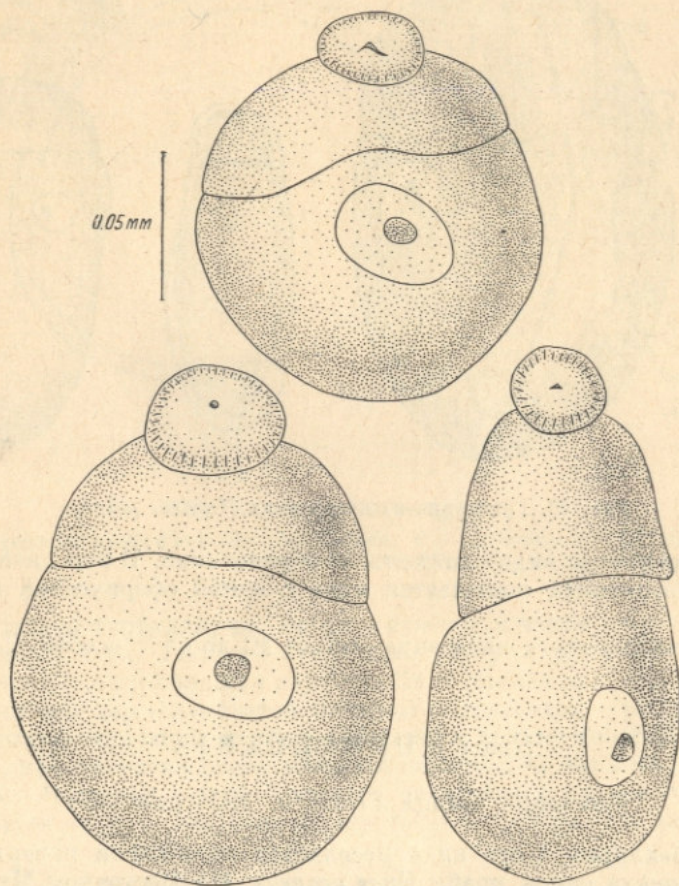


Рис. 39. Гregarина из кишечника *Balanus balanoides*.

Gregarina из *Hetairus polaris* (рис. 40)

Еще один вид гregarин был найден в кишечнике *Hetairus polaris*. Провести аналогию между ним и ранее изученными формами мы не имели возможности. В известной нам литературе нет упоминаний о гregarинах из креветок. Поэтому мы ограничимся лишь описанием гамонта этой гregarины.

Длина гамонта колеблется от 99 до 151 мк. Длина протомерита 19—56 мк, ширина 26—85 мк; длина дейтомерита 82—112 мк, ширина 29—105 мк. На вершине протомерита в виде узкого по-

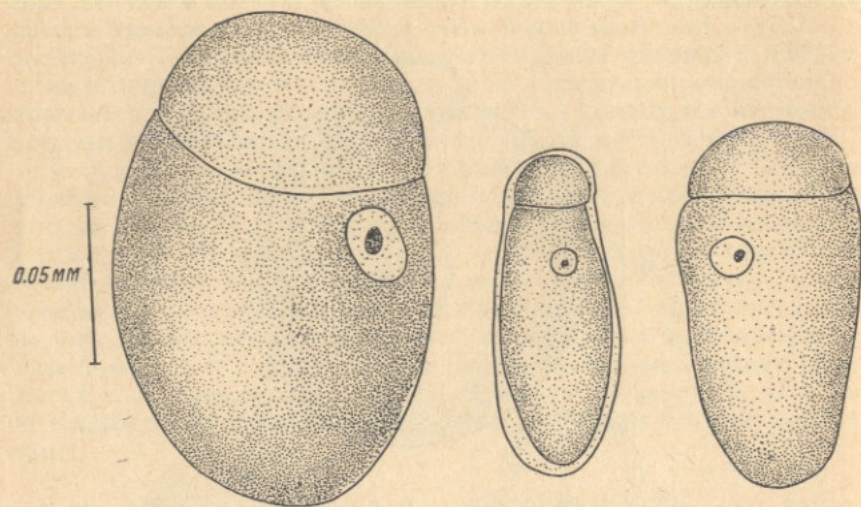


Рис. 40. Грегарина из кишечника *Hetairus polaris*.

лумесца иногда видно апикальное образование. В передней половине дейтомерита помещается ядро с одной сферической карносомой.

Грегарина этого вида заражает от 10 до 44% особей *Hetairus polaris*.

Класс TURBELLARIA

Monocelis oofaga Fridman, 1924 (рис. 41)

Турбеллярия этого вида поселяется на нижней поверхности постабдомена самок краба *Hyas araneus*. На Восточном Мурмане она встречается у 100% икроносных самок *Hyas*. На одной особи краба можно насчитать более 160 турбеллярий и более 500 ее коконов. Изучение морфологии встречаемой нами турбеллярии и ее гистологии (по поперечным срезам) доказало принадлежность последней к виду, описанному Фридман. Поэтому мы считаем излишним давать ей подробную характеристику и ограничимся описанием лишь ее внешнего вида.

Турбеллярия имеет нитевидную или продолговатоовальную форму тела, в зависимости от степени его сокращения. Длина ее превышает 3 мм, ширина до 0.5 мм. Она очень подвижна и легко

и быстро скользит между икринками краба. Кишка ее обычно забита желтком яиц краба, что придает ей оранжевую окраску. Фридман считает, что этот факт свидетельствует о паразитическом

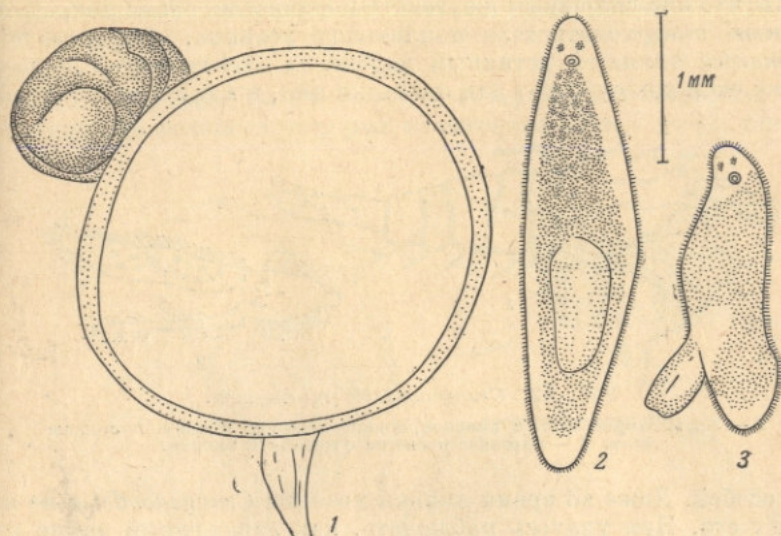


Рис. 41. *Monocelis oofaga*.

1 — икринка краба с коконом турбеллярии; 2 — *M. oofaga*; 3 — *M. oofaga* с вывернутой глоткой.

образе жизни турбеллярии. Ротовое отверстие червя лежит в задней четверти тела. Глотка — типичный *pharynx plicatus* — часто при фиксации высовывается наружу. На икринках краба можно видеть имеющие вид зеленоватой шапочки коконы этой турбеллярии, в которых развиваются ее яйца. Сидящий в коконе молодой червь, видимо, при развитии своем питается желтком из икринок. Таким образом, *Monocelis oofaga* близка к настоящему паразитизму, и важнейшая часть ее жизненного цикла проходит на теле хозяина.

Класс HIRUDINEA

Crangonobdella murmanica Selensky, 1923 (рис. 42)

Паразитическая пиявка *Crangonobdella murmanica* заражает на Восточном Мурмане до 8% *Sclerocrangon boreas*. Интенсивность заражения не превышает 4 экз. Обычно же они встречаются по 1—2 экз. Червь чаще всего прикрепляется одной из своих хорошо ограниченных присосок к боковой или брюшной поверхности хозяина, длинное же тело его торчит в сторону и благодаря особенностям своей окраски теряется среди конечностей креветки. На пле-

оподах и нижней поверхности брюшка *Sclerocrangon* пиявка откладывает коконы, каждый из которых содержит по одному яйцу. В коконе развивается молодая особь. Кокон может быть так много, что они сплошным желтовато-коричневым слоем покрывают нижнюю поверхность тела и плейопод хозяина. *Crangonobdella murmanica* является истинным паразитом: *Sclerocrangon* используется ею и как субстрат для откладки яиц, и как пища для взрос-

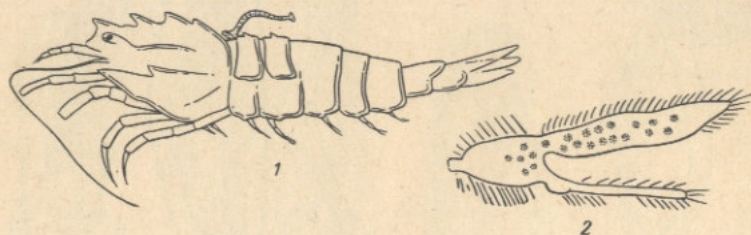


Рис. 42. *Crangonobdella murmanica*.

1 — *Sclerocrangon boreas* с пиявкой, прикрепившейся к спинной стороне тела; 2 — плейопода креветки с коконами пиявки.

лых особей. Даже во время линьки хозяина *Crangonobdella* не покидает его. Нам удалось наблюдать, как зараженный двумя пиявками *Sclerocrangon*, содержащийся в аквариуме, проделал линьку: сбросил с себя хитиновый покров, но не освободился от паразитов: на нем остались все те же две пиявки. Правда, на слиявшейся шкурке оставались коконы пиявки, и вылупившейся из них молоди пришлось, видимо, либо погибнуть, либо отыскивать нового хозяина. Морфология, анатомия и развитие *Crangonobdella murmanica* подробно были изучены Зеленским (1915, 1923).

Класс CRUSTACEA

Из паразитических *Crustacea* на бентических ракообразных Баренцева моря нами были обнаружены один вид *Corepoda*, один вид *Cirripedia* и 2 вида *Isopoda*.

Отряд COREPODA

Семейство CHONIOSTOMATIDAE

Choniostoma hansenii Giard et Bonnier, 1887 (рис. 43)

В районе исследования *Choniostoma hansenii* обнаружена на *Hetairus polaris* (0.3%), *Eualus gaimardi* (1.8%) и на *Spirontocaris spinus* (8.6%). Паразит этот подробно описывается в моногра-

фии Ганзена (Hansen, 1897). Описание снабжено прекрасными рисунками взрослой *Choniostoma* и стадий ее развития.

Ch. hansenii паразитирует в жаберной полости перечисленных креветок, вызывая при этом ненормальное развитие карапакса, на котором образуется флюсообразное вздутие, где и помещается паразит.

Наш материал по *Ch. hansenii* содержит как взрослых самок с яйцевыми мешками, которых насчитывается от 7 до 12, так и мо-

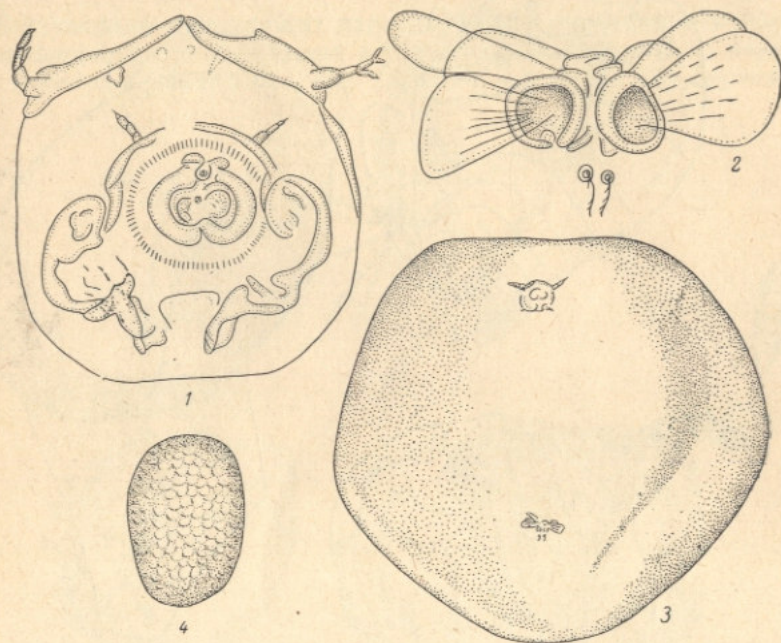


Рис. 43. *Choniostoma hansenii*.

1 — оральная область; 2 — половая область; 3 — самка; 4 — яйцевой мешок.

лодых паразитов на стадии, названной Ганзеном стадией куколки. Степень деформации карапакса зависит от размеров паразита, и обычно у тех креветок, у которых *Ch. hansenii* находится в стадии куколки, вздутие на нем не наблюдается.

Так же как и предыдущим авторам, имевшим дело с этим паразитом, нам ни разу не удалось обнаружить самца *Ch. hansenii*. Возможно, что он ведет свободный образ жизни и совокупление происходит еще до того, как самка оседет на хозяина.

Отряд ISOPODA

Семейство BOPYRIDAE

Bopyroides hippolytes (Kröyer, 1865) (рис. 44)

Bopyroides hippolytes в Баренцевом море встречается реже, чем *Choniostoma hansenii*. За все время исследования он был встре-

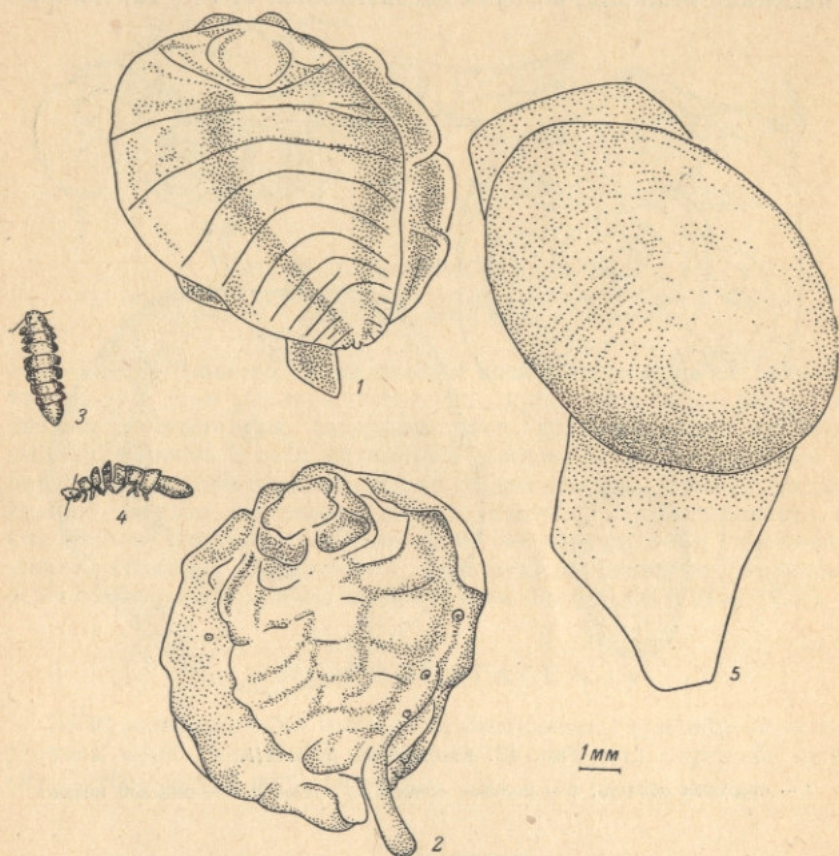


Рис. 44. *Bopyroides hippolytes*.

1 — самка со спинной стороны; 2 — самка с брюшной стороны; 3 — самец со спинной стороны; 4 — самец сбоку; 5 — вздутые сагарах креветки в результате паразитирования *Bopyroides hippolytes*.

чен всего 7 раз: 4 раза у *Hetairus polaris*, 2 раза у *Spirontocaris spinus* и 1 раз у *Eualus gaimardi*. Так же как и предыдущий вид, он паразитирует в жаберной полости креветок, но вздутые кара-

пакса креветок в случае паразитирования этого рака гораздо сильнее, так как сам паразит отличается более крупными размерами. Подробное описание *Bopyroides hippolytes*, сопровождаемое прекрасными иллюстрациями, можно найти в монографии Сарса по *Isopoda* (Sars, 1897). На рис. 44 дано изображение зрелой самки и карликового самца, сделанное по оригинальным материалам.

Phryxus abdominalis (Kröyer, 1865) (рис. 45)

В отличие от предыдущих паразитических ракообразных *Phryxus abdominalis* прикрепляется к базальной части одной из передних плеопод креветки так, что тело его находится под передней

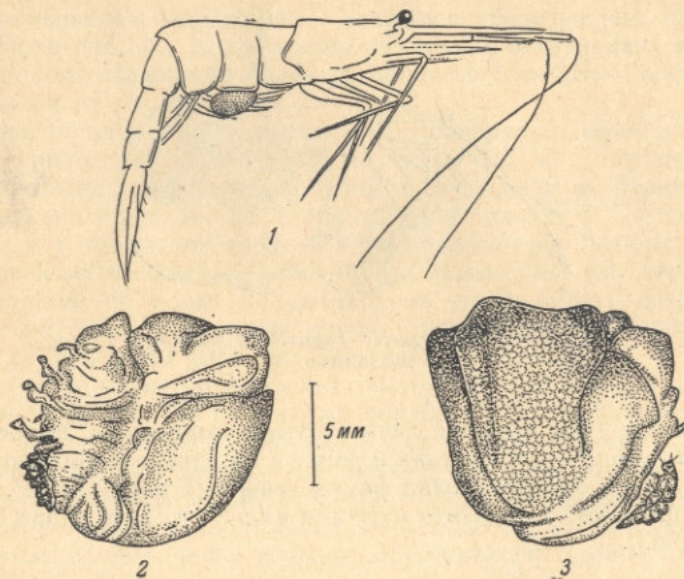


Рис. 45. *Phryxus abdominalis*.

1 — креветка с прикрепленным к ее плеоподам *Phryxus abdominalis*; 2 — самка *Phryxus abdominalis* с сидящим на ней карликовым самцом с брюшной стороны; 3 — то же со спинной стороны.

частью метазомы хозяина. Асимметричная крупная самка несет на себе карликового самца. В исследованном районе паразит этот попадался нам на *Pandalus annulicornis*, *Hetairus polaris*, *Spirontocaris spinus*, *Sp. turgida* и *Eualus gaimardi*. Зараженность креветок *Phryxus abdominalis* колеблется от 0.4 до 4.2%. Описание и изображение этого паразита также дано в монографии Сарса (Sars, 1897).

Peltogaster paguri Rathke, 1825 (рис. 46)

Этот паразит, принадлежащий к подотряду *Rhizocephala*, встречался нам не очень часто. В исследованном районе он попался всего у 5 из 1284 вскрытых *Pagurus*.

Ярко-оранжевое тело его в виде мешка помещается сбоку брюшка рака-отшельника. Короткий стебель соединяет тело с вет-

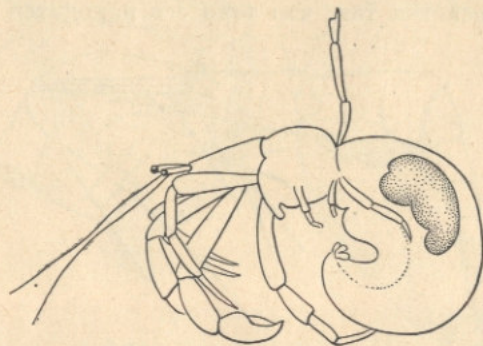


Рис. 46. *Peltogaster paguri* на раке-отшельнике.

вящимися внутри хозяина зеленоватыми корневыми выростами. *Peltogaster paguri* — известная и ранее в Баренцевом море форма — упоминается в определителях фауны северных морей СССР. Жизненный цикл этого паразита известен из работы Рейнхарда (Reinhard, 1942).

II. МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ ПАРАЗИТОВ БЕНТИЧЕСКИХ РАКООБРАЗНЫХ

Второй задачей, которую мы перед собой ставили, было выявить некоторые закономерности в распределении паразитов ракообразных. Естественно, что такие закономерности мы могли подметить лишь в отношении наиболее массовых видов паразитов.

В настоящей части мы попытаемся на основании имеющегося у нас материала выявить зависимость степени зараженности ракообразных от сезона, местообитания хозяина, возраста и пола последнего.

А. ИЗМЕНЕНИЕ ЭКСТЕНСИВНОСТИ И ИНТЕНСИВНОСТИ ЗАРАЖЕНИЯ РАКООБРАЗНЫХ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ ВОЗРАСТА

Одним из существенных факторов, определяющих степень зараженности хозяина — ракообразного, является его возраст. Выведенное В. А. Догелем правило об усилении степени инвазии с возрастом подтверждается и нашим материалом по возрастным различиям в зараженности ракообразных.

Действительно, у *Gammarus locusta* совершенно четко с возрастом хозяина возрастает и зараженность его метациркуляриями *Podocotyle atomon*.

По мере увеличения размеров гаммаруса, которое нужно считать функцией возраста, увеличивается как интенсивность, так и экстенсивность заражения. Сказанное подтверждает приведенный ниже рис. 47, отражающий изменение экстенсивности и интенсивности заражения баренцевоморских *Gammarus locusta* в зависимости от их размеров.

Если экстенсивность заражения гаммарусов, принадлежащих к размерной группе от 4 до 10 мм, всего 32.9%, то процент заражения особей из размерной группы от 10 до 20 мм равен уже 65, а в размерной группе от 30 мм и выше уже 91.8. То же наблюдается и в отношении средней интенсивности заражения, которая у первой из названных нами групп равна 1.9, у второй 4.1, а у третьей 10.4 экз. Максимальное число цист, встречаемое у особей этих размерных групп, возрастает последовательно от 10 до 38 и до 80 цист у особей третьей группы.

Та же закономерность может быть отмечена и в зараженности крабов *Puys araneus* личинками скребней. Если объединить крабов в определенные возрастные группы, то оказывается, что чем старше краб, тем выше экстенсивность и интенсивность его заражения. Крабы в возрасте от одного года (по данным Кузнецова в этом возрасте длина карапакса крабов не превышает 40 мм) заражены слабее, чем в возрасте двух-трех лет (длина карапакса 40—60 мм). Всего же сильнее заражение крабов, достигших половозрелости, которая наступает на третьем году жизни, когда длина карапакса составляет 60—130 мм (табл. 6).

Зависимость степени заражения крабов личинками скребней от возраста чрезвычайно наглядно видна из следующего факта.

Среди взрослых крабов (сюда мы причисляем таких, которые уже спустились в сублитораль) попадались крабы с чистым панцирем и особи с панцирями, покрытыми литотамнием с осевшими на них баянусами и полихетами (*Spirorbis*, *Pomatocerres*, *Chitinopoma*). Оказалось, что существует связь между состоянием панциря и степенью заражения. Чем больше обрастание панциря, тем сильнее зараженность крабов личинками скребней. Зависимость эта выступает с таким постоянством, что по внешнему

Таблица 6

Зараженность различных размерных групп *Hyas araneus* личинками скребней

Размерная группа (длина карапакса в мм)	Приблизительный возраст размерной группы (в годах)	Количество особей в размерной группе	Зараженность (в %)	Интенсивность заражения (в экз.)
Самки:				
10—40	До 1	62	8	2
40—60	2—3	69	28.9	2.3
60—110	Более 3	165	86.6	8.4
Самцы:				
10—40	До 1	77	5.2	1.5
40—50	2—3	59	23.7	1.5
50—130	Более 3	202	57.9	4

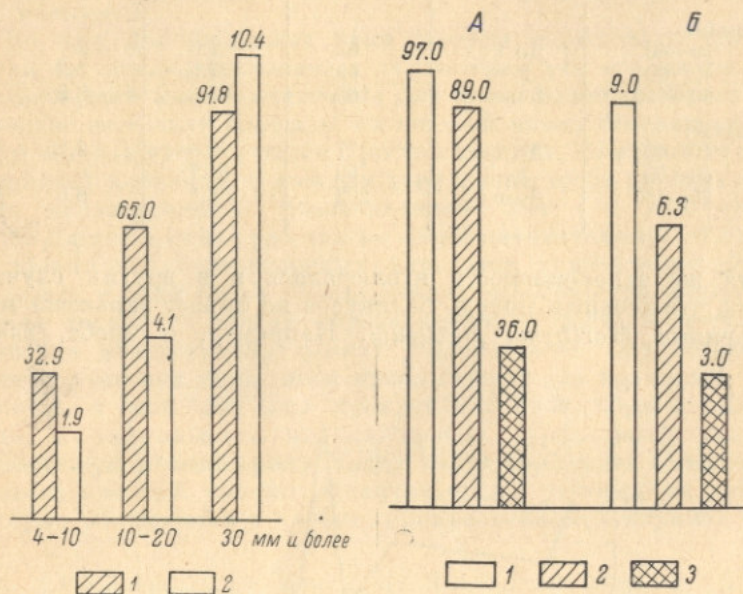
виду краба можно безошибочно определить, сильно или слабо он заражен. Следует оговориться, что эта зависимость особенно четко выступала у самок. Самцы, в силу того что они не спускаются в сублитораль так глубоко, как самки, не попадают в зону распространения литотамния. Панцирь их обычно более или менее чист, оседают на нем лишь полихеты и баянусы. Поэтому самцов трудно разбить на четкие категории по степени зарастания панциря.

Совершенно очевидно, что панцирь с поселившимися на нем баянусами 2—3-летнего возраста не может принадлежать крабу моложе этих же лет. Если же такой панцирь образовался в результате нескольких последовательных линек, тогда несомненно, что краб, носящий его, должен быть еще старше.

Следует также отметить, что и пластинка литотамния обладает определенной скоростью роста и что для покрытия литотамнием всего панциря требуется известный промежуток времени.

Все это заставляет считать, что крабы с сильно заросшим панцирем принадлежат к числу старых особей, а сильное зарастание панциря, всего вероятнее, указывает на время, прошедшее с их последней линьки, и косвенно является свидетельством значительного возраста краба. Как видно из приведенной ниже диаграммы (рис. 48), если разбить крабов на 3 категории в зависимости от состояния их панциря, отнеся к первой категории крабов с панцирем, сплошь заросшим литотамнием с сидящими на нем полихетами и баянусами, ко второй категории — крабов, на панцире которых мелкие пятна или крапинки литотамния и спирорбисы, и к третьей категории — крабов с совершенно чистым панцирем, то оказывается, что особи первой категории заражены всего сильнее, а третьей — всего слабее. Как показал анализ состава этих групп, основную массу третьей категории состав-

ляют более молодые крабы, недавно перешедшие в сублитораль и или еще не достигшие половой зрелости, или приступившие к размножению впервые, о чем свидетельствуют состоящие гонады и небольшие размеры крабов, входящих в состав этой категории (в среднем длина карапакса 65 мм). Особи второй категории имеют более крупные размеры (в среднем 82 мм), чем особи третьей категории, но более мелкие, чем особи первой категории (в сред-

Рис. 47. Зависимость степени заражения *Gammarus locusta* от их размеров.

1 — зараженность (в %); 2 — интенсивность заражения (в экз.).

Рис. 48. Процент и интенсивность заражения *Hyas araneus* при разном состоянии их панциря.

А — зараженность (в %); Б — интенсивность заражения (в экз.); 1 — первая категория; 2 — вторая категория; 3 — третья категория.

нем 90 мм) — наиболее старые. В состав второй и третьей категорий входит также небольшое количество недавно полинявших крупных крабов, которые должны быть отнесены к особям старших возрастов. Но, видимо, в связи с тем что в период линьки активность крабов, естественно, понижается, уменьшается количество потребляемой пищи и интенсивность заражения их в этот период не возрастает, они оказываются менее зараженными, чем их сверстники, давно не линявшие, и присутствие их в указанных группах не влияет на общую закономерность.

Также закономерно с возрастом краба повышается и зараженность его метацеркариями *Microphallus excellens* (табл. 7, рис. 49).

Таблица 7

Зараженность различных размерных групп *Hyas araneus* метацирками *Microphallus excellens*

Размерная группа (длина карапакса в мм)	Приблизительный возраст размерной группы (в годах)	Количество особей в размерной группе	Зараженность (в %)	Интенсивность заражения (в экз.)
Самки:				
10—40	До 1	62	1.6	2
40—60	2—3	69	27.5	5.3
60—110	Более 3	165	62.2	8.6
Самцы:				
10—40	До 1	77	10.4	2.25
40—50	2—3	59	21.7	6
50—130	Более 3	202	62.1	8.6

Эти же закономерности наблюдались и в других случаях. Только что осевшая молодь баянусов не бывает заражена метацирками *Maritrema gratiosum*. Например, в пробе, взятой

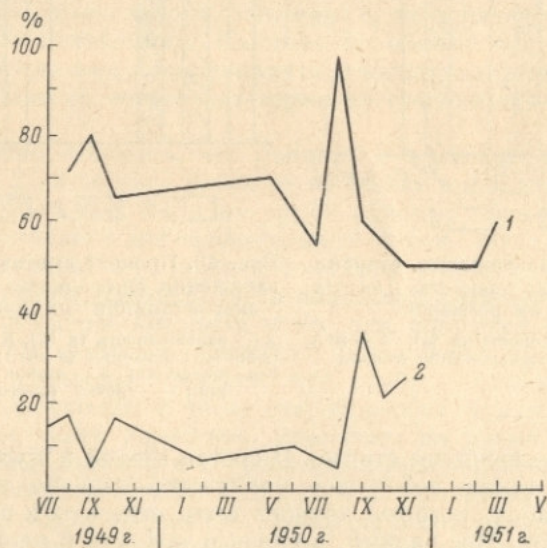


Рис. 49. Зараженность (в %) половозрелых крабов (1) и их молоди (2) метацирками *Microphallus excellens* в сезонном аспекте.

с каменистой россыпи, 100 только что осевших баянусов с одного камня не были заражены вовсе, тогда как баянусы в возрасте от 3 до 7 лет, снятые с этого же камня, оказались заражен-

ными на 49%. Подметить повышение зараженности от года к году у баянусов не удастся. Баянусы от 2—3 лет и более старшего возраста могут иметь одинаковую интенсивность заражения. Связано это с тем, что сами баянусы — животные многолетние, сидячие паразиты же их (как это будет доказано ниже) — однолетние формы. Таким образом, в течение года происходит очищение баянусов от паразитов возрастом старше года и заражение их новыми.

Во всех рассмотренных нами случаях паразиты в принципе могли бы заражать хозяина с первого же дня его жизни, если бы последний имел достаточные для этого размеры. Имеет здесь значение не только площадь, на которой может поселиться паразит и которая увеличивается с ростом хозяина, но и частота встреч паразита с хозяином. С каждым днем жизни особи хозяина шансы быть инвазированной увеличиваются. Все это уже отмечал В. А. Догель в своих работах по общей паразитологии. В отличие от только что перечисленных паразитов турбеллярия *Monocelis oofaga* в силу своих биологических особенностей может поселиться только на особях определенного возраста и встречается лишь на половозрелых самках *Hyas araneus*. Это совершенно понятно, так как икра самок краба служит для нее пищей и субстратом, к которому она прикрепляет свои коконы. Должно быть, с вылуплением молоди крабов турбеллярии покидают выносившую молодь самку *Hyas* и ведут свободный образ жизни. К этому времени, видимо, заканчивается и развитие их личинок, которые помещаются в коконе, прикрепленном к икринке краба.

Б. СЕЗОННОСТЬ ЗАРАЖЕНИЯ РАКООБРАЗНЫХ

Материал по паразитам ракообразных собирался нами в течение круглого года, что дало нам возможность проанализировать изменения зараженности в сезонном аспекте.

Колебания в зараженности *Gammarus locusta* метацирками *Podocotyle atomon* выражаются в резких изменениях процента заражения на протяжении года. Кривая заражения носит характер сильно изломанной линии. При этом в каждом отдельном пункте сбора материала колебания зараженности происходят несколько по-разному.

Как показали наблюдения, они теснейшим образом связаны с половым циклом самих гаммарусов, с изменениями, происходящими в составе популяции хозяина.

В Баренцевом море *G. locusta* в течение года дает 2, а иногда 3, четко обозначенных генерации (Кузнецов, 1953, 1956). В популяции поэтому получается сложное смешение различных поколений и возрастов. В каждом обособленном по своим микроэкологическим условиям участке литорали появление новых поколений и вымирание старых происходит в различное время.

Поэтому, чтобы понять с чем связаны сезонные повышения и понижения зараженности *Gammarus*, нужно проследить, как изменяется от сезона к сезону состав популяции гаммарид, и проанализировать, как сказываются эти изменения на зараженности последних.

По материалам, собранным на илисто-песчаном пляже в закрытом участке литорали Восточного Мурмана в июле 1948 г.,

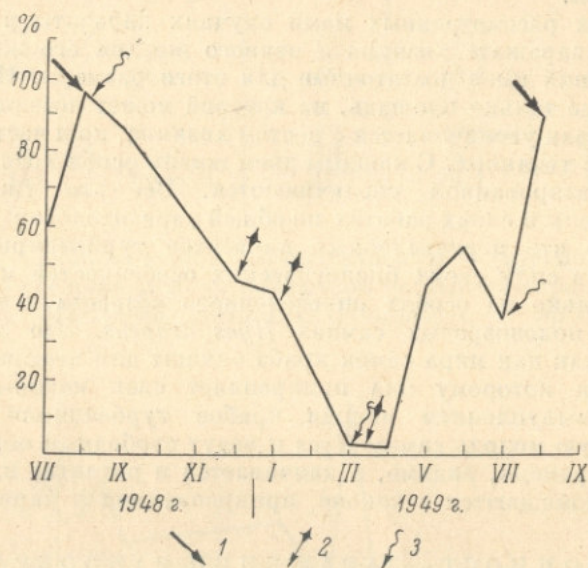


Рис. 50. Зараженность популяции *Gammarus locusta* метацеркариями *Podocotyle atomon* и изменение количества молоди в составе популяции в зависимости от времени взятия пробы.

1 — массовый выход церкариев; 2 — вымирание старых особей; 3 — появление молоди.

процент заражения *Gammarus locusta* метацеркариями *Podocotyle atomon* был невелик (рис. 50). В состав популяции входила молодь, родившаяся в апреле—мае, часть которой еще совершенно не была заражена. Среди особей, принадлежащих к размерной группе от 6 до 8 мм, зараженных вообще не встречалось. С июля по август происходила интенсивная линька гаммарусов. В этот же период происходит и выход церкариев из литорин. Оба эти обстоятельства являются причиной резкого повышения процента заражения гаммарусов в августе. В этом месяце к популяции присоединяется значительное количество молоди летнего поколения, которая благодаря высокой скорости роста к сентябрю уже занимает почти все размерные группы, вытесняя старое, в боль-

шинстве своем уже сильно зараженное поколение, чем и обуславливается падение зараженности в сентябре до 47%. Дальше происходит постепенное отмирание особей старого поколения (в течение зимних и весенних месяцев 1949 г. наблюдалось падение численности *G. locusta*).¹

Так как отмирают в первую очередь наиболее старые, а следовательно, и наиболее зараженные особи, то процент заражения падает в декабре и январе. В марте появляется новая молодь, которая в силу высокой скорости роста в течение второй половины марта и первой половины апреля занимает уже почти все возрастные группы. В этот период происходит почти полная смена популяции, с чем связано резкое снижение процента заражения до 3.1 и 2.7. От мая к июню процент заражения постепенно вновь повышается за счет заражения еще лишенной паразитов молоди. Следующая новая генерация появляется в июле, причем некоторое время она держится в зарослях десмарестии и, только достигнув уже довольно крупных размеров, присоединяется к популяции взрослых. Поэтому, несмотря на то что в июле нет очень мелких особей, процент заражения несколько снижается за счет присоединения к популяции незараженных особей, пришедших из зарослей десмарестии. В летние месяцы (июле и августе) 1949 г., как и в 1948 г., вновь наблюдается наиболее массовый выход церкариев из литорин, за счет чего процент заражения опять очень резко повышается в августе. На основании наблюдений за 1948—1949 гг. мы имеем право утверждать, что и в 1950—1952 гг. колебания зараженности теснейшим образом зависят от изменений в составе популяции гаммарусов, связанных либо с присоединением молоди, либо с вымиранием старых особей, и, таким образом, заметные закономерные колебания степени зараженности гаммарусов в разное время года не являются сезонными в обычном употреблении этого термина. Они по существу отражают изменения возрастного состава популяции от сезона к сезону и совпадают с возрастными различиями в зараженности вида.

На другом участке литорали, подверженном сильным колебаниям солености, — илисто-песчаном пляже кутовой части губы — изменение процента заражения происходит несколько иначе, что связано с различиями в годовых циклах самих гаммарид в сравниваемых пунктах наблюдений. Здесь к началу июля все взрослые гаммарусы в популяции уже заражены, но к популяции как раз в это время присоединяется молодь размером от 4 до 8 мм, которая остается незараженной. Последнее обстоятельство объясняется, видимо, тем, что в этот период еще не имеет места выход церкариев из литорин. Число незараженных молодых гаммарусов указанной выше группы в июле составляет всего 3% к об-

¹ Материал за зиму и весну 1949 г. был собран лабораторией гидробиологии МБС и любезно предоставлен нам.

щему числу вскрытых особей. В августе наблюдается иная картина: к этому времени молодь, прикнувшая к популяции в июле, уже успевает подрасти, переходит в следующие размерные группы, однако по-прежнему остается незараженной за отсутствием зрелых церкариев. Но в конце июля—начале августа к популяции присоединяется новая партия молодки. И, таким образом, число незараженных гаммарусов все возрастает, достигая в августе 19.5% к общему числу вскрытых особей. В течение августа происходит массовый выход церкариев, которые, покинув литорин, внедряются в гаммарусов. Вследствие этого в сентябре почти все молодые гаммарусы оказываются уже зараженными. Отсюда следует, что снижение процента заражения в августе происходит благодаря присоединению к популяции молодки и что за счет заражения последней, зараженность гаммарусов резко повышается в сентябре, что видно из следующего:

	Число исследованных особей	Зараженность (в %)
Июль	123	72.3
Август	58	44.8
Сентябрь	59	91.5

Суммируя сказанное, можно сделать вывод, что сезонные колебания зараженности в данном случае теснейшим образом связаны с половым циклом хозяина, с его биологией. Кроме того, имеет значение и время выхода церкариев из литорин.

Видимо, такой тип сезонных изменений зараженности характерен для ракообразных с одногодичным циклом развития.

Изменения в составе их популяции на протяжении года проявляются более резко, чем у многолетних видов (рис. 51).

В зараженности *Balanus balanoides* метацеркариями *Maritrema graciosum* в течение года и от года к году в одном и том же пункте наблюдений не отмечается резких колебаний экстенсивности и интенсивности заражения. Это и понятно: *Balanus balanoides* животное сидячее, многолетнее, состав его популяции на одной площадке сбора материала не меняется. Однако и в зараженности баянуса удается подметить сезонные изменения.

Как уже говорилось в систематической части, среди цист с метацеркариями *Maritrema graciosum* попадаются и мелкие, и крупные цисты. В одной особи баянуса, промежуточного хозяина этих трематод, иногда можно наблюдать целую серию цист переходных размеров, от самой маленькой, еще тонкостенной, молодой (0.17 мм), до крупной (0.38 мм). Заканчивается такой ряд наиболее крупными цистами (0.4 мм), внутри которых метацеркарий уже погиб и мацерировался, достигнув своего предельного возраста. Факт этот, на наш взгляд, доказывает, что размеры цист отражают возраст паразита. Последний, видимо, имеет одногодичный цикл развития, что подтверждается отсутствием ак-

кумуляции паразита с возрастом баянуса (см. раздел о зависимости зараженности от возрастных различий). В составе популяции метацеркариев поэтому в течение года происходят непрерывные изменения: появление свежего заражения, внедрение новой порции церкариев в баянусов влечет за собой увеличение количества мелких цист; достигнув предельного возраста, цисты погибают, и тем самым снижается количество крупных цист в популяции паразита и т. д.

Таким образом, в составе популяции самого паразита с одногодичным циклом развития можно подметить некоторые закономерные сезонные изменения.

Из приведенной ниже табл. 8 видно, как от месяца к месяцу изменяется в одном из пунктов наблюдения количество крупных и мелких особей в составе популяции паразита.

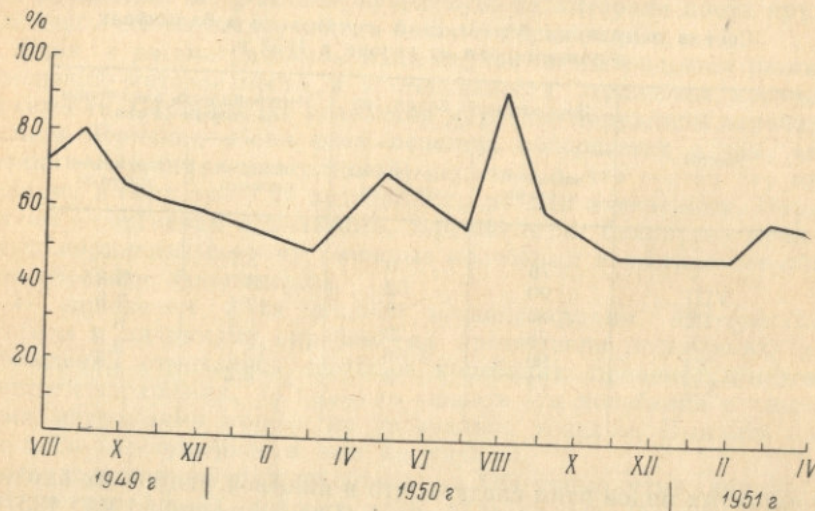


Рис. 51. Зараженность в (%) *Gammarus locusta* метацеркариями *Podocotyle atomon* в различные годы и в разные сезоны года.

Наибольшее количество только что инцистированных метацеркариев наблюдалось нами в мае—июне и в ноябре—декабре. Несомненно, что для того чтобы подробно разобраться в причинах таких колебаний, необходимо связать данные по заражению баянусов с данными по биологии окончательного и первого промежуточного хозяев, а также со временем созревания и выхода церкариев. К сожалению, в данном случае расшифровка этих фактов не может быть доведена до конца, так как первый промежуточный хозяин *Maritrema graciosum* до сих пор неизвестен. Кроме того, дело осложняется и наличием у данного паразита довольно большого количества окончательных хозяев с раз-

личным образом жизни, по биологии которых у нас нет достаточно полных сведений.

Для исследуемого района основным окончательным хозяином, обнаруживающим наибольшую зараженность указанным паразитом (Белопольская, 1953), является кулик морской песочник *Calidris maritima*. На втором месте следует поставить камнешарку *Arenaria interpres*. В зарубежной литературе (Nicoll, 1907, 1909) в качестве окончательного хозяина упоминается еще и *Larus argentatus*. Возможность паразитирования *M. graciosum* у *L. argentatus* и *L. marinus* доказывается также нашими опытами и опытами М. М. Белопольской (1953) по искусственному заражению этих птиц *Maritrema graciosum*. Из данных о питании

Таблица 8

Состав популяции *Maritrema graciosum* в баянусах в зависимости от сезона в 1952 г.

Месяц	Зараженность баянусов (в %)		Интенсивность заражения баянусов (в экз.)	
	мелкими цистами	крупными цистами	мелкими цистами	крупными цистами
V	76	0	3.7	—
VIII	90	32	23	5.2
IX	86	18	12.1	1.9
X	76	22	6.8	8
XI	90	38	18	9.2
XII	72	8	6.2	1.7

упомянутых видов птиц следует, что в пищевой рацион их входит то или иное количество баянусов (Белопольский, 1941, 1957). Возможность же связать сроки появления свежего заражения у баянусов со временем прилета птиц затрудняется тем, что все эти птицы появляются на литорали в разное время, и точные сроки питания их на литорали нам неизвестны. Кулик морской песочник (Белопольский, 1941) с мая до конца августа на литорали отсутствует, так как в эти месяцы он гнездится в тундре. В течение же зимы он в больших количествах встречается по всему мурманскому побережью.

Камнешарка (Белопольская, 1952б) прилетает на острова в конце мая, гнездится в тундровых участках островов и материка (сроки насживания нам неизвестны), а зимой улетает в Африку и Южную Америку. *Larus marinus* прилетает на гнездовье в апреле (Белопольская, 1952б), а в сентябре откочевывает к местам зимовки (средиземноморское побережье Африки). *Larus argentatus*

прилетает на гнездовье в конце марта, приступает к гнездованию в начале—середине мая, а в сентябре летит к южным берегам Европы.

Таким образом, оказывается, что в жизни каждого из видов птиц есть периоды, когда они питаются на литорали, и периоды, когда они на литорали отсутствуют; поэтому в распространении яиц *M. graciosum* каждым видом птиц по литорали должна существовать порционность. Результатом того, что заражение баянусов происходит порциями, является, по-видимому, тот неинтересный факт, что обычно в одной особи баянуса цисты разделяются на две более или менее четкие размерные группы (от 0.23 до 0.25 мм и от 0.35 до 0.38 мм).

Однако, благодаря тому что сроки прилета на литораль и отлета с литорали перечисленных птиц различны, первичный источник заражения *M. graciosum* существует на литорали почти круглый год с небольшими, может быть, перерывами.

Итак, в рассматриваемом нами случае не наблюдается резких изменений интенсивности и экстенсивности заражения хозяина по сезонам. Сезонные же колебания в составе популяции паразита налицо. Причина обоих этих явлений заключается в том, что хозяин — организм многолетний, сидячий и что состав его популяции в силу этого не подвергается резким изменениям. Паразит же — организм однолетний, заражение им баянусов происходит порциями, поэтому сезонные колебания в составе популяции паразита закономерны.

В заражении *Hyas araneus* метацеркариями *Microphallus excellens* и личинками скребней на протяжении нескольких лет наблюдений отмечались сезонные колебания процента и интенсивности заражения, но попытки связать эти колебания с сезонными миграциями крабов не увенчались успехом. Выявить какие-либо закономерности нам не удалось.

Это до некоторой степени объяснимо. Обе упомянутые личинки — многолетние формы, поэтому краб, заразившись, уходит в сублитораль и опять появляется на литорали с теми же особями паразитов.

Заметить закономерные различия в составе популяции паразитов по сезонам, благодаря тому что они многолетние и мы не умеем определять возраст личинок, невозможно, так как, кроме сезонных колебаний, тут примешиваются еще и годовые колебания, вызванные различными условиями заражения в каждом данном году. Уловить сезонные колебания в составе популяции краба очень трудно, так как сам краб тоже многолетняя форма и в популяции имеются особи самых разных возрастов, определить которые точно по годам нельзя. Возможно, что линька и размножение у разных поколений происходит в различные сроки, поэтому и заражаются они не одновременно. Все это чрезвычайно усложняет картину.

Итак, в результате рассмотрения приведенных примеров можно сделать следующие выводы:

1. В том случае, когда и паразит, и хозяин имеют одногодичный цикл, можно заметить резкие сезонные изменения экстенсивности и интенсивности заражения популяции хозяина и выявить общие принципы этих изменений.

2. В том случае, если хозяин — многолетняя, сидячая форма, а паразит имеет одногодичный цикл, сезонные колебания в зараженности скрыты: экстенсивность и интенсивность заражения хозяина почти неизменны, но закономерно от сезона к сезону изменяется состав популяции паразита, и закономерности эти можно выявить, имея достаточно материала по циклу паразита и по биологии хозяев.

3. В том же случае, когда и сам паразит, и хозяин — многолетние формы, выявить закономерность в сезонных колебаниях зараженности не удастся.

В. ЗАВИСИМОСТЬ СТЕПЕНИ ЗАРАЖЕНИЯ ОТ ПОЛА РАКООБРАЗНОГО

В некоторых случаях представители разных полов одного и того же вида ракообразных заражаются определенными паразитами в разной степени.

Совершенно понятно, что *Monocelis oofaga*, питающаяся икрой крабов и устраивающая на икринках коконы, встречается только у самок *Hyas araneus*. На Восточном Мурмане они встречаются у 100% самок этих десятиногих и вовсе не селятся на самцах.

Самки *Hyas araneus* сильнее, чем самцы, заражаются и личинками скребней. При вскрытии крабов, пойманных в ловушку, поставленную в прибрежной зоне сублиторали, всегда можно было безошибочно сказать, что у самок будет больше паразитов данного вида, чем у самцов, особенно по количеству паразитов в одной особи краба. Табл. 9 дает представление о разнице в зараженности личинками скребней половозрелых самцов и самок *Hyas araneus*.

Таблица 9

Зараженность самцов и самок половозрелых крабов личинками скребней

Пол	Количество особей	Зараженность (в %)	Средняя интенсивность заражения (в экз.)	Максимальное число личинок в одной особи
Самцы	192	55.7	3.92	19
Самки	164	80.4	7.46	68

То же сравнение, проведенное в отношении сеголетков, еще не спускавшихся в сублитораль, дает иные результаты: различия в зараженности самцов и самок почти нет, они настолько малы, что при статистической обработке оказываются недостоверными. Это вполне естественно, так как неполовозрелые особи, как самцы, так и самки, на литорали живут совместно, и образ их жизни в это время одинаков. В первое лето своей жизни и тот, и другой пол регулярно проделявают линьки и держатся в одних и тех же местах на литорали; интенсивность питания самцов и самок этого возраста, видимо, тоже одинаковая.

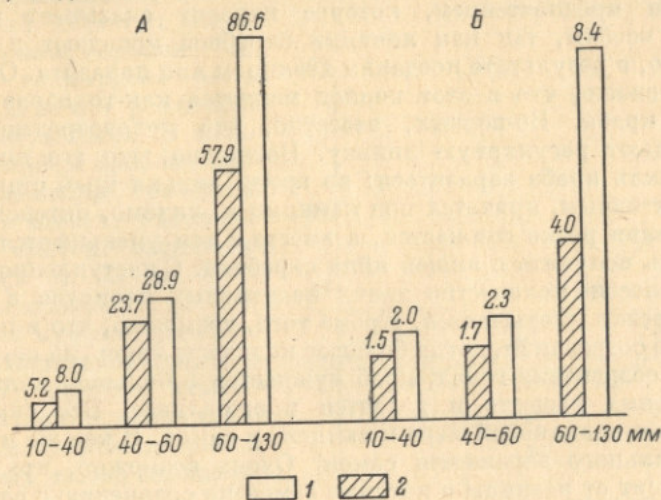


Рис. 52. Зависимость заражения разных размерных групп *Hyas araneus* личинками скребней от пола ракообразного.

А — зараженность (в %); Б — интенсивность заражения (в экз.); 1 — зараженность самок; 2 — зараженность самцов.

Пытаясь разгадать причину половых различий в зараженности старших возрастов крабов, мы разбили самцов и самок на узкие размерные группы и сравнили между собой зараженность этих групп особей. Оказалось, что различие в заражении самцов и самок наблюдается, только начиная с размерной группы 60—70 мм. Поскольку же период половой зрелости у крабов начинается как раз тогда, когда они достигают 50 (самцы)—60 (самки) мм, можно думать, что именно половое созревание вызывает различия в образе жизни полов, благодаря которым самка получает большую возможность быть зараженной личинками скребней.

Если мы посмотрим на приведенную диаграмму (рис. 52), то увидим, что различия в заражении крабов, входящих в размерные группы от 10 до 60 мм настолько незначительны, что при статистической обработке оказываются недостоверными.

Какими же особенностями, по данным В. В. Кузнецова (1953, 1956), характеризуются крабы этой последней группы? Размеры от 10 до 40 мм характерны для крабов-сеголетков, живущих на литорали, а, как уже отмечалось, образ жизни и самцов, и самок таких крабов одинаковы. Для крабов 2—3-летнего возраста характерны размеры самцов от 40 до 50 мм и самок до 60 мм. На третьем году жизни крабы уже достигают половой зрелости. Из приведенной диаграммы (рис. 52) видно, что с наступлением зрелости обоих полов крабов как процент, так и интенсивность их заражения особенно резко повышаются. Этот факт не может быть объяснен предпочтением, которое паразит оказывает половозрелым особям, так как личинки скребней попадают в крабов пассивно, в результате поедания хозяином яиц паразита. Остается предположить, что в этот период меняется как-то образ жизни самого краба. Во-первых, известно, что половозрелые крабы прекращают регулярную линьку. Возможно, что это повышает способность краба заразиться: во время линьки краб становится менее активным, прячется под камнями и, видимо, интенсивность его питания резко снижается, а вместе с тем уменьшается и возможность получить с пищей яйца скребней. С наступлением половой зрелости количество таких неактивных периодов в жизни крабов резко уменьшается. Кроме того, возможно, что в периоды полового созревания, когда большее количество энергии организма идет на созревание гонад, краб нуждается в большом количестве питательных веществ и делается прожорливее. Все сказанное касается в одинаковой мере и самцов, и самок. В чем же причина более сильного заражения самок? Очень возможно, что различие зависит от разницы в питании самок по сравнению с самцами: либо в различном количестве потребляемой ими пищи, либо в неодинаковом составе пищи. И это способствует большему заражению самок по сравнению с самцами.

Другие изучаемые паразиты заражают оба пола ракообразных в одинаковой степени. В одних случаях это связано, видимо, с одинаковым образом жизни у самцов и самок данного вида ракообразных. В других случаях, как например, в случае паразитирования метацеркарий *Microphallus excellens* у крабов *Hyas araneus*, в силу особенностей самого паразита, внедрение которого в краба происходит активно, оба пола заражаются одинаково, несмотря на то, что доказанные различия в биологии самцов и самок хозяина.

Г. ВЛИЯНИЕ НА ЗАРАЖЕННОСТЬ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ ХОЗЯИНА

Степень зараженности ракообразных очень сильно зависит от места их обитания.

В отношении *Gammarus locusta*, еще во время работы на Белом море, нами было подмечено, что в местах с сильным прибоем

процент заражения их метацеркариями *Podocotyle atomon* значительно снижается. В одной из губ карельского берега Белого моря, в закрытой ее части, процент заражения равнялся 70, тогда как при выходе из этой губы, где прибой был очень силен, зараженность равнялась нулю. *Littorina*, служащие первым промежуточным хозяином *Podocotyle atomon*, в этом месте тоже оказались не заражены церкариями последнего.

Исследуя различные точки мурманского побережья, характеризующиеся разной удаленностью от моря и постепенным снижением степени прибойности, мы получили ту же зависимость. В точке, где прибой достигал значительной силы, процент заражения гаммарусов колебался от 2 до 8 в различные месяцы наблюдения. В точке с более слабым прибоем процент заражения равнялся 22—26; в местах, защищенных от прибоя, заражение колебалось от 62 до 100% (материал собирался во всех указанных пунктах одновременно). По данным Г. К. Чубрик (1957), процент заражения литторин церкариями *Podocotyle atomon* в прибойных местах также снижается (рис. 53).

Видимо, прибоем быстрее выносятся яйца этих трематод и затрудняется внедрение мирацидиев в литторин, а церкарии в гаммарусов, чем и обусловлено снижение зараженности.

Другим примером влияния условий местообитания хозяина на степень его инвазированности может служить различие в зараженности разных популяций *Hyas araneus* присущими им паразитами. В Баренцевом море имеются две совершенно различные по своему образу жизни популяции этих крабов. Одна из них — популяция прибрежной зоны, которая совершает сезонные миграции с литорали в сублитораль и обратно; другая — популяция открытого моря, глубоководная популяция, которая на литорали не появляется вовсе, а держится все время на глубинах 70—250 м (Кузнецов, 1953, 1956).

При изучении паразитофауны этих двух обособленных групп крабов оказалось, что особи первой из них заражаются мета-

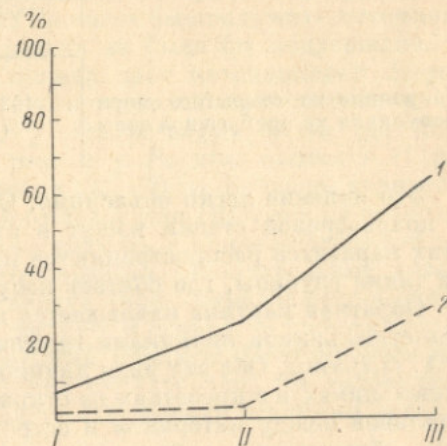


Рис. 53. Зависимость заражения *Gammarus locusta* (1) и *Littorina saxatilis* (2) личиночными стадиями *Podocotyle atomon* от силы прибоя (август 1948 г.). I — наиболее прибойный участок; II — участок с менее сильным прибоем; III — участок наибольшего затишья.

церкариями *Microphallus excellens* (от 4.2 до 91.3%, при интенсивности, доходящей иногда до 1900 цист) и личинками скребней (от 5.3 до 99.9% при интенсивности, доходящей до 68 экземпляров), тогда как особи второй группы, добытые нами с глубин от 90 до 225 м, совершенно лишены этих паразитов (табл. 10).

Таблица 10

Зараженность крабов различных популяций

	Количество особей	Средняя интенсивность заражения (в %)	
		метацеркариями <i>M. excellens</i>	личинками скребней
Популяция из открытого моря	153	0	0
Популяция из прибрежной зоны	837	37.2	48.5

Это явление легко объяснимо. Оба указанных вида паразитов в половозрелой стадии живут в птицах. Естественно, что яйца этих паразитов распространяются на литорали и не могут попасть на такие глубины, где обитает популяция открытого моря.

Обратная картина наблюдается в зараженности креветок и раков-отшельников личинками круглых червей *Ascarophis morrhuae* и *A. filiformis*. Оба эти вида личинок попадают только в раках-отшельниках и в креветках из открытого моря или же из глубоких проливов между материком и островами (табл. 11). У ракообразных, обитающих в губах, они совершенно не встречаются.

Таблица 11

Зараженность личинками *Ascarophis* ракообразных из открытого моря и глубоких проливов

Хозяин	Число вскрытий	Зараженность личинками			
		<i>A. filiformis</i>		<i>A. morrhuae</i>	
		интенсивность заражения (в %)	интенсивность (в экз.)	интенсивность заражения (в %)	интенсивность (в экз.)
<i>Pagurus pubescens</i>	247	—	—	6.0	3.7
<i>Hetairus polaris</i>	1040	5.8	1.4	0.3	1.0
<i>Eualus gaimardi</i>	469	0.9	1.25	—	—
<i>Spirontocaris spinus</i>	261	—	—	1.9	1.0
<i>Pandalus borealis</i>	600	—	—	0.2	4.0

В таком типичном жителе прибрежной зоны, как *Spirontocaris turgida*, нематоды не были встречены вовсе, между тем близко

родственный ему *Sp. spinus*, обитатель открытого моря, служит промежуточным хозяином для обоих видов *Ascarophis*. Распространение последних в губах невозможно по ряду причин. С одной стороны, и тот, и другой вид нематод паразитируют только во взрослых рыбах (в треске и в пикше), которые держатся в открытом море. Следовательно, в губах нет первичного источника заражения. С другой стороны, живущая в губах и в прибрежной зоне молодь тресковых не заражается интересующими нас паразитами потому, что в ее пищевом рационе практически отсутствуют такие промежуточные хозяева, как раки-отшельники и креветки. Таким образом, если бы даже зараженная креветка и проникла бы в губу из открытого моря, она не могла бы послужить источником инвазии. Существование паразита не было бы поддержано.

Еще один подобный же пример дает метацеркарий *Stegano-derma messjatzevi*. Паразит этот встречался нам только у сублиторальных ракообразных: у *Sclerocrangon boreas* (до 28%), у *Sabinea septemcarinata* (1 раз) и у *Pagurus pubescens* (1 раз), добытых со значительных глубин (50—70 м). Большое количество собранных на литорали раков-отшельников (1037 экз.) и несколько *Sclerocrangon*, которых удалось поймать в приливо-отливной зоне (20 экз.), были лишены этого паразита. Окончательные хозяева *Stegano-derma messjatzevi* — палтус или камбала-ерш — относительно глубоководные рыбы, видимо, и первый ее промежуточный хозяин — какой-то сублиторальный моллюск. Поэтому весь цикл паразита замыкается в условиях сублиторали. На литорали же не осуществляется связь между отдельными стадиями развития трематоды.

Наиболее ярким примером локальных различий паразитофауны ракообразных может служить степень заражения *Balanus balanoides* цистицеркоидами «а» и метацеркариями *Maritrema gratiosum*.

Цистицеркоиды наиболее сильно заражают баянусов из кутовых участков губ, с илесто-песчаных пляжей. На каменистых участках литорали процент заражения ими баянусов ниже (рис. 54).

Нам думается, это объясняется тем, что указанные затишные кутовые участки губ являются излюбленным местом питания большого количества птиц, в том числе должно быть и тех, которые служат окончательным хозяином данной цестоды. В то же время такие участки представляют наиболее благоприятные условия для заражения. Многие паразиты, а тем более цестоды, у которых жизненный цикл проходит с одним промежуточным хозяином, находят для себя в таких местах наиболее благоприятные условия.

В противоположность цистицеркоидами, метацеркарии *Maritrema gratiosum* в массах встречаются в баянусах со скалистых участков литорали, расположенных на берегу проливов между островами и материком, ведущих в губу и близких к открытому

морю. Прибой в таких местах в нештилевую погоду достигает значительной силы. На илисто-песчаных пляжах процент заражения ими баянусов, так же как и интенсивность заражения, гораздо ниже.

Найти причину такого распределения этого паразита по литорали мы не в состоянии до тех пор, пока не будет окончательно

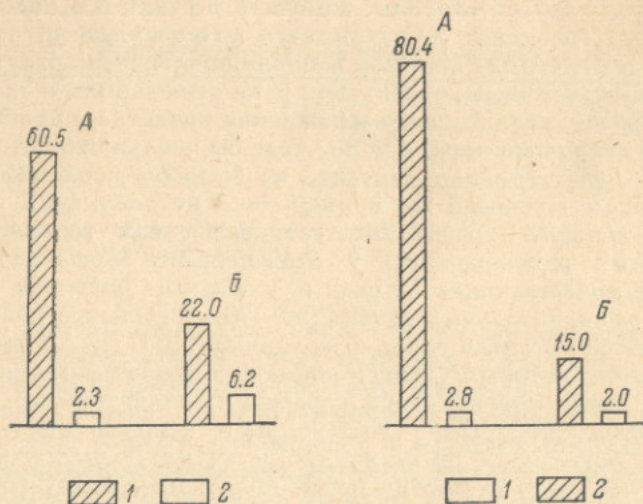


Рис. 54. Зараженность *Balanus balanoides* цистицеркоидами «а» в различных участках литорали (пробы взяты в обоих участках одновременно).

А — зараженность (в %); Б — интенсивность заражения (в экз.); 1 — кутовой участок губы с илисто-песчаным пляжем; 2 — каменистый участок литорали, подверженный значительному прибою, близкий к открытому морю.

Рис. 55. Зараженность *Balanus balanoides* метацеркариями *Maritrema gratiosum* на различных участках литорали (пробы взяты в обоих участках одновременно).

А — зараженность (в %); Б — интенсивность заражения (в экз.); 1 — зараженность баянусов на илисто-песчаном пляже; 2 — зараженность на скалистом берегу пролива.

разгадан цикл его развития, пока не будет выяснено, кто является первым промежуточным хозяином трематоды и каково поведение церкарии этого паразита. Из работы Л. О. Белопольского по биологии основного окончательного хозяина *Maritrema* — кулика морского песочника, правда, следует, что он редок на больших песчаных отмелях и чаще всего его стайки держатся в бухтах, проливах, и на островах с каменистыми берегами или крупными россыпями. Все же ставить распределение метацеркариев в полную зависимость от биологии этого окончательного хозяина кажется преждевременным, пока не известны пути развития пара-

зита. Во всяком случае указанное выше распределение метацеркариев выступает как закономерность и повторяется из сезона в сезон и от года к году (рис. 55). Особенно большая разница наблюдается в интенсивности заражения, которая на илисто-песчаных пляжах не превышает 5, тогда как на скалистых участках доходит до двух сотен экземпляров в одном хозяине.

Если сравнить между собой данные по зараженности обоими паразитами *Balanus balanoides* в различных участках литорали, то получается очень любопытная картина (рис. 56).

В распространении *Maritrema gratiosum* существует еще одна характерная особенность. Она почти совсем не встречается у баянусов из нижних горизонтов литорали (нижние горизонты литорали — горизонты, граничащие с сублиторалью). Обычно отмечают ее цисты в баянусах, взятых у уреза воды, только в том случае, если отлив во время взятия пробы был мал и урез воды приходился в сущности над средним горизонтом литорали, а баянусы, взятые в том же пункте у уреза воды в сизигийные отливы, лишены этих паразитов, несмотря на то что в верхних горизонтах этого же участка заражение может достигать 90% (табл. 12).

Таблица 12

Распределение *M. gratiosum* в баянусах по горизонтам литорали в различных ее участках во время отливов

Местообитание баянусов	Зараженность баянусов			
	верхнего горизонта литорали		нижнего горизонта литорали	
	экстенсивность заражения (в %)	интенсивность заражения (в экз.)	экстенсивность заражения (в %)	интенсивность заражения (в экз.)
Кутовой участок, илисто-песчаный пляж . . .	2	2	0	0
Скалистый мористый участок, подвержен сильному прибою	96	31.9	0	0
Каменистая россыпь, участок с хорошей смесью воды, но удален от моря.	30	9.2	0	0

Интересно отметить, что близко родственный *Balanus balanoides* вид *B. balanus*, обитающий в сублиторали, совершенно не заражается *Maritrema gratiosum*.

На диаграмме (рис. 57) приведены изменения процента заражения баянусов метацеркариями *M. gratiosum*, наблюдающиеся с постепенным переходом от верхнего к нижнему горизонту литорали.

Объяснение этой особенности также требует окончательной расшифровки цикла развития *M. gratiosum*. Не имея таких ма-

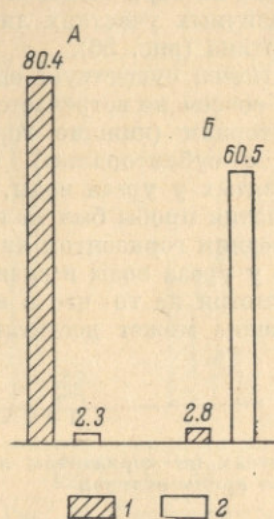


Рис. 56. Сравнение зараженности *Balanus balanoides* метацеркариями и цистицеркоидами в различных участках литорали (пробы взяты в обоих участках одновременно).

А — каменистый участок литорали, расположен близко к открытому морю, спирибом значительной силы; Б — илисто-песчаный пляж кутювого участка литорали; 1 — зараженность метацеркариями (в %); 2 — зараженность цистицеркоидами (в %).

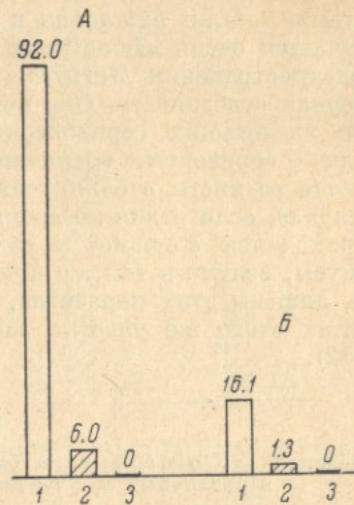


Рис. 57. Зараженность баянусов метацеркариями *Maritrema gratiosum* в зависимости от горизонта обитания баянусов.

А — зараженность (в %); Б — интенсивность заражения (в экз.); 1 — верхний горизонт литорали; 2 — средний горизонт литорали; 3 — нижний горизонт литорали.

териалов, мы не беремся высказывать какие-либо суждения по этому поводу, но считаем нужным отметить сами факты, как яркие примеры локальных различий в зараженности ракообразных.

В заключение этого раздела, касающегося распределения паразитов у ракообразных в связи с особенностями их местообитания, следует отметить, что для паразитов, отнесенных нами в систематической части к I группе, характерно, что те из них, половозрелые стадии которых паразитируют в птицах, выбирают себе в качестве промежуточных хозяев литоральных ракообразных или *Crustacea*, обитающих в прибрежной зоне сублиторали и со-

вершающих миграции на литораль; те же паразиты, для которых окончательными хозяевами служат рыбы, используют в этих целях главным образом сублиторальных животных. Исключение составляют очень немногие паразиты (*Podocotyle atomon*, в окончательной стадии паразитирующей у литоральных рыб; в личиночной стадии обитает у литоральных ракообразных).

Такое распределение паразитов по зонам связано с особенностями биологии их окончательных хозяев.

Д. ВЛИЯНИЕ ПАРАЗИТА НА ХОЗЯИНА

В некоторых случаях отрицательное воздействие паразита на хозяина совершенно очевидно и его можно подметить, не предпринимая каких-либо специальных исследований. В других случаях паразитизм вызывает такие изменения в организме хозяина, которые могут быть выявлены только в результате специального изучения биохимии и физиологии обмена веществ.

Такие исследования — специальная тема, они не могли быть предметом нашей работы, основная задача которой — выявить состав паразитофауны ракообразных и изменение ее в связи с изменением условий существования. Поэтому в настоящем разделе будут упомянуты лишь те случаи, когда влияние паразита на хозяина можно было заметить без применения какой-либо особой методики.

В отношении влияния на ракообразных присущих им паразитов можно сказать следующее.

Для многих паразитов ракообразные являются вторым промежуточным хозяином, где они проходят свою покоящуюся стадию, поэтому заражение ими не сказывается так резко на организме хозяина, как это наблюдается, например, при паразитировании церкариев в моллюсках, когда происходит полное разрушение гонады или печени последнего (Кузнецов и Чубрик, 1950). Но все же иногда можно отметить патологические изменения в хозяине (Reinhard, 1956)

Паразитирование плероцеркоида *Diplocotyle* в полости тела *Anonyx* не может не оказать отрицательного влияния на хозяина, так как плероцеркоид заполняет целиком гемоцель амфиподы.

Как указывают В. А. Догель и М. М. Волкова (1946) в своей работе, такая зараженная амфипода становится малоподвижной, вялой.

Несомненно отрицательное влияние метацеркариев *Hemiuridae* на хозяина, которые, когда им становится тесно в полости тела хозяина, разрывают его покровы и выходят наружу. В литературе имеются указания, что мелкие ракообразные при этом погибают (Lebour, 1923, 1935, и др.). Такую картину мы наблюдали один раз, когда у *Caprella*, зараженной метацеркариями *Genarches*

mülleri, были разорваны хитиновые покровы и из разрыва паружу торчал задний конец червя.

Вторая хемиуридная метацеркария *Derogenes varicus*, живущая в полости тела раков-отшельников, также должна приносить вред хозяину. Во-первых, эти метацеркарии очень крупны, и, как уже говорилось в систематической части, один раз нами был найден небольшой рак-отшельник, полость тела которого была буквально забита двумя метацеркариями этого вида. Кроме того, они не инцистируются, а активно двигаются внутри хозяина и активно питаются, что доказывается наличием пищевого содержимого в их кишечнике. В одном случае такой метацеркарий был найден в полости тела довольно крупной самки *Pagurus*, гонада которой содержала черновато-зеленые овоциты, точно такого же цвета было и содержимое кишечника паразита. В сущности эти метацеркарии, достигшие в полости тела промежуточного хозяина половой зрелости, ведут себя уже как взрослые трематоды, активно питаются и двигаясь.

В случае паразитирования *Monocelis oophaga* на крабах, турбеллярия эта хотя и не оказывает болезнетворного влияния на самого краба, но, поедая икру его и устраивая на икринках коконы, снижает таким образом количество потомства, которое мог бы дать данный краб. Нам неизвестно сколько икринок может уничтожить каждая турбеллярия за время ее пребывания в крабе, поэтому мы не можем определить ущерб, наносимый продуктивности крабов, но если учесть, что зараженность крабов на Мурмане равна 100%, а в среднем у самки встречается по 122 кокона и по 15 взрослых турбеллярий, учесть то, что каждая турбеллярия живет на *Hyas* долгий срок и что из каждого кокона затем вылупляются молодые турбеллярии, которые тоже продолжают питаться икрой, то абсолютное количество уничтоженных икринок должно быть довольно велико. И если бы самки крабов не обладали такой большой плодовитостью (десятки тысяч икринок), то численность вида понесла бы значительный урон.

Наиболее ясно сказывается влияние паразитических ракообразных на их хозяев — креветок и раков-отшельников.

Паразитирование *Popyroides hyppolytes*, *Choniostoma hansenii* в жаберной полости и *Phryxus abdominalis* на брюшной стороне креветок приводит к полной кастрации хозяина. В то время как незараженные самки такого же размера являются икроносными или содержат овоциты в гонаде, зараженные самки лишены икры и овоцитов. Лишь в редких случаях, в начальные периоды заражения креветок *Choniostoma hansenii*, когда паразит находится еще на стадии, именуемой Ганзеном «куколкой», и карапакс креветок еще не имеет характерного вздутия, можно было найти в гонаде зараженной самки мелкие овоциты (таких случаев за все время было четыре), но вероятнее всего, что с развитием паразита и развитие гонад у этих креветок прекращается.

Заражение креветок указанными паразитическими раками достигает 17%. Это не может не отразиться на продуктивности видов, которые служат важным кормовым объектом для рыб.

В тех немногих случаях, когда нами были найдены раки-отшельники, зараженные *Peltogaster paguri*, гонада хозяина была неизменно неразвитой. По литературным данным, *Peltogaster*, так же как и многие другие паразитические раки, вызывает кастрацию хозяина. Рейнхард и Бранд, изучавшие обмен веществ у здоровых и больных раков (Reinhard и Brand, 1944; Reinhard, 1956), пришли к выводу, что в результате паразитирования *Peltogaster paguri* наблюдается резкое снижение количества жира в печени у зараженных раков-отшельников по сравнению со здоровыми. В наружном же мешке *Peltogaster* по мере созревания паразита увеличивается количество жира. Авторы отмечают, что имеются факты, которые дают повод думать, что причиной такого изменения жирового обмена является выделение паразитом токсинов.

Е. ПРИУРОЧЕННОСТЬ ПАРАЗИТОВ БАРЕНЦЕВОМОРСКИХ БЕНТИЧЕСКИХ РАКООБРАЗНЫХ К ОПРЕДЕЛЕННЫМ ХОЗЯЕВАМ

Для каждого из встреченных нами паразитов характерен тот или иной, более узкий или более широкий круг хозяев, за пределы которого они не выходят. Такая приуроченность определяется совокупностью экологических условий, в которых может существовать промежуточный или окончательный хозяин, и биологических особенностей самого паразита. Так, например, паразитом, приуроченным на Восточном Мурмане к одному единственному виду ракообразных, является метацеркарий *Maritrema gratiosum*, который встречается только у *Balanus balanoides*, а у близкородственных ему видов *B. balanus* и *B. crenatus* отсутствует. Как указывалось ранее, благодаря каким-то еще не выясненным биологическим особенностям стадий развития этого паразита он может паразитировать только в баянусах, обитающих в верхних горизонтах литорали. Из встречаемых в районе исследования баянусов только один вид — *Balanus balanoides* селится в указанных участках и таким образом соответствует требованиям паразита. *B. balanus* и *B. crenatus* — обитатели сублиторали, поэтому возможность паразитирования в них метацеркариев *Maritrema gratiosum* исключается.

В данном случае можно говорить, что паразит приурочен не только к одному виду хозяев, но даже к определенной популяции вида, обитающей в верхних горизонтах литорали, и что, таким образом, ареал паразита гораздо уже ареала хозяина.

В неодинаковых условиях один и тот же паразит может иметь различный контингент хозяев. В одном местообитании он встречается у более узкого их круга благодаря отсутствию здесь близко-

родственных животных или животных со сходным образом жизни и сходной физиологией, в других местообитаниях круг хозяев может быть расширен.

Среди паразитов ракообразных тоже можно найти подобные примеры. Метацеркарий *Microphallus excellens*, приуроченный на Восточном Мурмане только к одному роду и встречаемый у *Hyas araneus* и *H. coarctatus*, на побережье Англии (Lebour, 1911) находит себе других хозяев, представителей разных родов, а именно *Cancer pagurus* и *Carcinus maenas*.

У других паразитов круг хозяев гораздо шире и охватывает либо представителей разных родов одного семейства, либо представителей разных семейств одного отряда, либо даже представителей разных отрядов, но обычно в этих случаях из числа хозяев можно выделить какой-то вид, который заражается данным паразитом сильнее и чаще других видов служит для распространения паразита, для инвазирования окончательного хозяина, являясь излюбленной пищей последнего. Такого хозяина принято называть основным (Киршенблат, 1941).

Так, например, личинки нематод *Ascarophis morrhuae* встречаются у представителей отряда *Decapoda* из различных подотрядов (табл. 2). Личинки *Ascarophis filiformis* встречаются у более узкого круга хозяев: у представителей одного семейства *Hippolytidae*, но и в том, и в другом случаях можно выделить основного хозяина.

Приведенные в табл. 11 данные говорят о том, что основным промежуточным хозяином для *A. filiformis* служит *Hetairus polaris*, а для *A. morrhuae* — *Pagurus pubescens*. Такой выбор промежуточных хозяев биологически обоснован. В пищевом рационе пикши (Зацепин, 1939; Петрова-Гринкевич, 1944) *Pagurus* имеет большее значение, чем креветки, а из креветок указываются лишь *Pandalus borealis*, *P. annulicornis*, *Sabinea septemcarinata*. В питании трески (Зацепин и Петрова, 1939; Петрова-Гринкевич, 1944) креветки играют большую роль, чем в питании пикши, и среди поедаемых ею креветок отмечаются такие виды, как *Hetairus polaris*, *Eualus gaimardi*, *Sabinea sarsi* и *Sabinea septemcarinata*, *Sclerocrangon boreas* и *S. ferox*.

В связи с особенностями питания указанных рыб очевидно, что более легкое заражение пикши достигается теми нематодами, для которых основным промежуточным хозяином служит *Pagurus pubescens*. Наоборот, заражение трески легче осуществляется нематодами, основным промежуточным хозяином которых являются креветки, и в частности *Hetairus polaris*.

Данные о распространении *A. morrhuae* и *A. filiformis* у рыб полностью подтверждают такой вывод. Первый из указанных видов чаще встречается в пикше, второй — у трески (Полянский, 1952). Так, *A. filiformis* заражает 5.6% трески и лишь 1% пикши, тогда как *A. morrhuae* — 4.2% трески и 36% пикши.

Другой паразит — метацеркарий *Podocotyle atomon* — распространен на Восточном Мурмане у многих представителей отряда *Amphipoda* и у *Jaera albifrons* из *Isopoda* (табл. 2). Из всех перечисленных в табл. 2 ракообразных наибольший процент и интенсивность заражения метацеркариями *Podocotyle atomon* отмечаются у *Gammarus locusta*. Экстенсивность заражения в некоторых участках достигает 100%, средняя интенсивность 19.4 экз., а максимальное число цист в одной особи равняется 80.

Gammarus locusta — широко распространенный по всей литорали мурманского побережья вид. Из всех видов амфипод — хозяев *P. atomon* — он наиболее непритворлив к условиям обитания и встречается как в местах со значительным опреснением, так и в местах с высокой соленостью. Этот вид является излюбленным, легко доступным кормовым объектом рыб с литоральным питанием. Благодаря этому заражение рыб *P. atomon* очень легко осуществляется через поедание *G. locusta*. Все это дает право считать *G. locusta* основным промежуточным хозяином *P. atomon*.

Зараженность *Gammarus marinus* метацеркариями *P. atomon* тоже довольно высока (в некоторых местах до 70%), но в силу меньшей численности этого вида амфипод он занимает второе место в ряду промежуточных хозяев этого паразита. Другие из перечисленных ракообразных либо благодаря особенностям их экологии, либо по случаю малых размеров их тела заражаются *P. atomon* гораздо слабее (экстенсивность заражения от 1.8 до 30%, интенсивность от 1.5 до 2.3 экз.) и могут расцениваться как дополнительные хозяева.

Так, *Hyale prevosti* селится в местах с сильным прибоем, где, как уже указывалось выше, количество метацеркариев *P. atomon* всегда невелико. *Amphithoë rubricata* имеет сравнительно малые размеры, что ограничивает интенсивность ее заражения метацеркариями *Podocotyle atomon* (не более 5 цист в одной особи). Кроме того, она обладает узким ареалом, селясь на каменистых, мористых участках литорали в особых норках в растительном войлоке или в ризоидах ламинарий. Благодаря особенностям расселения *Amphithoë* становится менее доступным кормом для рыб и более малочисленным видом, чем гаммарусы.

Gammarellus homari, *Ischyrocerus anguipes*, *Calliopius laevis-cullus* в исследуемом районе малочисленны и селятся в мористых участках на границе с сублиторалью. *Anonyx nugax* — сублиторальная мигрирующая форма, появляющаяся в прибрежной зоне только с наступлением темных ночей, на литораль заплывающая редко. Контакт с зараженными церкариями *P. atomon* литторинами у него почти нет. *Jaera albifrons* — массовый обитатель литорали, но обладает такими малыми размерами, что заразиться *P. atomon* могут лишь наиболее крупные особи (от 4 до 5 мм). Количество их в популяции невелико.

Приуроченность паразитов к различным группам хозяев

В приведенных примерах многохозяйного паразитирования между всеми используемыми хозяевами все же существует какая-то общность то в их строении, то в образе жизни. Чем больше различия между хозяевами, тем легче выделить из их среды основных и дополнительных хозяев. Но есть среди изучаемых нами паразитов и такие, которые распространены у животных с очень различной биологией, занимающих совершенно различные экологические ниши и относящихся к разным типам беспозвоночных. К таким паразитам принадлежит метацеркарий *Derogenes variicus*, использующий в качестве промежуточного хозяина и *Pagurus pubescens* (наши материалы), и многощетинкового червя *Harmothoe imbricata* (Levinsen, 1881, цит. по Lebour, 1917), и щетинко-челюстного *Sagitta bipunctata* (Lebour, 1917), и паразитического рачка *Lernaocerra lusci* (Dollfus, 1954); *Contraecum aduncum*, встреченный нами у пятой копепоидитной стадии *Calanus finmarchicus* и у *Pandalus borealis*, в Белом море заражающий до 20% малощетинковых червей *Harmothoe imbricata*, а также отмеченный у представителей разных родов *Copepoda* (Apstein, 1911; Pierantoni, 1913; Markowsky, 1937) и у *Sagitta* (Lebour, 1917). К этой же группе может быть причислена личинка *Anisakis* sp., которая хотя и попала к нам только в пределах класса *Crustacea*, но у ракообразных с совершенно различным образом жизни. Один раз личинка эта была нами встречена у представителя отряда *Decapoda* — у *Hyas araneus* — сублиторального бентического животного, другой раз у *Caprella septentrionalis* — обитателя литорали, и, наконец, у планктонного ракообразного из *Euphausiacea* — *Thysanoessa raschii*. Во всех этих случаях уже можно говорить об отсутствии специфичности по отношению к промежуточному хозяину.

Интересно, что для всех упомянутых видов и в следующих стадиях их развития характерно распространение у широкого круга хозяев. Личинки и половозрелые стадии *Contraecum aduncum* в Баренцевом море отмечены у 37 видов рыб, личинки *Anisakis* — у 28 видов рыб, а половозрелые формы *Derogenes variicus* — у 26 видов баренцевоморских рыб (Полянский, 1955). При этом среди рыб, в которых паразитируют рассматриваемые гельминты, встречаются виды с самым разнообразным образом жизни: и живущие в придонных слоях воды (*Raja radiata*, *Pleuronectes flesus*), и пелагические, питающиеся планктоном (*Mallothus villosus*, *Clupea harengus*), и такие глубоководные рыбы, как *Anarrhichas lupus*, *Lycodes*, *Lumpenus*, *Cottuncullus*, *Sebastes marinus*, с одной стороны, и типичные литоральные рыбы и рыбы прибрежной зоны (*Zoarces viviparus*, *Pholis gunnellus*, *Muchocephalus scorpius*), с другой.

В свете этих фактов способность личинок паразитировать у широкого круга беспозвоночных с различным образом жизни выступает как определенная адаптация, служащая для поддер-

Приуроченность по группам хозяев	Паразит	Хозяин
В пределах одного вида	<i>Monocelis oophaga</i> . <i>Crangonobdella murmanica</i> . Метацеркарий <i>Microphallus arenaria</i> . Метацеркарий <i>Maritrema gratiosum</i> . Метацеркарий <i>Maritrema linguilla</i> . Цистицеркоид «а». <i>Polymorphus phippii</i> . <i>Pellogaster paguri</i> .	<i>Hyas araneus</i> . <i>Sclerocrangon boreas</i> . <i>Amphithoe rubricata</i> . <i>Balanus balanoides</i> . <i>Amphithoe rubricata</i> . <i>Balanus balanoides</i> . <i>Gammarus locusta</i> . <i>Pagurus pubescens</i> .
В пределах одного рода	<i>Gregarina balani</i> . Метацеркарий <i>Levinseniella propinqua</i> .	<i>Balanus balanoides</i> , <i>B. balanus</i> . <i>Gammarus locusta</i> , <i>G. marinus</i> .
В пределах одного семейства	Личинка <i>Ascarophis filiformis</i> . Метацеркарий <i>Microphallus excellens</i> .	Сем. <i>Hippolytidae</i> (<i>Hetairus</i> , <i>Eualus</i> , <i>Spirontocaris</i>). Сем. <i>Majidae</i> (<i>Hyas</i> , <i>Carcinus</i>).
В пределах одного отряда	Плероцеркоид <i>Diplocotyle</i> sp. Цистицеркоид <i>Hymenolepis setigera</i> . Цистицеркоид <i>Hymenolepis microsoma</i> . Личинка <i>Ascarophis morphuae</i> . Метацеркарий <i>Podocotyle reflexa</i> . Метацеркарий <i>Stegano-derma messjatzevi</i> . Личинка <i>Polymorphus botulus</i> . <i>Choniostoma hansenii</i> . <i>Bopyroides hippolytes</i> . <i>Phryxus abdominalis</i> .	Отр. <i>Amphipoda</i> (сем. <i>Lysianassidae</i> и <i>Gammaridae</i>). Отр. <i>Amphipoda</i> (сем. <i>Lysianassidae</i> и <i>Gammaridae</i>). Отр. <i>Amphipoda</i> (сем. <i>Amphithoideae</i> и <i>Gammaridae</i>). Отр. <i>Decapoda</i> (сем. <i>Hippolytidae</i> , <i>Paguridae</i> и <i>Pandalidae</i>). Отр. <i>Decapoda</i> (сем. <i>Hippolytidae</i> и <i>Pandalidae</i>). Отр. <i>Decapoda</i> (сем. <i>Crangonidae</i> и <i>Paguridae</i>). Отр. <i>Decapoda</i> (сем. <i>Paguridae</i> и <i>Majidae</i>). Отр. <i>Decapoda</i> (сем. <i>Pandalidae</i> и <i>Hippolytidae</i>). Отр. <i>Decapoda</i> (сем. <i>Pandalidae</i> и <i>Hippolytidae</i>). Отр. <i>Decapoda</i> (сем. <i>Pandalidae</i> и <i>Hippolytidae</i>).
В пределах одного класса	Метацеркарий <i>Podocotyle atomon</i> . Личинка <i>Anisakis</i> sp.	Кл. <i>Crustacea</i> (отр. <i>Amphipoda</i> и <i>Isopoda</i>). Кл. <i>Crustacea</i> (отр. <i>Amphipoda</i> , <i>Copepoda</i> и <i>Euphausiida</i>).

Таблица 13 (продолжение)

Приуроченность по группам хозяев	Паразит	Хозяин
У различных типов беспозвоночных животных	Метацеркарий <i>Derogenes varicus</i> .	Тип <i>Arthropoda</i> (кл. <i>Crustacea</i>), тип <i>Annelida</i> (кл. <i>Polychaeta</i>) и кл. <i>Chaetognatha</i> .
	Личинка <i>Contracaecum aduncum</i> .	
Приуроченность к группам ракообразных не выяснена	<i>Gregarina</i> sp.	<i>Hetairus polaris</i> .
	<i>Gregarina gammari</i> .	<i>Amphithoë rubricata</i> .
	Метацеркарий <i>Genarches mülleri</i> .	<i>Caprella septentrionalis</i> .
	Личинка <i>Eustoma rotundatum</i> .	<i>Lithodes maja</i> .
	Личинка <i>Terranova decipiens</i> .	<i>Sclerocrangon boreas</i> .
	Цистицеркоид <i>Laleriporus teres</i> .	<i>Amphithoë rubricata</i> .
	Цистицеркоид <i>Dilepididae</i> gen. sp.	<i>Amphithoë rubricata</i> .

жания численности вида. В самом деле, благодаря отсутствию узкой специфичности у половозрелых особей и биологии их окончательных хозяев, яйца этих паразитов рассеиваются в самых разнообразных частях водоема, попадают в самые различные условия, и если бы личиночные стадии развития паразита обладали узкой специфичностью и имели возможность развиваться в беспозвоночных хозяевах с каким-то ограниченным ареалом, то большая часть яиц или церкариев, должна была бы погибнуть, не найдя для себя подходящих условий развития. Таким образом, подтверждается мнение о том, что «в некоторых случаях способность паразитировать на широком круге хозяев является особой формой специализации» (Шульман, 1954).

Конечно, контингент хозяев, установленный нами, еще не точен и может быть увеличен в результате новых исследований ракообразных из других морей. Но все же и эти предварительные сведения могут помочь при выяснении степени специфичности изучаемых видов.

В конце этого раздела мы приводим табл. 13, из которой можно получить представление о приуроченности каждого из встреченных нами видов паразитов к определенному кругу хозяев. Таблица эта основана как на наших собственных наблюдениях, так и на сведениях, полученных из литературных источников, т. е. в ней суммируются все имеющиеся в настоящее время данные по распространению у беспозвоночных интересующих нас паразитов.

ВЫВОДЫ

1. Изучение 31 наиболее массового вида бентических ракообразных показало, что 26 из этих видов являются хозяевами тех или иных паразитов и лишь у 5 видов (*Idothea baltica*, *I. granulosa*, *I. pelagica*, *Orchomenella minuta* и *O. pinguis*) не было обнаружено паразитов.

2. В результате исследования у бентических ракообразных Восточного Мурмана найдено 33 вида паразитов, часть из которых паразитирует только в ракообразных, для других же раки служат лишь промежуточными хозяевами.

3. Из обнаруженных паразитов 15 видов на той стадии развития, которая обитает в ракообразных, описываются впервые. Для многих паразитов, встречавшихся ранее другим исследователям, в Баренцевом море отмечаются новые хозяева и расширяется список возможных хозяев.

4. В итоге круглогодичных наблюдений за изменением паразитофауны ракообразных было установлено следующее:

а) в зараженности ракообразных наблюдаются возрастные различия; с возрастом, как правило, усиливается степень инвазии;

б) сезонные колебания в зараженности ракообразных разными паразитами протекают неодинаково; общие закономерности этих изменений выступают с различной четкостью в зависимости от продолжительности жизни как хозяина, так и паразита;

в) в некоторых случаях представители разных полов одного и того же вида ракообразных заражаются определенным паразитом в разной степени;

г) степень зараженности ракообразных очень сильно зависит от места их обитания;

д) большинство паразитов проходит в ракообразном свою покоящуюся стадию (личинки гельминтов), и их влияние на хозяина не сказывается слишком сильно. Наибольшее влияние на ракообразных оказывают паразиты, для которых ракообразные служат единственным хозяином;

е) для каждого из встреченных нами паразитов характерен определенный, более узкий или более широкий круг хозяев, за пределы которого они не выходят.

ЛИТЕРАТУРА

- Амосова И. С. 1955. О нахождении метацеркарий дигенетических сосальщиков в некоторых полихетах Баренцева моря. Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 2.
- Белопольская М. М. 1950. Цикл развития трематоды *Spelotrema pugmaum*. ДАН СССР, т. 14, № 1.
- Белопольская М. М. 1952а. Трематоды сем. *Microphallidae* Travassos, 1920. В кн.: Трематоды животных и человека. Под редакцией К. И. Скрябина. Т. VI.
- Белопольская М. М. 1952б. Паразитофауна морских водоплавающих птиц. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол. наук., вып. 28, № 141.
- Белопольская М. М. 1953. *Balanus balanoides* как промежуточные хозяева паразитических червей. ДАН СССР, т. XCI, № 2.
- Белопольская М. М. 1957. Фауна личинок сосальщиков бокоплава (*Gammarus locusta* L.) из Балтийского моря. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., т. LXXIII, вып. 4.
- Белопольская М. М. и А. В. Успенская. 1953. Некоторые данные о цикле развития *Spelotrema arenaria* nov. sp. ДАН СССР, т. LXXXIX, № 3.
- Белопольский Л. О. 1941. К экологии зимующего кулика — морского песочника *Calidris maritima* L. Тр. заповеди. Семь Островов, вып. 1.
- Белопольский Л. О. 1957. Экология морских колоннальных птиц Баренцева моря. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Догель В. А. 1935. Очередные задачи экологической паразитологии. Тр. Петергофск. биол. инст., № 15.
- Догель В. А. 1947а. Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов. Зоол. журн., XXV, вып. 6.
- Догель В. А. 1947б. Курс общей паразитологии. Л.
- Догель В. А. 1948. Итоги и перспективы паразитологических исследований в Ленинградском университете. Вестн. ЛГУ, № 3.
- Догель В. А. и М. М. Волкова. 1946. Данные о жизненном цикле *Diplocotyle*. ДАН СССР, т. LIII, № 4.
- Зацепин В. И. 1939. Питание пикши в районе Мурманского побережья в связи с донной фауной. Тр. ПИНРО, вып. 3.
- Зацепин В. И. и Н. С. Петрова. 1939. Питание промысловых косяков трески в южной части Баренцева моря. Тр. ПИНРО, вып. 8.
- Зеленский В. Д. 1915. Исследование по морфологии и систематике *Hirudinea*. СПб.
- (Зеленский В. Д.) Selensky. W. 1923. *Crangonobdella murmanica* n. g. n. sp. eine auf *Sclerocrangon schmarotzende* Ichthyobdellidae. Zool. Jahrb., Jena, Abt. Syst., 46.
- Зеликман Э. А. 1950. Трематоды как компоненты литорального комплекса моря. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. II.
- Зеликман Э. А. 1951. К биологии личиночных стадий трематод. Сем. *Microphallidae*. ДАН СССР, т. LXXVI, № 4.
- Зеликман Э. А. 1955. Некоторые эколого-паразитологические связи на литорали северной части Кандалакшского залива. Автореф. канд. дисс. М.,
- Исайчиков И. М. 1928. К познанию паразитических червей некоторых групп позвоночных русской Арктики. Тр. Морск. инст., т. III, вып. 2.
- Киршенблат Я. Д. 1941. Специфичность паразитов к хозяевам. Успехи совр. биол., т. XIV, вып. 2.
- (Костылев Н. Н.) Kostylev N. 1922. Sur les Acanthocephales de l'eider (*Somateria mollissima*). Parasitol., XIV, 3, 4.
- Кузнецов В. В. 1948. Биоэкологическая характеристика морских беспозвоночных. Тр. Мурман. биол. станции, т. 1.
- Кузнецов В. В. 1953. Материалы по биологии и ее изменчивости у морских дощких ракообразных. Автореф. докт. дисс., Л.
- Кузнецов В. В. 1956. Биологические особенности флоры и фауны Белого моря. Автореф. докт. дисс., Л.
- Кузнецов В. В. и Э. К. Чубрик. 1950. Влияние зараженности личинками трематод на размеры продукции некоторых морских брюхоногих моллюсков. ДАН СССР, т. LXX, № 6.
- Кулачкова В. Г. 1953. Паразиты гаги Кандалакшского заповедника, их патогенное значение и перспективы борьбы с ними. Канд. дисс., ЛГУ.
- Латышева Н. 1939. Паразитофауна некоторых беспозвоночных Азовского моря в связи с вопросом о пересадке их в Каспий. Уч. зап. ЛГУ, № 43, сер. биол. наук, вып. 11.
- Мозговой А. А. 1950. К обоснованию рода *Pseudoanisakis* (Layman et Borovikowa). Тр. Гельминт. лабор. АН СССР, т. IV.
- Мозговой А. А. 1953. Основы нематодологии, книга I и II.
- Ошмарин П. Г. 1950. Акцелерация половой системы как вероятный путь происхождения прогенеза некоторых трематод. ДАН СССР, т. XXV, № 4.
- Петрова-Гринкевич Н. С. 1944. О пищевой конкуренции между пикшей и треской в Баренцевом море. Тр. ПИНРО, вып. 8.
- Петроченко В. И. 1941. Расшифровка цикла развития скребня *Polymorphus magnus* Skrjabin, 1913, паразита домашних и диких уток. ДАН СССР, LXVI, № 1.
- Полянский Ю. И. 1952. Новые и малоизвестные нематоды из морских рыб. Тр. Зоол. инст., т. XII.
- Полянский Ю. И. 1955. Материалы по паразитологии рыб северных морей СССР. Паразиты рыб Баренцева моря. Тр. Зоол. инст., т. XIX.
- Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. 1952. ПИНРО.
- Серкова О. П. и Б. Е. Быховский. 1940. *Asymphyllodora progenetica* n. sp. Некоторые данные по ее морфологии и истории развития. Паразитол. сб., т. VIII.
- Скрябин К. И. и Е. М. Матевосян. 1945. Ленточные гельминты гименолепидиды домашних и охотничье-промысловых птиц. ОГИЗ с.-х. лит., Москва.
- Скрябин К. И. 1951. Определитель паразитических нематод. Оксигураты и аскариды. II.
- Синицын Д. Ф. 1911. Партеногенетическое поколение трематод и его потомство в черноморских моллюсках. Зап. Акад. наук, т. 30, № 5.
- Спасский А. А. 1954. О цикле развития дилепидид рода *Lateriporus* (Cestoda: Dilepididae). Тр. Гельминт. лабор., т. VII.
- Успенская А. В. 1950. К вопросу о жизненном цикле *Podocotyle atomon*. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол. наук, вып. 23, № 133.
- Успенская А. В. 1952. Некоторые сведения о жизненном цикле *Nordostrema messjatzevi* Issaitschikow. ДАН СССР, т. LXXXV, № 6.
- Успенская А. В. 1953. Жизненный цикл нематод из рода *Ascarophis* Van Beneden (Nematoda: Spirurata). Зоол. журн., т. XXXII, вып. 5.

- Успенская А. В. 1955. Паразитофауна бентических ракообразных Баренцева моря. Автореф. канд. дисс., Л.
- (Успенская А. В.) Ouspenskaja (Uspenskaja) A. V. 1960. Parasitofaune des Crustacés benthiques de la mer de Barents. Ann. Parasitol., t. XXXV, № 3.
- Формозов А. Н. 1936. Работа по охране и использованию гаги. Сов. Север, № 5.
- Фридман Г. М. 1924. *Monocelis oofaga* nov. sp. Мурманская паразитическая *Allocoela*. Изв. Биол. инст. Пермск. унив., т. 3, вып. 2.
- Чубрик Г. К. 1952. Цистоносные церкарии из *Natica clausa* Bred. et Sow. ДАН СССР, т. LXXXVI, № 6.
- Чубрик Г. К. 1957. Парениты и личинки трематод из моллюсков Белого моря и Восточного Мурмана. Автореф. канд. дисс., Л.
- Шульман С. С. 1954. О специфичности паразитов рыб. Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 1.
- Штейн Г. А. 1957. О жизненном цикле *Plagiorchis multiglandularis* Semenow, 1927 (*Trematoda*, *Plagiorchidae*). Тр. Ленингр. общ. естествоисп., т. LXXXIII, вып. 4.
- Штейн Г. А. 1958. Материалы по паразитофауне водных членистоногих некоторых озер Карелии. Сб. работ по гельминтол. к 80-летию акад. К. И. Скрябина. Изд. АН СССР.
- Штейн Г. А. 1959а. К вопросу о жизненном цикле и условиях обитания нематоды *Rhabdochona denudata* (Dujardin, 1845). ДАН СССР, т. 127, № 6.
- Штейн Г. А. 1959б. Материалы по паразитофауне водных членистоногих некоторых озер Карелии. III. Личинки скребней из ракообразных. Сб. «Экологическая паразитология», Изд. ЛГУ.
- Арштейн С. 1911. Parasiten von *Calanus finmarchicus*. Unters. Abt. Kiel. NF, XIII.
- Баер J. G. 1943. Les Trematodes parasites de la musaraigne d'euë, *Neomys fodiens*. Bull. Soc. Neuchatel Sci. Nat., LXVIII.
- Бигуэт J., S. Deblock, A. Capron, 1958. Contribution a la connaissance des Microphallidae. II. Ann. parasitol., t. XXXIII, № 4.
- Бутнер А. 1950—1951. La progenesis chez les trematodes digenétiques. Ann. parasitol., t. XXVI, № 4; idem № 25.
- Кэбл R. M. and A. V. Hunninen. 1940. Studies on the life history of *Spelotrema nicolli* (*Trematoda: Microphallidae*) with the description of a new microphallid cercaria. Biol. Bull. published by Marine Biol. Labor., LXXVIII, 1.
- Каррере P. 1936. Sur le cycle évolutif d'un Maritrema. Compt. rend. Acad. sci., Paris., 202.
- Кэстл R. M., C. E. Hadley. 1946. Description of a new species of *Maritrema arenaria*, with studies of the life history. Biol. Bull. Woods Hole, LXXVIII, 2.
- Корт W. W. 1920. A new cystophorous Cercaria from California. J. Parasitol., Urbana, 7.
- Деблок S., A. Capron et J. Biguet. 1958. Contribution à la connaissance des Microphallidae des Oiseaux de France. Ann. parasitol., t. XXXIII, № 5—6.
- Деблок S. et A. Capron. 1960. Contribution a l'étude des Microphallidae Travassos, 1920. IV. Le genre *Maritrema*. Ann. parasitol., t. XXXV, № 1—2.
- Деблок S., A. Capron et F. Rosè. 1961. Contribution a l'étude des Microphallidae. Le genre *Maritrema*. Cycle évolutif de *M. subdolum*. Parasitologia, vol. III, № 1—2, Giugno—Agosto.
- Долльфус R. P. 1923. Remarques sur le cycle évolutif des Hemiuridae. Ann. parasitol., t. 1.
- Долльфус R. P. 1924. Polyxenie et progenesis de la larve metacercarie de *Pleurogenes medians* Olss. Compt. Rend. Acad. sci., Paris, July, 28.
- Долльфус R. P. 1927a. Sur une metacercarie progenetique d'Hemiuridae. Bull. Biol. France Sebgiquis, LXI.
- Долльфус R. P. 1927b. Parasitisme chez un pagure d'une larve de distome de tortue. C. R. Soc. Biol., Paris, CXVI, 17.
- Долльфус R. P. 1932. Metacercarie progenetique chez un Planorbe. Ann. parasitol., t. X.
- Долльфус R. P. 1950. Notes et distributions géographiques des cercaires cystophoriques. Ann. parasitol., t. XXV, № 4.
- Долльфус R. P. 1954. Metacercarie progenetique de *Derogenes (Trematoda: Hemiuridae)* chez un copepode parasite de poisson. Vie et milieu, V, 4.
- Фауст E. C. 1918. Two new cystocercous cercariae from North America. J. Parasitol., Urbana, 4.
- Хэлл M. C. 1929. Arthropoda as intermediate hosts of helminths. Smithsonian Misc. Coll., Washington, LXXXI, 15.
- Хансен H. G. 1897. The Choniostomatidae, a family of Copepoda, parasites on Crustacea Malacostraca. Copenhagen.
- Хуннинен A. V. and R. M. Cable. 1941. Studies on the life history of *Lecithaster confusus* Odhner (*Hemiurida*). J. Parasitol., 29.
- Хуннинен A. V. and R. M. Cable. 1943. The life history of *Podocotyle atomon* (Rud.) (*Trematoda: Opecoelidae*). J. Parasitol., 6, Suppl.
- Яггэрскильд L. A. 1909. Kleine Beitrage zur Kenntnis des Vogel Trematoden. Contrib. f. Bant, XLVIII.
- Джэппс M. W. 1937. Note on Apstein's parasites and some very early larval platyhelminthes. Parasitology, Cambridge, 29.
- Джэуэкс Ш., du R. Noyer et J. G. Baer. 1930. L'activité genitale des metacercaires progénétiques. Bull. Soc. pathol. exot., Paris, 23.
- Джэуэкс Ш. du J. G. Baer. 1936. Cestodes. Faune de France, t. XXXV.
- Кэмм M. W. 1922. A list of new gregarines described from 1911 to 1920. Trans. Amer. Microscop. Soc., Wisconsin, 41.
- Кэхл W. 1938. Nematodes in Seefischen. Erhebungen über den Befall von Seefischen mit Larven von *Acanthocheilus rotundatum* (Rud.) und die durch diese Larven hervorgerufenen Reaktionen des Wirtsgewebes. Zeitschr. Parasitenk., Berlin, X.
- Лэбур M. 1907. Larval Trematodes of the Northumberland coast. Newcastle. Trans. Nat. Hist. Soc., XXXI, Pt. 3.
- Лэбур M. 1911. A review of British marine Cercariae. Parasitology, Cambridge, 4.
- Лэбур M. V. 1917. Some parasites of *Sagitta bipunctata*. Plymouth J. Micr. Biol. Ass., 11.
- Лэбур M. V. 1923. Note on the life history of *Hemiurus communis* Odhner. Parasitology, Cambridge, 15.
- ✓ Лэбур M. V. 1935. *Hemiurus communis* in *Acartia*. J. Marine Biol. Assoc., Plymouth, 20.
- Лэйпер R. T. 1936. Crustacea as a helminth intermediaries. Proc. Roy. Soc. Med., London, 29.
- Лэгер L. et O. Duboscq. 1911. Deux Gregarines de Crustacés. *Porospora paratunidarum* Trenz et *Cephaloidophora maculata* n. sp. Arch. Zool., Paris (Ser. 5) 6.
- Мантер H. W. 1934. Some digenetic Trematodes from deep-water fishes of Tortugas, Florida. Pap. Tortugas. Lab. Carnegie Inst., 28.
- ✓ Марголис L. and T. H. Butler. 1954. An unusual and heavy infection of a prawn *Pandulus borealis* Kröyer by a Nematode *Contraecum* sp. J. Parasitol., vol. 40, № 6.
- Марковский S. 1937. Sur le cycle évolutif et la biologie du nematode *Contraecum aduncum* (Rud., 1802). Compt. rend. Acad. Cracovie, VI.
- Маршалл S. M., A. G. Nicholls and A. P. Orr. 1934. On the biology *Calanus finmarchicus*. Seasonal distribution, size, weight and chemical composition in Loch Striven in 1933, and their relation to the Phytoplankton. J. Marine Biol. Assoc., Plymouth.

Nicoll W. A. 1907. Observation on the trematodes parasites of british birds. Ann. a. Mag. Natur. Hist., ser. 7, vol. 20.

Nicoll W. A. 1909. Studies on the structure and classification of the digenetic trematodes. Quart. J. Microscop. Sci., London, vol. 53.

Nybelin O. 1923. Zur postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Acanthocephalen. Zool. Anz., Leipzig, 58.

Palombi A. 1938. Metodi impiegati per lo studio dei cicli evolutivi dei Trematodi digenetici. Materiale per la conoscenza della biologia di *Podocotyle atomon* (Rud.). Livro Jubil. de prof. Lavro Travassos, Rio de Janeiro, Brasil.

Pierantoni H. 1913. Sopra un Nematoda parassito della *Sagitta* e Sul Sule probabile ciclo evolutivo. Trans. from IX Congres Intern. de Zool., Monaco.

Pratt H. S. 1898. A contribution to the life history and anatomy of the Appendiculate Distomes. Zool. Jahrb. Abt. Anat., 11, 35.

Punt A. 1941. Recherches sur quelques nematodes parasites de poissons de la mer du Nord. Mem. du Mus. Roy. d'Hist. Belg., № 98.

Rankin J. S. 1939. Studies on the Trematode family *Microphallidae* Travassos, 1921. The genus *Levinseniella* Stiles et Hassall, 1901 and description of a new genus *Carnucopula*. Trans. Amer. Microscop. Soc., Menasha, 58.

Rees W. J. 1936. Note on the ubiquitous cercaria from *Littorina rudis*, *L. obtusata* and *L. littorea*. J. Marine Biol. Assoc. Plymouth, NS, 20.

Reinhard E. G. 1942. Studies on the life history and host-parasite relationship of *Pellogaster paguri*. Biol. Bull. Woods Hole, 83.

Reinhard E. G. 1944. A hermit crab as intermediate host of *Polymorphus* (*Acanth.*). J. Parasitol., Lancaster, XXX, 3.

Reinhard E. G. 1956. Parasitic castration of Crustacea. Exp. Parasitol., 5, № 1.

Reinhard E. G. and T. Brand. 1944. The fat content of *Pagurus* parasitized by *Pellogaster* and its relation to theorie of sacculinization Phys. Zool., Chicago, 17.

Reinhard E. G., T. Brand and S. F. McDuffie. 1947. Observations on the fat content of hermit crabs parasitized by a bopyrid. Proc. Helminthol. Soc., Washington, 14.

Sanders M. 1871. A larval *Tetrarhynchus corollatus* in *Pagurus bernhardus*. Microscop. J., III.

Sars G. O. 1897. An account of the Crustacea of Norway, II, *Isopoda*, part XI—XII. *Bopyridae*.

Sarkisian L. 1957. *Maritrema uca* new species from the fiddler-crab (*Uca crenulata*) Wasmann. J. Biol., 15, № 1.

Sheldon A. J. 1938. Studies on the life cycle of *Maritrema medium* (*Trematoda*) and a redescription of the species. J. Parasitol., Urbana, 24.

Smith S. 1932. Two new cystocercous cercariae from Alabama. J. Parasitol., 19.

Smith S. 1935. Life cycle studies and distribution of cystocercous cercariae. J. Alabama, Acad. Sci., 6.

Steuer A. 1928. On the geographical distribution and affinity of the appendiculate Trematodes parasiting marine plankton Copepodes. J. Parasitol., Urbana, 15.

Stunkard H. W. 1952. Some larval trematode from the coast on the region of Roscoff Finistere. Parasitology, 24.

Stunkard H. W. 1957. The morphology and life-history of the digenetic trematode *Microphallus similis* (Jägerskiöld, 1900) Baer, 1943. Biol. Bull., 112, № 2.

Szidat L. 1956. Über den Entwicklungszyklus mit progenerischen Larvenstadien von *Genarchella genarchella*. Z. Tropenmed. u. Parasitol., 7, № 2.

Thomas L. J. 1932. *Cercaria sphaerula* n. sp. infesting *Cyclops*. (Abstract). J. Parasitol., Urbana, 19.

Timon-David J. 1949. Sur les Gregarines des *Balanus*. Arch. Zool., Paris, (ser. 5), 10.

Van Cleave H. J. 1916. *Filicollis botulus* n. sp. with notes on the characteristic of the genus. Trans. Amer. Microscop. Soc., XXXV.

Van Cleave H. J. 1935. The larval stadies of *Acanthocephala*. J. Parasitol., Urbana, 21.

Van Cleave H. J. 1947. Analysis of distinctions between the Acanthocephala genera *Filicollis* and *Polymorphus* with description of a new species of *Polymorphus*. Trans. Amer. Microscop. Soc., Menasha, LXVI, 3.

Vaullegeard A. 1893. Note sur un Cestode parasite de l'*Hyas araneus*. Bull. Soc. Normand., 4.

Watson-Kamm M. W. 1922. Study on Gregarin. Illinois. Bioll. Monogr., 7.

Wishniewski W. 1933. Über zwei neue progeneretische Trematoden aus dem balkanischen Gammariden. Bull. Acad. Polon., Cracovi, Bii.

Wisniewski W. 1957. Parazytofauna jeziora Goldapiwo. Wiadom. parazytol., 3, № 2—3.

Wisniewski W. 1958. Characterization of the parasitofauna of an eutrophic lake. Parasitofaune of the biocenosis of Druzno Lake. Part. 1. Acta parasitol., polon., vol. VI, Fa. Sc, 1.

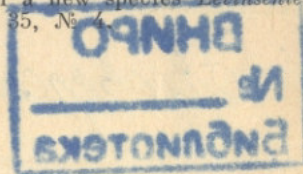
Wu K. 1938. Progenesis of *Phyllodistomum lesteri* sp. nov. in fresh water shrimps. Parasitology, XXX, № 1.

Wülker G. 1930. Über Nematoden aus Nordseetieren, II. Zool. Anz. Leipzig, LXXXVIII.

Yamaguti S. 1934. Studies on the helminth fauns of Japan. Part. 3. Avian Trematodes II. Japan. J. Zool., Tokyo, 5.

Yamaguti S. 1958. Systema helminthum. I. The digenetic trematodes of vertebrates. Interscience Publ. Inc., N. Y.

Young R. T. 1949. A note concerning certain microphallid trematodes infecting shore birds with description of a new species *Levinseniella charadriiformis*. J. Parasitol., Lancaster, 35, № 4.



О Г Л А В Л Е Н И Е

	Стр.
Введение	3
Обзор литературы	5
Материал и методы исследования	7
Собственные наблюдения	12
I. Систематический обзор паразитов ракообразных Баренцева моря	12
А. Паразиты, для которых ракообразные служат промежуточными хозяевами	16
Б. Паразиты, для которых ракообразное — единственный хозяин	82
II. Материалы по экологии паразитов бентических ракообразных	92
А. Изменение экстенсивности и интенсивности заражения ракообразных в зависимости от их возраста	93
Б. Сезонность заражения ракообразных	97
В. Зависимость степени заражения от пола ракообразного	104
Г. Влияние на зараженность условий обитания хозяина	106
Д. Влияние паразита на хозяина	113
Е. Приуроченность паразитов баренцевоморских бентических ракообразных к определенным хозяевам	115
Выводы	121
Литература	122